



Caracterización morfométrica y molecular del
bovino criollo en la provincia de Manabí (ECUADOR)

ORLY FERNANDO CEVALLOS FALQUEZ
JUAN VICENTE DELGADO BERMEJO
CECILIO JOSÉ BARBA CAPOTE

Caracterización morfométrica y molecular del bovino criollo en la provincia de Manabí (ECUADOR)

Caracterización morfométrica y molecular del bovino criollo en la provincia de Manabí (ECUADOR)

ORLY FERNANDO CEVALLOS FALQUEZ
JUAN VICENTE DELGADO BERMEJO
CECILIO JOSÉ BARBA CAPOTE



Caracterización morfológica y molecular del
bovino criollo en la provincia de Manabí (ECUADOR)

© ORLY FERNANDO CEVALLOS FALQUEZ
JUAN VICENTE DELGADO BERMEJO
CECILIO JOSÉ BARBA CAPOTE
Universidad Técnica Estatal de Quevedo

2021,

Publicado por acuerdo con los autores.

© 2021, Editorial Grupo Compás
Guayaquil-Ecuador

Grupo Compás apoya la protección del copyright, cada uno de sus textos han sido sometido a un proceso de evaluación por pares externos con base en la normativa del editorial.

El copyright estimula la creatividad, defiende la diversidad en el ámbito de las ideas y el conocimiento, promueve la libre expresión y favorece una cultura viva. Quedan rigurosamente prohibidas, bajo las sanciones en las leyes, la producción o almacenamiento total o parcial de la presente publicación, incluyendo el diseño de la portada, así como la transmisión de la misma por cualquiera de sus medios, tanto si es electrónico, como químico, mecánico, óptico, de grabación o bien de fotocopia, sin la autorización de los titulares del copyright.

Editado en Guayaquil - Ecuador
Primera edición

ISBN: 978-9942-33-511-1



Cita.

Cevallos, O., Delgado, J., Barba, C. (2021) Caracterización morfológica y molecular del bovino criollo en la provincia de Manabí (ECUADOR). Editorial Grupo Compás.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de los animales domésticos está compuesta por los recursos genéticos animales que comprenden todas las especies, razas y estirpes que revisten interés económico, científico y cultural para la agricultura, tanto aquellas que son habitualmente utilizadas en la actualidad como aquellas otras que podrían emplearse en el futuro. De hecho, el Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos (DAD-IS), es la base de datos de FAO que recopila información sobre las poblaciones animales de interés agroalimentario a nivel mundial y que, actualmente, cuenta con registros sobre 37 especies animales distintas (alpaca, asno, avestruz, bisonte americano, bovino, búfalo, caballo, camello, caprino, casuario, cerdo, ciervo, codorniz, conejillo de indias, conejo, dromedario, emú, faisán, gallina, ganso doméstico, golondrina, guanaco, llama, ñandú, ovino, paloma, pato doméstico, pato mudo, pavo, pavo real, perdiz, perro, pintada, tinamú chileno, vicuña y yak doméstico) (DAD-IS, 2017).

La conservación de los recursos genéticos animales nativos tiene uno de sus pilares en la contribución que realiza dicho patrimonio ganadero a la seguridad alimentaria en el territorio donde asientan (FAO, 2007). Por otro lado, el uso racional de los recursos genéticos locales contribuye a mitigar el cambio climático (FAO, 2012). Las razas locales

favorecen el desarrollo de una ganadería sostenible con gran capacidad de aprovechamiento de los recursos endógenos de la zona, disminuye la dependencia de insumos externos al sistema y favorece la resiliencia del sistema (Oosting et al, 2014), ante el riesgo de desastres en agricultura, como en inundaciones, sequías, epizootias, entre otras. Finalmente, la potenciación de las sinergias existentes entre la producción agrícola y ganadera tropical mediante el aprovechamiento de subproductos y residuos de cultivos permite reducir los costos de producción y mejorar la eficiencia energética de la producción ganadera (Oosting et al, 2014).

Actualmente, la visión de la preservación de los recursos zoogenéticos potencia la dimensión social del sistema en el marco de la conservación de la biodiversidad de los animales domésticos de cada país, contribuyendo al mantenimiento sustentable de los modos de vida rural y donde el valor de legado se considera un servicio ambiental generado por los pequeños productores (Oosting et al, 2014).

Según el segundo informe sobre la situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura (FAO, 2015), a nivel mundial se cuenta con 14.869 poblaciones registradas en la base de datos global de recursos genéticos animales de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura

(FAO), conocida como Diversidad de los Animales Domésticos (DADIS). Asimismo, 1.711 de estas poblaciones se corresponden con mamíferos de Latinoamérica y El Caribe, siendo éste el continente que cuenta con menor proporción de poblaciones (20%) descritas y caracterizadas. La especie bovina (*Bos taurus y Bos indicus*) dispone actualmente de un inventario de 1.109 razas de las 4.772 razas locales incluidas en la precitada base de datos, siendo sólo 141 las poblaciones de esta especie referenciadas en toda Latinoamérica y El Caribe.

Desde la celebración de la Cumbre de la Tierra celebrada en Río de Janeiro (1992) hasta nuestros días, la necesidad de caracterizar y conservar los recursos genéticos animales se ha convertido en una prioridad a escala mundial que viene siendo refrendada en múltiples conferencias internacionales, destacando la Primera Conferencia Técnica Internacional sobre Recursos Zoogenéticos en Interlaken (Suiza) en el año 2007. A partir de dicho momento, se reafirma y constata que la gestión sostenible de los recursos zoogenéticos a nivel mundial es de vital importancia para la agricultura, la producción de alimentos, el desarrollo rural y el ambiente (FAO, 2007).

Así las cosas, los esfuerzos para evaluar y caracterizar las razas criollas deberían tener prioridad en las políticas iberoamericanas de desarrollo rural, no siendo el interés

de la preservación el conocimiento como tal de poblaciones animales en peligro de extinción, sino su utilización y puesta en valor en el agro de cada país de origen basados en el aprovechamiento de sus características de adaptación a su entorno.

DOMESTICACIÓN DEL GANADO BOVINO

El inicio de la actividad ganadera se remonta al período del Neolítico, hace más de 10.000 años atrás, periodo en el que los seres humanos nómadas, es decir, que migraban junto con grandes rebaños de animales en busca de alimento. Se considera que la domesticación de animales y plantas es uno de los avances más importantes de la historia y uno de los prerrequisitos para el surgimiento de las civilizaciones humanas (Diamond, 2002).

Tras los primeros episodios de domesticación, la agricultura se expandió rápidamente a casi todos los hábitats terrestres y el hombre, capturando animales y domesticándolos, fue consciente de la reducción de la incertidumbre en la obtención de alimento aunque esto suponía tener que manejarlos, proveerles de alimento y protegerlos frente a predadores. Así pues, tuvo lugar y se desarrolló el proceso de domesticación en distintas especies, lo que conllevó el desarrollo de los movimientos trashumantes del ganado de unas regiones a otras en búsqueda los mejores pastos, emulando los movimientos

naturales de los animales salvajes (Diamond y Bellwood, 2003).

Los principales centros de domesticación y, por tanto, de diversidad genética en las especies ganaderas más importantes se encontrarían en la cadena andina de América del Sur (llamas, alpacas y conejillos de Indias); América central (pavos y patos criollos); las estepas euroasiáticas (caballo); la meseta del Himalaya (yaks); el norte asiático (renos); la zona meridional de la Península Arábiga (dromedario); el área que actualmente corresponde a la península de Irán (camello); y en el caso de la especie que nos ocupa: África nororiental (bovinos y asnos); Asia sudoccidental incluido el Creciente Fértil (ganado bovino, ovino, caprino y porcino); la región del valle del Indo (bovinos, ovejas, cabras, gallinas y búfalos de agua); Asia sudoriental (gallinas y bovino de Bali); China oriental (bovinos, gallinas y búfalos de pantano).

Los estudios sobre domesticación en cualquier especie siempre resultan complejos, si bien la especie bovina es una de las más estudiadas y cuenta con profusa documentación al respecto. Asimismo, esta área de conocimiento puede ser abordada a través de diferentes disciplinas tanto en lo que se refiere a los análisis descriptivos como a la datación de su edad. En el caso del ganado bovino, a los tradicionales análisis zooarqueológicos, que van desde el estudio de la pinturas

rupestres en cuevas y los grabados utensilios y enseres, hasta los estudios osteométricos y dentales de los hallazgos arqueológicos de los propios animales, recientemente se le suman los análisis de marcadores genéticos del ADN (nuclear y mitocondrial). En cualquier caso, se hace necesaria una visión multidisciplinar de todas las fuentes de información que contribuya a dar respuesta a todas las incógnitas científicas existentes, especialmente en cuanto a la datación de la edad se refiere dado que aquellas estimaciones basadas en marcadores morfológicos podrían subestimar sin duda la antigüedad de los episodios de domesticación teniendo en cuenta que los animales que participaron en el proceso de domesticación inicial no habrían sido particularmente diferentes de sus antepasados salvajes desde el punto de vista morfológico (Dobney y Larson, 2006). Por su parte, el proceso de datación molecular, si bien es independiente de los cambios morfológicos, se caracteriza por presentar elevadas tasas de error y suele basarse en puntos de calibración poco fiables. Métodos como las técnicas de obtención de perfiles demográficos que determinan los intentos iniciales de manejar el ganado por parte de la especie humana y la calibración de relojes moleculares mediante el empleo de información de ADN antiguo están ofreciendo nuevas vías para definir las épocas de la domesticación (Zeder *et al.*, 2006).

En cualquier caso, parece ser que cada vez es más cierto que la domesticación del ganado bovino no sólo tuvo lugar en distintas regiones del mundo sino también se llevó a cabo en épocas diferentes, si bien diversos estudios sobre AND mitocondrial ponen de manifiesto que probablemente se produjeron procesos de introgresión genética de formas primitivas entre las poblaciones domesticadas, especialmente en el ganado europeo (Lira, 2010).

A modo sintético, se podría resumir que todos los bovinos actuales proceden del ancestro denominado *Bos primigenius primigenius* o Uro que dio lugar, entre otros, a los dos géneros de bovino doméstico de mayor interés agroalimentario: *Bos taurus* (bovino europeo) y *Bos indicus* (bovino cebú), los cuales se separaron evolutivamente entre sí mucho antes del inicio de la domesticación (Troy et al, 2001). Así pues, el foco más antiguo de domesticación correspondió al *Bos taurus* y tuvo lugar en distintos puntos del área mesopotámica hace entre 8.000 y 9.000 años, mientras que el *Bos indicus* fue domesticado de forma independiente y más tardíamente en torno al Valle del río Indo, en el sur de Asia (Epstein y Mason, 1984) y en el Baluchistán pakistaní donde existen evidencias del retraso en la aparición de la agricultura y el manejo de animales a una antigüedad mínima de finales del VII milenio a.C. (Lira, 2010).

EXPANSIÓN DEL GANADO BOVINO POR EL MUNDO

Se hace necesario destacar que la expansión del ganado bovino en la edad antigua por muchas regiones del fue consecuencia de la existencia de fuertes migraciones durante largos períodos de tiempo, bien por instinto propio de supervivencia de los animales o bien por su asociación a los poblaciones humanas que los manejaban a lo largo de las grandes rutas trashumantes. En cualquier caso, la mayoría de los tratadistas señalan que los centros de domesticación constituyeron plataformas de partida para su difusión, en la India, Asia Menor y Egipto, entre los años 6.000-4.000 AC. Desde estos lugares tuvieron lugar dos corrientes migratorias hacia Europa, por dos itinerarios distintos pero teniendo como eje el mar Mediterráneo. Una de ellas recorrió Europa central y la otra, partiendo de Egipto bordea el continente africano, penetrando en la Península ibérica por el estrecho de Gibraltar para encontrarse con la primera (Beteta, 2014).

Posteriormente, en la era moderna, la expansión del ganado bovino por el continente americano proveniente de la introducción de ganado del sur de España tras el descubrimiento y la conquista de América, y de las posteriores migraciones con origen en España, Portugal y algunos países del norte de Europa. Las fuertes presiones selectivas en estos ambientes a lo largo de cientos de años hicieron posible que solo unas pocas poblaciones animales

consiguiesen adaptarse y perpetuarse como el ganado criollo que conocemos hoy en día, si bien hay que tener en cuenta que en el siglo XIX tuvo lugar la entrada de animales de tipo cebuino y otras razas mejoradas durante el siglo XX que han influido igualmente en las poblaciones locales (Ajmone-Marsan et al., 2010).

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS RAZAS CRIOLLAS IBEROAMERICANAS

El bovino criollo descende directamente de los animales que llegaron a la isla que actualmente conforman República Dominicana y Haití en 1493 con motivo del segundo viaje de Colón, extendiéndose posteriormente por todo el continente americano (De Alba, 1987; Primo, 1992; Rodero et al., 1992; Bouzat et al., 1998; Laguna, 1991; y Beteta, 2014). Asimismo, existen distintas referencias históricas sobre la existencia de este ganado en la región de la costa de Ecuador (Bouzat et al., 1998; Beteta, 2014), aunque la información es insuficiente para el conocimiento del origen, historia y evolución de esta especie en dicho país (De Alba, 197 y Laguna, 1991). Algunos autores describen la existencia de dos poblaciones bovinas de influencia en la conformación del ganado criollo ecuatoriano a partir de su entrada al país en el año 1532. La primera, a partir de animales provenientes de las Antillas que se extendieron por Venezuela, Colombia,

Ecuador y Perú, asentándose finalmente en las regiones de sierra en Ecuador. La segunda corriente bovina, proveniente por vía marítima de Panamá, se extendió por la región de costa ecuatoriana (Bouzat et al., 1998).

Por otra parte, de forma similar a lo ocurrido en relación a la creación del ganado Sanga en el continente africano, en toda Sudamérica ha tenido lugar un proceso de introducción de ganado cebú en las poblaciones de ganado criollo para intentar una mejor adaptación de estas poblaciones a las condiciones tropicales. El ganado criollo proviene en origen de las migraciones que hubo tras el descubrimiento y la conquista de América, que llevó consigo ganado desde España, Portugal y algunos países del norte de Europa. Las fuertes presiones selectivas en estos ambientes hicieron que solo unos pocos grupos consiguiesen adaptarse y perpetuarse como el ganado criollo que conocemos hoy en día, en el que, además, se observan variantes del haplotipo T1 africano debido a esas primeras migraciones desde la península Ibérica (Ajmone-Marsan et al., 2010).

En cuanto al origen del ganado bovino ecuatoriano, no cabe duda que comparte gran parte de la historia de colonización, adaptación y evolución con el resto de poblaciones suramericanas. No obstante, hay dos datos especialmente reseñables en la conformación y evolución de la ganadería bovina de Ecuador: en primer lugar, el

papel desempeñado por el conquistador Sebastián de Belalcázar y, en segundo lugar, la importancia de la ruta de Panamá. En el primer caso, el hombre clave, en la fundación de ganaderías en la zona que hoy comprende Colombia, Venezuela y Ecuador, es Sebastián de Belalcázar, de origen ganadero, tuvo una permanente preocupación por el establecimiento de ganaderías en la región y, por otro lado, la importancia de la vía de Panamá en la introducción de ganado para la colonización del imperio de los Incas, siendo Guayaquil la cabeza de puente continental para proveer de ganado a Chile, Perú, Ecuador y Sur de Colombia desde Panamá (Villalobos et al, 2009).

En el caso del ganado criollo de Manabí (GCM), con independencia de su presumible origen, está en el recuerdo colectivo de los ganaderos de la existencia de unos "*animales de reconocida mansedumbre, resistencia y rusticidad*". Animales adaptados a las condiciones extremas propias de la zona, soportan épocas prolongadas con escasez de alimentos, con capacidad para realizar grandes desplazamientos en una topografía accidentada, viven en condiciones de altas temperaturas, resistentes a enfermedades parasitarias y de gran rusticidad lo que permitía aprovechar adecuadamente los pastos disponibles en las diferentes épocas del año y adaptándose a las condiciones de manejo del propietario. Estos animales eran conocidos como "*manzanillo*", "*cachudo*" o

"cholo" por los pobladores de la provincia de Manabí y estaban distribuidos por los cantones de Montecristi, Rocafuerte, Puerto López, Porto Viejo y Sucre.

EL GANADO BOVINO CRIOLLO EN ECUADOR

El ganado criollo ecuatoriano ha sido el resultado de varios cientos de años de selección natural sobre un abanico de poblaciones locales asentadas en diferentes regiones del país que contaban con un importante tamaño efectivo de la población fundadora. No obstante, hay que tener en cuenta que a partir de las primeras décadas del siglo XX, en que se inició la introducción de bovinos extranjeros para la producción de carne y de leche (Barsky y Cosse, 1981), En ese sentido, del durante mucho tiempo se pensó que las razas exóticas eran la mejor alternativa para implementación de programas de desarrollo ganadero al atribuir los resultados obtenidos inicialmente a las aptitudes productivas de las razas introducidas y no al vigor híbrido que produce el mestizaje. Sin embargo, con el transcurso del tiempo y los cruzamientos desordenados se han producido procesos de absorción de la base animal criolla y el número de estas poblaciones disminuyó drásticamente (SICA, 2001).

La base de datos de la FAO sobre poblaciones animales (DADIS) refleja la existencia de 21 poblaciones bovinas en Ecuador (DADIS, 2017), de las cuales cinco son de tipo

europeo (*Bos taurus*): Angus, Brown Swiss, Holstein, Jersey, Normanda; otras tres de tipo asiático (*Bos indicus*): Brahman, Gir, Nelore; y doce de ellas criollas: Bravo de Páramo, Chusco, Criollo de la península de Santa Elena, Criollo ecuatoriano, Esmeraldeño, Galapaqueño, Jaspeado manabita, Macabea, Moro, Zarumeño y el resto que podrían considerarse de tipo sintético (Pizán, Sahiwal, Santa Gertrudis).

Bravo del Páramo: Bovino adaptado a las alturas y los páramos ecuatorianos. Se encuentra en las provincias de Carchi, Imbabura, Pichincha, Cotopaxi, Tungurahua y Chimborazo. No se dispone de datos descriptivos específicos de la raza en DAD-IS.

Chusco: Raza adaptada a condiciones de gran altura, por encima de los 3500 msnm. Otras denominaciones: criollo de las sierras o serrano. Los únicos datos descriptivos que figuran en DAD-IS son el peso vivo de 400 y 500 kg para hembras y machos respectivamente; peso al nacimiento de 25 y 30 kg y producción de leche de 240 kg por lactación con 5% de grasa y una duración de 120 días.

Criollo de la península de Santa Elena: Otras denominaciones: criollo de la península. No se dispone de datos descriptivos específicos en el Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos de la FAO (DAD-IS, 2017).

Criollo ecuatoriano: No se dispone de datos descriptivos específicos en el Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos de la FAO (DAD-IS, 2017).

Esmeraldeño: Biotipo ubicado en la provincia del Carchi, en la Sierra ecuatoriana. No se dispone de datos descriptivos específicos en el Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos de la FAO (DAD-IS, 2017).

Galapagueño: Población bovina de origen ibérico, exclusiva y perfectamente adaptada a las condiciones de las Islas Galápagos. La población podría oscilar entre 5.000 y 10.000 cabezas y se encuentra en régimen feral, concretamente en las zonas más áridas de las islas Isabela, San Cristóbal, Santa María y Santa Cruz. Desde el punto de vista descriptivo, según Samandaroff (citado por DAD-IS, 2017), los machos presentan cabeza larga, grande, frente ancha, ojos grandes y vivos, cuernos bien plantados, fuertes y dirigidos hacia los lados, pecho bien formado y musculoso, tronco profundo y amplio, anca bien formada, corta y ligeramente inclinada, cola bien puesta con abundante mechón, la alzada a la cruz es de 120-140 centímetros según la edad y el individuo; todo lo cual les da un aspecto majestuoso y elegante, parecido al ganado de lidia. Por su parte, las hembras tienen cabeza fina y graciosa, cuernos bien plantados y dirigidos lateralmente,

cuello delgado y bien proporcionado, tronco profundo y bien desarrollado, cola bien larga y con abundante mechón, ubres bien desarrolladas, esponjosas y bien irrigadas.

Jaspeado Manabita: Este ganado es conocido como manzanillo, cachudo o cholo por los pobladores de la provincia de Manabí, con sus cantones: Montecristi, Rocafuerte, Puerto López, Portoviejo y Sucre. Estos animales son de aspecto musculosos los machos, las hembras bastante femeninas de manto suave y terso con pelo fino y corto, el color del manto es amarillo (bayo) en diferentes tonalidades con blanco, por lo que se le conoce como manzanillo castaño u oscuro, se pueden encontrar animales con manchas blancas en el vientre y extremidades oscuras hasta más arriba de los corvejones y rodilla, con cabeza y mucosas oscuras, hocico, morro, orejas, cascos, borla de cola y extremo del escroto pigmentado o negro. La lengua y los cuernos pueden no ser pigmentados. La cabeza bien proporcionada, primigénica de tamaño mediano y fina, con cuernos largos en forma de lira, media luna o corona, que pueden o no ser pigmentados. Perfil recto, cara magra y expresiva, frente ancha y recta, ojos vivos con arrugas alrededor de las órbitas, morro puede o no ser pigmentado. Cuello fuerte y de longitud mediana (delgado).

Macabea: Raza criolla de origen ibérico cuya singularidad radica en su hábitat, ya que es la única raza local Iberoamericana que se formó y se mantiene en la región amazónica ecuatoriana, encontrándose totalmente integrada y adaptada al trópico húmedo desde el punto de vista ecológico y también sociológico, ya que forma parte de las comunidades aborígenes de la región (Vargas et al., 2015). Animales de formato corporal pequeño que guarda un claro paralelismo con el grupo de razas criollas iberoamericanas.

Moro: Biotipo ubicado en la provincia del Carchi, en la Sierra ecuatoriana. No se dispone de datos descriptivos específicos en el Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos de la FAO (DAD-IS, 2017).

Zarumeño: Raza de origen ibérico de capa blanca o encerada cuya tendencia a la capa blanca podría explicarse como ventaja competitiva frente a los constantes azotes de la mosca *Dermatobia hominis* o Nuche. Esta población se desarrolló en zonas cercanas a la villa real de Zaruma, como Miranda y El Bosque, sitios ideales para producción de leche. No es una raza armónica, con tendencia al tamaño excesivo de la cabeza, dorso ensillado, anca caída, inserción alta de la cola, poca anchura del riñón, estrechez de isquiones, falta de refinamiento, poca capacidad abdominal y ubres defectuosas, siendo algunos "defectos"

compensatorios, como la mayoría de razas criollas ibéricas, la inserción alta de la cola, aumenta el diámetro vertical y por lo tanto la capacidad de la pelvis, lo cual representa facilidades en el momento del parto; mientras que el anca caída y el lomo ensillado lo habilitaban para las grandes caminatas por terrenos abruptos y escarpados existentes en la zona. Por otra parte, son animales muy fértiles y longevos, de gran mansedumbre y con destacadas habilidades maternas.

GENERALIDADES DEL GANADO CRIOLLO

BOVINO

El bovino criollo es el resultado del proceso selectivo soportando durante cinco siglos por la descendencia del ganado llegado al continente americano procedente de la península Ibérica, bajo la presión de la selección natural, originando una población que se caracteriza por su adaptación y calidad biológica de estos animales a las zonas climáticas (De Alba, 19897).

Primo (1992) manifiesta que el ganado criollo es valioso por su rusticidad, por lo que puede ser utilizado como animal de triple propósito: leche, carne, trabajo. Desde esta perspectiva, sus índices productivos son aceptables bajo las condiciones adversas de crianza con pastos pobres y sequías.

Este ganado es de tamaño mediano, encontrando las hembras con un peso vivo entre 400 y 440 kg, siendo su conformación angulosa, semejante a los tipos lecheros. La inserción alta y adelantada de su cola le facilita el parto, por lo cual los casos de distocia son muy raros. La longevidad y fertilidad de la vaca Criolla hace que no sean raros los casos vientres que a los 13 ó 15 años estén pariendo su décimo segundo ternero. Por su parte, el toro tiene una conformación más carnícera y es de mayor tamaño, oscilando su peso entre 600 y 800 kg, lo que confirma la existencia de un claro dimorfismo sexual (De Alba, 2011).

El ganado criollo tiene gran importancia por ser pie de cría o la población base de los sistemas de producción de gran parte de los países iberoamericanos, debiendo promover programas de desarrollo y mejora ganadera de forma compatible con la conservación de las características de adaptación a dichos ecosistemas (De Alba, 2011).

MEDIO FÍSICO

Localización

La provincia de Manabí dispone de una superficie total de 18.893,7 km² que representan el 7,36% del territorio nacional y su población de 1.185.025 habitantes corresponde al 9,8% del total del Ecuador. La longitud de su línea costera desde Cojimíes hasta Ayampe alcanza los

354 Km. y su ancho promedio hasta los límites orientales con Los Ríos, Pichincha y Guayas es de aproximadamente 80 Km. La distancia en línea recta desde los límites Esmeraldas hasta el sur con Guayas es de 250 Km. Manabí está conformada por 22 cantones. Estos son: Portoviejo, Bolívar, Chone, El Carmen, Flavio Alfaro, Junín, Jipijapa, Manta, Montecristi, Paján, Pichincha, Rocafuerte, Santa Ana, Sucre, Tosagua, 24 de Mayo, Olmedo, Jaramijó, Puerto López, Jama, Pedernales, San Vicente.

El clima

El clima de Manabí es cálido, y se encuentra supeditado a la existencia de dos estaciones bien diferenciadas: la invernal y la de verano. El periodo invernal (diciembre-mayo) es el más caluroso. Se caracteriza por un aumento de temperatura y se ve influenciado por la corriente Caliente del Niño, que corre desde de Panamá hacia nuestras costas. El período de verano (junio-diciembre) se encuentra influenciado por la Corriente de Humboldt, que es fría, que corre de Sur a Norte y que al llegar al Cabo Pasado se desvía hacia las Islas de Galápagos o Colón. La Corriente de Humboldt afecta el Cerro de Paján, el cantón Jipijapa, el cantón Montecristi, el cantón Manta, la parte Sur del cantón Sucre hasta el Cabo Pasado, constituyendo así una extensa área que se caracteriza por su sequedad y por una vegetación especial. El resto de la provincia tiene

clima cálido y húmedo principalmente en los valles surcados por montañas.

Aspectos geológicos y geomorfológicos

La provincia de Manabí se encuentra atravesada por la cordillera denominada “Costanera” y que tiene su origen en Colonche que nace en la provincia del Guayas. La altura de esta cordillera oscila entre los 400 y 500 metros sobre el nivel del mar. La Cordillera de Colonche ingresa a la provincia de Manabí tomando los nombres de Cerros de Paján, continua hacia el Norte con los Cerros de Puca, los cuales cruzan los cantones Veinticuatro de Mayo y Santa Ana. Luego siguen los Cerros de Las Mercedes, de donde se desprende un ramal que va formando las Tabladas de San Plácido, hasta terminar en las colinas de Portoviejo y Río chico. En el cantón Montecristi existen los cordones aislados de los Cerros de Montecristi con 443 metros de altura y los Cerros de Hojas con 400 metros de altura.

El suelo

En líneas generales, los suelos de la provincia de Manabí son de tipo franco arenosos, limosos y/o arcillo limosos, con profundidad en las zonas altas e inundables en las zonas bajas hacia la costa del pacifico. En cualquier caso, se caracterizan por su textura variable y por una distribución irregular de materia orgánica.

La superficie total alcanza 1.923.000 hectáreas, de la que más de 512.000 hectáreas están dedicadas a pastos cultivados que sirven de base para la alimentación del ganado bovino. Por otra parte, al bosque natural le corresponde alrededor de 311.000 hectáreas, además de un área superior a 163.000 hectáreas orientada a arboricultura tropical. Por otra parte, también se determina la existencia de otras 137.000 hectáreas donde el 50% de la superficie se combina con cultivos de ciclo corto (arroz, maíz, maní, yuca, etc.) mientras que el otro 50% con pastos cultivados. Asimismo, se destaca el espacio total que ocupan los cuerpos de agua artificiales, con un área total de 2.000 hectáreas, resaltando la presa Poza Honda y la Esperanza (INAC, 2014).

Hidrografía

La conformación orográfica de la provincia de Manabí, especialmente en el caso del cruce la cordillera de Chongón-Colonche y la Cordillera de Balzar, impide la existencia de ríos de gran caudal con procedencia en la Cordilla de los Andes, lo que determina la existencia de ciertas zonas de la provincia estén predispuestas a inundaciones en las temporadas invernales de mayor precipitación. El sistema hidrográfico de la provincia nace en la Cordillera Costanera, que la atraviesa de sur a noreste, originando tres vertientes: la del río Esmeraldas, la del río Guayas y la del océano Pacífico. No obstante,

destaca la presencia de los ríos Chone y Portoviejo como únicos ríos de cauce profundo.

MEDIO BIÓTICO

La vegetación

Dados los climas de tipo tropical seco y tropical húmedo, la vegetación existente se corresponde con la de sabana y bosques de tipo deciduo, semi-deciduo y bosque lluvioso de tierras bajas. La sabana verdadera, en el sentido de pastizal (con predominio de gramíneas) al descubierto con árboles dispersos, está probablemente limitada en la mayoría de los casos a llanuras aluviales con suelos profundos. En las áreas de sabana en las llanuras aluviales, son comunes árboles esparcidos de Mimosaceae, tales como *Samanea saman* con su corona ancha y con forma de paraguas y *Pseudosamanea guachapele*. El bosque deciduo con un dosel relativamente cerrado y la casi ausencia de gramíneas predomina en la misma región en suelos rocosos, poco profundos en los cerros. El elemento florístico más conspicuo del bosque deciduo es el árbol *Ceiba trichistandra* con su tronco grotesco, grueso y torcido y corteza verde, la cual es fotosintética durante la estación seca cuando los árboles carecen de hojas; Otros árboles son también comunes, tales como *Eriotheca ruizii*, *Pseudobombax guayasense*.

Finalmente, la vegetación del bosque lluvioso de las tierras bajas es alto, denso y siempreverde, con el dosel frecuentemente de 30 m o más de altitud y una diversidad alta de especies.

La fauna

La fauna predominante son las aves, incluyendo determinadas especies raras y coloridas de pájaros, así como algunos mamíferos, anfibios y reptiles. En las zonas de rivera son importantes también la presencia de invertebrados en las riveras y también de especies bioacuáticas, dada la gran biodiversidad piscícola del país.

USO Y PROPIEDAD DE LA TIERRA

Según los últimos datos oficiales publicados por el Instituto Nacional de Estadística y Censos (INEC, 2016), la mayor parte de la tierra cultivable de Ecuador está destinada a Pastos cultivados con un 29,4% de superficie, seguida de la superficie de Pastos naturales (11,9%). Asimismo, los Cultivos permanentes representan un 11,8% y los Cultivos Transitorios y Barbecho suponen otro 8,4% del territorio. Por su parte, la superficie forestal del país, en Montes y Bosques, se sitúa en el 30,3%. Este análisis estructural nos informa de la importancia de la ganadería ecuatoriana ligada a la base territorial, dada la elevada proporción de superficie útil dedicada a la producción de

pastos, siendo la explotación de la especie bovina, con casi 6 millones de cabezas, la primera producción pecuaria del país de forma destacada con respecto al resto de las especies ganaderas.

En otro orden de cosas, al analizar el uso del suelo por regiones: Costa, Sierra y Oriente en lo que respecta al aprovechamiento ganadero, se determina que, aproximadamente, la tercera parte de la superficie útil, tanto en la Región Costa (33%) como en la Región Oriental (32,5%), están ocupada por Pastos cultivados, mientras que en ambos casos el 5% del territorio corresponde a Pastos naturales. Por su parte, en la Región Sierra, se observa que los Pastos naturales (25,2%) predominan sobre los Pastos cultivados (21,8%). Asimismo, en esta área se encuentra la mayor proporción de suelo forestal al contabilizar un 53,4% del espacio ocupado por Montes y Bosques.

La distribución del uso del suelo ecuatoriano, según provincia, donde se informa del número de hectáreas existentes en pastos cultivados, pastos naturales, cultivos permanentes, cultivos transitorios, superficie total y porcentaje total.

Por otro lado, al realizar un análisis de tendencia sobre la última década, se observa la superficie de cultivos permanentes presenta una tasa de crecimiento positiva del

1,25%, aproximadamente; la categoría de cultivos transitorios muestra una tasa media de variación del -0,91% y, en los que respecta a pastos, los Pastos cultivados presentan un ligero incremento (0,45%), mientras que, en los Pastos naturales, el comportamiento claramente descendente durante este mismo periodo (-8,24%).

En Ecuador coexisten tres modalidades de tenencia de la tierra: propiedad privada, comunal y estatal, representado cada una de ellas distintos tipos de uso y aprovechamiento y de formas de vida. Según el Censo Nacional Agropecuario (INEC, 2016), la tipología predominantes es la propiedad privada sobre el resto de modalidades. Así, el 94,5% de la superficie agrícola (11.680.469 ha) es de propiedad privada; el 4,9% es de propiedad comunal (602.862 ha) y, solamente, el 0,6%, es decir, 73.261 ha, son tierras de instituciones públicas. En la provincia de Manabí, la proporción de superficie de tierra en manos privadas es ligeramente mayor a la media nacional.

CARACTERÍSTICAS DE LOS SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DEL GANADO CRIOLLO DE MANABÍ

Según Torres (2015), los sistemas de producción del ganado criollo de Manabí son mixtos de doble propósito (DP) y constituyen la actividad principal de numerosas familias en la provincia ecuatoriana. La explotación tipo desarrolla una modalidad familiar de subsistencia que

combina la actividad agrícola con la ganadera. La dimensión media es de 16 vacas en una superficie de 44 ha, consumiendo pastos naturales, subproductos agrícolas y pastos cultivados: principalmente saboya (*Panicum maximum*), gramalote (*Axonopus affinis*) y elefante (*Pennisetum purpureum*). La productividad diaria por explotación se sitúa en torno a 52 litros de leche diarios y tiende a un parto por vaca y año. El perfil de los productores es de 53 años de edad con cinco miembros en la unidad familiar, 24 años de antigüedad en la actividad y el 85% de los productores desean continuar con la actividad. Destaca el elevado número de productores (97,8%) que destinan la mayor parte de la producción a canales comerciales cortos favoreciendo la viabilidad económica.

CONCEPTO DE RAZA

Sin duda alguna, el concepto de raza es uno de los elementos más controvertidos de la zootecnia, tanto que en la comunidad científica podemos diferenciar la existencia de situaciones tan extremas entre sí que varían desde las posiciones que defienden de los etnólogos más ortodoxos o puristas (Sierra, 2001; Rodero y Herrera, 2000; entre otros) hasta aquellas otras netamente escépticas o incluso que podrían considerarse como negacionistas de este propio concepto (Orozco, 1985).

A continuación se exponen algunas de las definiciones más relevantes que han sido postuladas por algunos de los tratadistas más importantes de la historia en el ámbito de la zootecnia:

“Colectividad de individuos que poseen un conjunto de caracteres distintivos y transmisibles por generación” (González Pizarro, 1903).

“Grupos de poblaciones que de hecho o en potencia son capaces de mezclarse y que reproductivamente se hallan aislados de otros grupos semejantes”. (Mayr, 1949).

“Conjunto de individuos con caracteres morfológicos, fisiológicos y psicológicos propios, por los que se les distingue de otros de su misma especie y que son transmisibles por herencia dentro de un margen de fluctuación conocido” (Aparicio Sánchez, 1956).

“Grupo segregado de la población que por sus características morfológicas y fisiológicas demuestran poseer un origen común, cuyo exterior y producción media lo distinguen de los demás grupos de la misma especie, y que transmiten esos caracteres a su descendencia” (Inchausti y Tagle, 1967).

“Una población de animales domésticos que cumple con las siguientes condiciones: caracteres heredables que la identifican; los criadores han constituido formalmente una asociación de criadores para la gestión de la raza; y cuenta con el reconocimiento de las Administraciones Públicas”. (Lerner y Dolnald, 1969)

“Grupo de animales de características similares que reproduciéndose entre sí dan una progenie del mismo tipo, dentro de los estándares publicados por la organización de registro” (Alderson, 1974).

“Una población de orden subespecífico que posee identidad genética, presentando la descendencia una semejanza en los caracteres étnicos (dentro de una media y varianza presumible), cuando se desarrolla dentro del mismo nicho ecológico al de los progenitores”. (Aparicio Macarro, 1987).

“Poblaciones que se distinguen por un conjunto de caracteres visibles exteriormente, que están determinados genéticamente y que se han diferenciado de otras de la misma especie a lo largo de proceso histórico, teniendo en cuenta que se han originado y localizado en un área determinada con un ambiente común”. (Rodero y Herrera, 2000)

“Grupo subespecífico de animales domésticos con características externas definidas e identificables que le permite ser diferenciado por apreciación visual de otros grupos definidos de la misma especie”. (Scherf, 2000),

“Raza es un concepto técnico-científico, identificador y diferenciador de un grupo de animales, a través de una serie de características (morfológicas, productivas, psicológicas, de adaptación, etc.) que son transmisibles a la descendencia, manteniendo por otra parte una cierta variabilidad y dinámica evolutiva” (Sierra, 2001)

“Las razas son conceptos culturales más que entidades físicas, y el concepto varía de un país a otro. Para que sea posible llevar a cabo una ordenación sostenible, es necesario considerar y comprender la diversidad en los ámbitos de la especie, entre las razas y dentro de las mismas razas. En los 12.000 años transcurridos desde la primera domesticación, se han desarrollado más de 7.000 razas de animales domésticos. Estas razas representan ahora combinaciones únicas de genes. Por tanto, todos los recursos zoogenéticos son el resultado de la intervención humana, y estos recursos, a diferencia de la biodiversidad silvestre,

requieren una gestión humana permanente y activa". (FAO, 2007)

Según, De Alba (2011), las razas son poblaciones que se distinguen por un conjunto de caracteres visibles exteriormente, que están determinados genéticamente y que se han diferenciado de otras de la misma especie a lo largo de proceso histórico, teniendo en cuenta que se han originado y localizado en un área determinada con un ambiente común.

CARACTERES DESCRIPTORES Y DIFERENCIADORES DE BASE ETNOGENÉTICA.

Coincidiendo con Sierra (2001), son tres los grupos de caracteres descriptores y diferenciadores de base etnogenética que mayoritariamente son empleados en estudios de caracterización racial: a) De tipo morfológicos y faneróptico; b) De tipo fisiozootécnico; y c) y marcadores genéticos como predictores raciales.

Los caracteres morfológicos (morfométricos y morfológicos propiamente dichos) y fanerópticos son aquellos que nos concretan determinados valores fenotípicos del exterior del animal como el tamaño, peso, perfil, medidas, color, tipo de piel, pelo, lana, cuernos, plumas, etc., lo que permite una rápida descripción y diferenciación racial *de visu*.

Los caracteres fisiozootécnicos actúan como descriptores externos de una serie de parámetros fisiozootécnicos siendo estimados a partir de los registros o controles pertinentes. Dentro de ellos y, referidos específicamente a la especie bovina, se pueden diferenciar: a) De tipo productivo: orientación láctea (cantidad y calidad de la leche), orientación cárnica (pesos y crecimientos en el comportamiento individual de los terneros, rendimiento y calidad de la canal y de la carne, entre otros); b) De tipo reproductivo: fecundidad, fertilidad, prolificidad, intervalo entre partos en las hembras, así como la libido y parámetros de calidad macro y microscópica del semen en los machos, sin menoscabo de todos aquellos del área biotecnológica de la reproducción asistida comunes a ambos sexos: ; de comportamiento o psicológicos, capacidad de adaptación, etc.; c) De tipo funcional, de comportamiento o psicológicos: lidia, arrastre o cabestraje, entre otros; d) De capacidad de adaptación, etc.

Finalmente, los marcadores genéticos, especialmente los microsatélites, aunque aún no poseen una capacidad definitiva a la hora de describir y diferenciar razas de ganado, sin embargo suponen un apoyo complementario de gran importancia. En este sentido, para algunos autores, la valoración de distancias genéticas entre poblaciones animales podría permitir diferenciar dichos grupos (razas) en virtud de las frecuencias alélicas correspondientes, ya que estas distancias pueden ser

debidas tanto a mutaciones y deriva genética, como a selección natural y artificial. Desgraciadamente los *loci* responsables de las diferencias debidas a dicha selección natural y artificial no suelen estar disponibles para el análisis de las distancias genéticas (Molina, 2001), con lo que difícilmente este método puede ser suficientemente fiable para diferenciar razas en base a procesos selectivos artificiales ya que son caracteres neutros, pero si son válidos para estudiar las dinámicas naturales de las poblaciones. El estudio de las distancias genéticas a partir de microsatélites además puede ser más útil para evaluar la variabilidad intra-raza (Barker *et al.*, 1993), la estabilidad genética de las poblaciones (equilibrio), la identificación genética de individuos y poblaciones, la trazabilidad genética y la pertenencia de individuos a poblaciones, entre otros aspectos, .

En definitiva, reiterando nuestras coincidencias con buena parte de los criterios expuestos por Sierra (2001) en su análisis del Concepto de raza: evolución y realidad, quien a su vez se basa en postulados de Ponzoni (1997) e incluso Cavalli-Sforza (1995), la forma óptima de caracterizar y diferenciar las razas sería mediante la inclusión en el estudio de los caracteres morfológicos y fisiozootécnicos así como también se hace necesario tener en cuenta los marcadores genéticos del ADN.

Caracterización zoométrica, morfológica y faneróptica

La caracterización racial basada en las variables externas de los animales asienta sobre tres elementos claramente diferenciados entre sí: zoometría, morfología y faneróptica. En este sentido, la zoometría permite estudiar la dimensión de las regiones corporales del animal mediante mediciones concretas y de su variación normal para una determinada población (Torrent, 1982), por cuanto se basa en distintas medidas e índices que vienen determinadas por variables de tipo cuantitativo (Herrera, 2003), mientras que el análisis de las variables relativas a la morfología del animal (conformación) se considera habitualmente como de caracteres subjetivos (Dalton, 1980), si bien aportan información de gran relevancia zootécnica. En este caso, se trata de determinadas variables, que si bien pudiesen someterse a un análisis cuantitativo, se miden por apreciación visual directa sin utilizar técnicas analíticas mediante un ejercicio mental, basándose en la valoración de la forma o la comparación de la forma de una región corporal de un individuo con el ideal de la raza, tanto en una visión general como regional, siguiendo los criterios expuestos por Hernández (2000). Así pues estos caracteres se asimilan a variables de naturaleza cualitativa, exigiéndose al calificador/valorador una gran capacidad de observación sin perjuicio de la capacitación técnica pertinente. Finalmente, el estudio

faneróptico se centra en el análisis de variables de naturaleza estrictamente cualitativa, principalmente referidas a la piel, como es el caso de los caracteres de la dermis, coloraciones, dotación glandular, caracteres del pelo, encornaduras, pezuñas, etc.

Morfometría

Teniendo en cuenta que la zoometría estudia las formas de los animales mediante mediciones corporales concretas que nos permiten cuantificar la conformación corporal, coincidimos con Parés (2009) en que la actualidad de trata de una técnica que ha perdido aplicación en producción animal dado que actualmente se da más importancia a los caracteres netamente productivos. No obstante, la zoometría constituye una herramienta básica en la implantación de programas de desarrollo ganadero al resultar esencial en la descripción y caracterización de las razas animales así como en la posterior inscripción de animales en libros genealógicos. En este sentido, el ganado bovino es la segunda especie más estudiada en este campo científico, por detrás de la especie equina, tal y como se demuestra al revisar los grandes tratados históricos de etnología, como es el caso del demonizado “Exterior de los Grandes Animales Domésticos” (Aparicio, 1956) como uno de los tratados más estudiado en España.

Por otra parte, en el contexto iberoamericano, aunque han sido muchos los trabajos de caracterización racial desarrollados en las últimas décadas, en el caso de Ecuador es necesario promover la realización de trabajos de caracterización zoométrica de las razas tropicales que permita definir con más precisión las medidas bovinométricas así como establecer las correlaciones que pudiesen existir con parámetros productivos y reproductivos, en consonancia con lo preconizado por Edwards (1992) en la especie equina.

Variables zoométricas:

Las principales medidas lineales se agrupan en cuatro bloques: a) medidas de alzada: alzada a la cruz, alzada al dorso, alzada a la grupa, alzada al nacimiento de la cola y alzada al esternón; b) medias de longitud: longitud de la cabeza, longitud craneal, longitud facial, diámetro longitudinal, longitud occípito-coxígea, y longitud ilio-isquiática o de la grupa; c) medias de anchura: anchura de la cabeza, anchura craneal, anchura facial, diámetro bicostal, diámetro entre encuentros y anchura de la grupa; y d) perímetros: perímetro torácico, perímetro del carpo, perímetro de la caña anterior, perímetro de la caña posterior y perímetro abdominal.

Anchura de la cabeza (ACF). Distancia máxima existente entre los puntos más salientes de los arcos cigomáticos u órbitas. Tomada con compás de brocas.

Longitud de la cabeza (LCF). Distancia máxima existente entre la protuberancia occipital externa (nuca) y el punto más rostral o anterior del labio maxilar. También denominada Longitud cefálica total. Tomada con compás de brocas.

Longitud de la cara (LR). Distancia existente entre el punto medio de la línea imaginaria que une los arcos cigomáticos y el punto más rostral o anterior del labio maxilar. También denominada longitud facial. Tomada con compás de brocas.

Longitud del cráneo (LCR). Distancia existente entre la protuberancia occipital externa y el punto medio de la línea imaginaria que une los arcos cigomáticos. Tomada con compás de brocas.

Alzada a la cruz (ACR). Distancia existente entre el punto más culminante de la cruz (entre 3ª y 4ª apófisis espinosas de las vértebras torácicas) y el suelo, la protuberancia occipital externa y el punto medio de la línea imaginaria que une los arcos cigomáticos. Denominada también alzada principal o talla. Tomada con bastón zoométrico.

Diámetro bicostal (DBC). Distancia existente entre ambos planos costales a nivel de la 5ª costilla (en la zona más próxima a la axila). Denominada también anchura torácica. Tomada con bastón zoométrico.

Distancia entre encuentros (DEE). Distancia existente entre los puntos más craneales y laterales de los encuentros o articulaciones escapulo-humerales. Tomada con bastón zoométrico.

Diámetro dorsoesternal (DDE). Distancia existente entre el punto más declive de la cruz y la cara inferior de la región esternal por detrás del codo. Tomada con bastón zoométrico.

Perímetro torácico (PT). Distancia que se recorre desde el punto más declive de la cruz descendiendo por el costado hasta la región esternal en el punto situado inmediatamente por detrás del codo y llegando nuevamente hasta la cruz por el otro costado. También denomina perímetro recto torácico. Tomada con cinta métrica flexible e inextensible.

Perímetro de la caña anterior (PC). Distancia que recorre la parte más estrecha del hueso metatarso, en su tercio medio. Tomada con cinta métrica flexible e inextensible.

Longitud occipital-isquial (LOI). Distancia que comprendida entre el punto más craneal y lateral de la

articulación escápulo humeral (encuentro) y el punto más caudal de la tuberosidad isquiática (punta de nalga). Tomada con bastón zoométrico.

Alzada entrada a la grupa (AEG). Distancia existente entre la unión entre el lomo y la grupa y el suelo, en línea completamente vertical. Denominada también “*alzada a las palomillas*”. Tomada con bastón zoométrico.

Longitud de la grupa (LG). Distancia comprendida entre la tuberosidad ilíaca externa (punta del anca) y el tuberosidad isquiática (punta de la nalga). También denominada longitud ilio-isquiática Tomada con compás de brocas.

Anchura interilíaca (AII). Distancia comprendida entre las dos tuberosidades ilíacas externas o puntas del anca. Tomada con compás de brocas.

Peso vivo (PV). Peso del animal. Tomado con báscula Gallagher W210

Índices zoométricos:

Los índices zoométricos son el resultado de combinar dos variables zoométricas entre si y nos aportan información sobre la proporcionalidad existente entre las referidas variables métricas. En ese sentido, la información ofrecida por estos índices tiene un alto poder discriminante al acumularse la información de las dos variables, superando

en muchas la que ofrece cada variable de forma individual y aislada (Hevia y Quiles, 1993).

Así las cosas, se dividen en tres grupos claramente diferenciados, por un lado aquellos de interés etnológico que se utilizan para la diagnosis racial: índice cefálico, índice craneal, índice facial, índice corporal, índice torácico, índice ilio-isquiático e índice de compacidad; por otro lado, aquellos otros de interés funcional: índice dátilo-costal (aptitud lechera), índice de proporcionalidad, índice de proporcionalidad relativa del tórax, índice de peso relativo, índice de grueso relativo de la caña, índice de carga de la caña, índice dátilo-torácico e índice podal posterior; y, finalmente, otros índices: índice de anamorfosis, coeficiente de proporcionalidad corporal, índice de gracilidad subesternal, índice auricular/tórax, índices de Alderson (índice de peso, índice de alzada inclinada, índice de longitud. Índice de anchura inclinada, índice de longitud de equilibrio de la pata delantera, índice de balance, índice acumulado e índice de profundidad) e índices de Skorkowski (W1, W2, W3, W4, W5, W6).

Especial atención merece la información suministrada por los índices zoométricos basados en caracteres étnicos referidos a la cabeza dado que se trata de una región corporal muy poco influenciada por los factores medioambientales y por el manejo, siendo por tanto indicadores de gran interés desde el punto de vista la

diagnosis racial, a diferencia del resto de índices zoométricos que podrían verse afectados por determinados factores de variación, como sería el caso del estado de carnes del animal.

Los principales índices son:

Índice cefálico (ICEF = $AC \cdot 100 / LC$). Es la relación existente o cociente establecido entre la anchura de la cabeza ($\times 100$) y la longitud de la cabeza. Este índice permite clasificar los animales en doliocéfalos (< 50), braquicéfalos (< 50) y mesocéfalos (50).

Índice torácico (ITOR = $DBC \cdot 100 / DDE$). Es la relación existente o cociente establecido entre diámetro bicostal ($\times 100$) y la alzada dorso-esternal. El índice torácico refleja las variaciones en la forma de la sección torácica, siendo mayor (más circular) en el ganado de carne y menor (más elíptico) en el ganado lechero. Para las razas mediolíneas tenemos un índice entre 86 y 88, situándose el brevilineo en 89 o más y el longilineo en 85 o menos, según (Pares, 2009)

Índice pelviano (IPEL = $AG \cdot 100 / AII$). Es la relación existente o cociente establecido entre la anchura inter-ilíaca ($\times 100$) y la longitud ilioisquiática. Este índice indica la relación entre anchura y longitud de

pelvis, lo que refleja una pelvis proporcionalmente más ancha que larga o al revés. También denominado índice ilio-isquiático.

Índice de peso relativo ($IPR = PV \cdot 100 / AC$). Es la relación existente o cociente establecido entre el peso vivo (x100) y la alzada a la cruz. También denominado de compacidad.

Índice dáctilo-costal ($IDC = PC \cdot 100 / DBC$). Es la relación existente o cociente establecido entre el perímetro de caña anterior (x100) y el diámetro bicostal.

Índice de profundidad relativa del tórax ($IPRT = DDE \cdot 100 / AC$). Es la relación existente o cociente establecido entre el diámetro dorso-esternal (x100) y la alzada a la cruz.

Índice de grueso relativo de la caña ($IGRC = PC \cdot 100 / AC$). Es la relación existente o cociente establecido entre el perímetro de caña anterior (x100) y la alzada a la cruz.

Índice de carga de la caña ($ICC = PC \cdot 100 / PV$). Es la relación existente o cociente establecido entre el perímetro de caña anterior (x100) y el peso vivo.

Índice dáctilo-torácico ($IDT = PC \cdot 100 / PT$). Es la relación existente o cociente establecido entre el

perímetro de caña anterior (x100) y el perímetro recto torácico. El índice dáctilo-torácico proporciona igualmente una idea del grado de finura del esqueleto, siendo su valor mayor en los animales carniceros que en los lecheros. No debe deducirse de ello que sea siempre deseable un aumento del volumen de las extremidades, un “exceso de hueso”, puesto que debe considerarse también la calidad y forma de los huesos, así como de las articulaciones y tendones. También denominado índice metacarpo-torácico.

Índice de anamorfosis (IANA = PT^2/AC). Es la relación existente o cociente establecido entre el perímetro recto torácico (elevado a 2) y la alzada a la cruz. Un índice menor indica un tipo más alto de patas y más liviano, tendente a un tipo de velocidad; en caballos, un aumento en este índice indica una tendencia hacia un tipo de fuerza (Dowdall, 1987).

Índice morfológico de Alderson sobre alzada inclinada (IALD1 = $AC-AEG$). Es la diferencia existente entre la alzada a la cruz y la alzada a la grupa.

Índice morfológico de Alderson sobre longitud de equilibrio de la pata delantera (IALD2 = $AC-DDE$).

Es la diferencia existente entre la alzada a la cruz y el diámetro dorso-esternal.

Índice Skorkowski W_1 ($W_1 = AC*100/LR$). Es la relación existente o cociente establecido entre la anchura de la cabeza (x100) y la longitud de la cara.

Índice Skorkowski W_5 ($W_5 = AC*100/DDE$). Es la relación existente o cociente establecido entre la alzada a la cruz (x100) y el diámetro dorso-esternal.

Índice Skorkowski W_6 ($W_6 = DDE*100/DE$). Es la relación existente o cociente establecido entre el diámetro dorso-esternal (x100) y la anchura entre encuentros.

Morfología.

Según Herrera (2003), La apreciación de la forma en un grupo de animales de una determinada raza, o la comparación de la forma de un individuo con el ideal de la raza, tanto en una visión general como regional, es el primer ejercicio mental que se realiza. Es un proceso de comparación, en el que se afirma o excluye y que necesita de una gran capacidad de observación. Son caracteres cualitativos por residir en la apreciación de la forma.

Las principales variables morfológicas se agrupan en dos bloques: a) De la cabeza: perfil cefálico, tamaño de las orejas, orientación de las orejas y tipo de orbitas; b) Del cuerpo: Longitud del cuello, presencia/ausencia de giba,

línea dorsolumbar, vientre, inclinación de la grupa, posición del nacimiento de la cola, forma de la nalga, finura de la cola y aplomos; y c) Específicas de la ubre: tamaño de la ubre, inserción de la ubre, simetría forma de las ubres, tamaño de los pezones, uniformidad de los pezones y presencia de pezones supernumerarios.

Perfil cefálico: Esta variable, que mide la silueta del perfil del hueso frontal de los animales, es una de los tres caracteres plásticos (junto al peso y las proporciones corporales) del sistema descriptivo desarrollado por Baron para la clasificación racial. Así se tienen animales con perfil recto o rectilíneos (0) que se considera el tipo medio, otros son concavilíneos (-), que sería la desviación negativa y en sentido positivo serían los convexilíneos (+). El perfil recto se denomina ortoide, el perfil cóncavo es celoide, y el convexo también se conoce como cirtoide. Asimismo, también pueden encontrarse denominaciones ultra y sub que hacen referencia a extremos biológicos o intermedios.

Tamaño de las orejas: Porte o envergadura de dicha región corporal en el animal, valorando si el ejemplar tiene un tipo de oreja pequeña, mediana o grande.

Orientación de las orejas: Disposición o alineación de dicha región corporal en el animal respecto a la horizontal

del suelo, valorando si el ejemplar tiene un tipo de oreja horizontal, inclinada o caída.

Órbitas: Relieve que dicha región corporal presenta respecto a la superficie circundante de la cabeza del animal, valorando si el ejemplar tiene las órbitas marcadas, poco marcadas o muy marcadas.

Longitud del cuello: Extensión de dicha región corporal del animal, valorando si el ejemplar tiene un cuello de tipo corto, mediano o largo.

Giba o morrillo: Protuberancia cérvico-torácica consistente en el desarrollo exacerbado o hipertrofia del músculo romboide cervical, posiblemente sin funcionalidad específica pero pudiéndose considerar un carácter sexual secundario. Se determina la presencia o ausencia de dicho carácter en el animal.

Línea dorsolumbar: Línea que forma la columna vertebral del animal respecto a la horizontal, valorando si el ejemplar tiene una línea dorso lumbar de tipo recto, poco ensillada (algo hundida) o claramente ensillada (hundida).

Ventre: Línea que forma dicha región corporal respecto a la horizontal, valorando si el ejemplar tiene un vientre de tipo recogido, algo recogido o muy recogido.

Inclinación de la grupa: Variable que define el ángulo que forma con la horizontal, la línea que une la punta del anca

con la de la nalga, valorando si el ejemplar presenta una inclinación horizontal, algo inclinada o muy inclinada.

Posición nacimiento de la cola: Situación o emplazamiento de esta región corporal respecto a la grupa, valorando si el ejemplar tiene una línea dorso lumbar de tipo alto, en línea o entre isquiones.

Forma de la nalga: Relieve del borde posterior del muslo que informa del desarrollo muscular existente en dicha región corporal en el animal. Se determina si el ejemplar tiene un tipo cóncavo, recto, suavemente convexa o convexa.

Finura de la cola: Espesor de dicha región corporal del animal, valorando si el ejemplar tiene una cola de tipo fina, mediana o gruesa.

Aplomos: Líneas verticales que determinan la dirección que deben tener los miembros del animal para considerarse bien conformados, valorando si el ejemplar tiene buenos aplomos o presenta defectos ya sea en un par o en ambos pares.

Inserción ubre: Líneas que los indican la ubicación y la fuerza con que la ubre se adhiere a la pared abdominal mediante los ligamentos laterales, determinando si el animal tiene una inserción de ubre mala o pendulosa, normal y firme, o avanzada en mes.

Tamaño de los pezones: Dimensión de dicha parte de la ubre, determinando si el ejemplar presenta un tipo pequeño, mediano o largo.

Pezones supernumerarios: Pezones adicionales o extras, generalmente no funcionales, que se sitúan en posiciones ectópicas en la ubre. Se determina la presencia o ausencia de dicho carácter en el animal.

Faneróptica

Históricamente, las variables fanerópticas han sido las más comúnmente utilizadas en caracterización racial dada la facilidad de observación y de recopilación de datos con que cuentan. De hecho, son múltiples los ejemplos de razas que se han basado su descripción principalmente en este tipo de atributos externos, especialmente en el caso del color de la capa que en no pocas ocasiones es el responsable del propio nombre que recibe, pudiendo poner como ejemplo la denominación de las razas Blanca Cacereña, Cárdena Andaluza, Negra Andaluza, Rubia Gallega, etc. en España, o bien la raza Blanco Orejinegro en Colombia.

Las variables fanerópticas se agrupan en tres bloques: a) De la capa: Extensión de la capa, color de la capa, pigmentación de las mucosas, pigmentación de las pezuñas, pigmentación de las ubres y pigmentación ubres/escroto; b) De los cuernos: posición de los cuernos,

forma de los cuernos, desarrollo de los cuernos, sección del cuerno, color de la pala, color del pitón; y, c) De la piel y el pelo: presencia/ausencia de papada; ausencia/presencia pliegue umbilical, presencia/ausencia de morillo o giga, longitud del pelo, finura del pelo, presencia/ausencia de flequillo.

Extensión de la capa: Esta variable mide la extensión de la coloración de la capa, valorando si el ejemplar presenta capa uniforme por todo el cuerpo o también denominada monocolor (un solo color), o bien capa bicolor (dos colores) o, en su caso, tricolor (tres colores).

Color de la capa: Esta variable mide el color base de la capa y la presencia de aquellos otros colores complementarios, en su caso, valorando si el ejemplar presenta capa blanca, baya, colorada, castaña, negra, berrenda en colorado, berrendo en negro o jaspeada. En este sentido, los distintos pelajes se deben a dos pigmentos básicos, el negro y el castaño (colorado), que unidos al blanco (falta de pigmentación) y modificados por una serie de factores de extensión, restricción, distribución, intensidad y dilución determinan toda la gama de colores de capa (Rabasa *et al.*, 1976). El pigmento castaño o colorado puede presentar distintas tonalidades que van desde el bayo (el más claro), el rubio, el castaño, el tostado y el colorado. Estas diferencias se deben probablemente a una serie de alelos del gen principal R. El negro se debe a

un gen denominado B, es epistático sobre R. El blanco se debe al gen N y en dosis única es coepistático con B y R, en homocigosis (NN) el animal es casi blanco. Los animales heterocigotos para N, cuyos pelos pigmentados son negros, tienen capas conocidas como moras o azulejas, mientras que aquellos cuyos pelos pigmentados son castaños, el color de capa es rosado o rosillo. Se conocen como hoscas a los animales de capas castañas modificadas por un oscurecimiento distal que se manifiesta en cabeza, cuello, miembros, tronco y cola y que se debe al gen Bs. que actúa como recesivo. El azotado o chorreado (bandas negras verticales sobre una capa castaña), es un hosco que se modifica por la interacción entre los genes Bs y Ps (Rabasa *et al.*, 1976). En cualquier caso, en las regiones cálidas con intensa luz solar, los pelajes claros como blancos o crema absorben 40 a 50 % menos calor y reflejan una mayor proporción de las longitudes de onda infrarrojas incidentes de efectos calóricos que las capas negras u oscuras, lo que contribuye a mantener y regular mejor la temperatura corporal en estas condiciones climáticas (Bavera, 2004).

Particularidades complementarias de la capa: Esta variable mide la existencia de particularidades complementarias de la capa de color blanco, valorando la presencia o ausencia de los caracteres bragado, meano, bociblanco, lucero, coliblanco, orejinegro y cariblanco, entre otros.

Pigmentación de las mucosas: Esta variable mide el tipo de pigmentación existente en las mucosas nasales, valorando si el ejemplar presenta pigmentación en negro, mixta o sonrosada. Las mucosas externas de los bovinos se ubican en el hocico o morro, en la región palpebral y en la región perianal. El gen Ps en estado homocigoto determina pigmentación negra en las citadas regiones. Al estado heterocigoto (Psp) da una pigmentación parcial de las mismas regiones y se denomina hocico pintado. El doble recesivo (psps) da un hocico de color pardo rosado que por oposición se llama hocico blanco (Rabasa *et al.*, 1976). Este gen forma parte de un grupo de ligamiento junto al gen Bs. asociado con fertilidad femenina en bovinos Criollos (Sal Paz *et al.*, 1976)

Pigmentación de las pezuñas: Se mide la pigmentación de las pezuñas, determinado si el ejemplar presenta pigmentación en negro, mixta o sonrosada.

Pigmentación de las ubres/escroto: Se mide la pigmentación de la ubre/escroto, determinado si el ejemplar presenta pigmentación en negro, mixta o sonrosada.

Posición de los cuernos: Esta variable mide la posición del cuerno respecto a su lugar de nacimiento, valorando si el ejemplar presenta el tipo proceros (cuernos con nacimiento delante de la línea de nuca), ortoceros

(nacimiento en la propia línea de la nuca) y opistoceros (nacimiento detrás de la línea de la nuca).

Forma de los cuernos: Esta variable mide la forma del cuerno, valorando si el ejemplar presenta el tipo espiral, gancho alto, gancho medio, gancho bajo, semilunar, en copa, gancho alto invertido, en corona, o en forma de lira.

Desarrollo de los cuernos: Esta variable mide el porte o volumen de los cuernos, valorando si el ejemplar presenta cuernos de tipo grande, mediano o pequeño.

Sección del cuerno: Esta variable mide la forma del área del cuerno en su base, valorando si el ejemplar presenta cuernos con sección tipo circular o tipo oval.

Color de la pala: Esta variable mide la coloración de la pala del cuerno, valorando si el ejemplar presenta coloración clara u oscura.

Color del pitón: Esta variable mide la coloración de la punta o pitón del cuerno, valorando si el ejemplar presenta coloración blanca, acaramelada-verdosa o negra.

Tipo de pelo: Variable que puede segregarse en otras dos, como es la Longitud del de pelo, como la variable que mide la longitud del pelo del animal, valorando si el ejemplar tiene un tipo de pelo corto, medio o largo; y la Finura del pelo, como la variable que mide el diámetro del pelo del animal, valorando si el ejemplar tiene un tipo de pelo fino,

medio o grueso. En ese sentido, según Bavera (2004), el efecto del viento es mayor en el pelaje corto que en el largo, al renovar la capa de aire saturado por otro más seco. El pelaje corto, lustroso y ralo se observa en los animales adaptados al clima tropical, ya que al retener menos aire favorece la transferencia térmica por radiación y convección; es una capa menos aislante (Bavera, 2004). Los animales que cambian o mudan su pelo antes, soportan mejor elevadas temperaturas y los animales de tamaño grande dentro de una misma raza tienen menos densidad de pelos que los de menor tamaño (Bavera, 2004). Asimismo, el pelo largo y abundante está presente en aquellas razas localizadas en zonas frías.

Tupé o flequillo: Variable que mide el pelo existente en la testuz o frente del animal, valorando la presencia o ausencia del mismo.

Papada: Se trata del pliegue cutáneo que nace en la región intermaxilar, progresa por el canal exterior y se prolonga por el borde ventral del cuello. Se relaciona con la capacidad del animal para el intercambio de calor con el medio. Se determina la presencia o ausencia del carácter en el animal y, en su caso, si es de tipo continuo o discontinuo.

Pliegue umbilical: Se trata del pliegue cutáneo en la línea media del vientre. Se relaciona con la capacidad del animal

para el intercambio de calor con el medio. Se determina la presencia o ausencia del carácter en el animal. Así las cosas, en el caso del ganado cebuino, además de su giba característica, este tipo de animales presenta grandes pliegues cutáneos a lo largo de la papada y zona ventral del cuerpo, aumentando notablemente su capacidad para intercambio de calor con el medio.

Borla de la cola: Conjunto de pelos o mechones que conforman la parte distal o terminal de la cola. Se determina si es grande, mediana o pequeña.

MARCADORES GENÉTICOS

Cualquier gen que muestre polimorfismo, es decir, la presencia de dos o más alelos y, que sea estable durante la vida de un individuo se puede utilizar como marcador genético. Los marcadores genéticos son loci que presentan características detectables que pueden diferir entre individuos. Se acepta que son sinónimos de variación en las secuencias del DNA y que ésta puede ser revelada mediante diferentes técnicas. Los marcadores genéticos tienen las características inherentes al material genético, son caracteres constantes, permanentes, indelebles, se presentan en el individuo durante toda su vida y son ajenos a la acción del medio ambiente. El nivel de variación de los marcadores genéticos es fundamental cuando se estudian relaciones genéticas dentro y entre razas (Bretting y Widrlechner, 1995).

Los marcadores genéticos se dividen en dos grandes grupos, por un lado, los más clásicos, polimorfismo bioquímicos e inmunogenéticos basados en proteínas: isoenzimas y proteínas de reserva, así como antígenos específicos como los grupos sanguíneos y el sistema mayor de histocompatibilidad y, por otra parte, los basados en polimorfismos del ADN: RFLP (o Polimorfismo en la longitud de fragmentos de restricción), AFLP (Amplified fragment length polymorphism), RAPD (Random amplification of polymorphic DNA), Minisatélites o VNTR (Número variable de repeticiones en tándem), microsatélites (SSR o STR), SNP (Single nucleotide polymorphism), SFP (Single feature polymorphism) y TRAPs (Target Region Amplification Polymorphism).

En cuanto al los primeros, se basan en la observación del polimorfismo en la secuencia de aminoácidos de una proteína. Los marcadores bioquímicos más utilizados son los marcadores isoenzimáticos, esto es, enzimas con la misma función pero con distinto tamaño, carga o conformación. Algunos de los primeros marcadores de este tipo fueron los grupos sanguíneos y las inmunoglobulinas, especialmente empleados en los test de diagnóstico de paternidad en la especie equina. Este tipo de marcadores presentan bajo polimorfismo y baja sensibilidad y por ello tienen aplicaciones limitadas en comparación con los marcadores genéticos moleculares

basados en el ADN, de ahí que hayan sido sustituidos por aquellos.

Respecto a los polimorfismos genéticos, los RFLP (Polimorfismo en la longitud de fragmentos de restricción) son secuencias específicas de nucleótidos en el ADN que son reconocidas y cortadas por las enzimas de restricción. Fueron los primeros marcadores moleculares que se utilizaron en estudios de caracterización del genoma, como por ejemplo en el caso de estudios de la hibridación entre poblaciones *Bos taurus* y *Bos indicus* (Nijman *y col.*, 2003), pero su uso en ganadería ha sido muy limitado debido a la complejidad y coste de la técnica, además de la gran cantidad de ADN requerida y la dificultad existente en la comparación de resultados entre distintos experimentos (Bishop *y col.*, 1995).

Por otro lado, los AFLP (Amplified fragment length polymorphism) son fragmentos de restricción obtenidos a partir de ADN genómico. Estos polimorfismos que corresponden a mutaciones puntuales, inserciones o deleciones que afectan a dianas de restricción. Tienen la ventaja de ser repetibles de un experimento a diferencia de los RAPDs. No obstante, se manifiestan como ausencia o presencia de bandas por lo que son marcadores dominantes y por tanto, son menos informativos para ser usados en análisis de ligamiento que los marcadores codominantes. Esta técnica se desarrolló inicialmente para

el análisis del genoma de plantas y después fue utilizada en animales habiendo despertado un enorme interés en estudios de identificación, para la elaboración de mapas genéticos y para el establecimiento de relaciones genéticas entre individuos. Se han utilizado en pruebas de parentesco, diversidad genética, estructura genética de las poblaciones, identificación de híbridos y reconstrucción filogenética (Bensch y Akesson, 2005). Esta herramienta se ha utilizado para caracterizar la diversidad genética, como el caso de los cerdos europeos (San Cristóbal *y col.*, 2006), para detectar la hibridación entre subespecies bovinas (Nijman *y col.*, 2003), para evaluar la diversidad genética, como el caso de las cabras italianas (Ajmone-Marsan *y col.*, 2010), como un marcador que ayuda a la selección de características productivas, como el caso del marmoleo de la carne de los bovinos negros japoneses (Tsuji *y col.*, 2004).

Los polimorfismos generados con RAPD-PCR (Random amplification of polymorphic DNA) son marcadores genéticos multialélicos, multilocus y dominantes, con herencia mendeliana. Su carácter dominante (los heterocigotos usualmente no son detectables) los hace menos informativos para su aplicación a la elaboración de mapas genéticos, sin embargo, son útiles en la detección de genes singulares y como marcadores en la identificación de estirpes o variedades (Alves *y col.*, 2005). Esta técnica tiene como inconveniente su baja

repetibilidad. No obstante, se ha utilizado mucho en estudios de genética de poblaciones en plantas, pero no tanto en animales domésticos, si bien existe algún trabajo como el desarrollado por Rincón et al. (2000) para detectar diferenciación genética en poblaciones de los bovinos Criollos Uruguayos.

Del mismo modo, los Minisatélites son polimorfismos que se basan en la existencia de un número variable de repeticiones en tándem, de una secuencia básica que oscila entre 6 y 100 nucleótidos. El número de veces que se repite y el motivo de repetición varían mucho, lo que los hace muy útiles como marcadores genéticos. A causa de su gran variabilidad, es por lo que también se les denomina VNTRs (variable number tandem repeats). Se detectan mediante electroforesis y su análisis suele realizarse utilizando la tecnología de hibridación ADN-ADN que es muy larga y laboriosa, además de que requiere mucha cantidad de ADN de gran calidad para su ejecución. A pesar de elevado carácter polimórfico, los minisatélites prácticamente no se utilizan en estudios de diversidad genética debido a las dificultades técnicas que entrañan su gran tamaño y el elevado número de repeticiones que presentan.

Los microsatélites son marcadores moleculares conocidos como SSRs (Simple Sequence Repeats), STRs (Short Tandem Repeats), SSLPs (Simple Sequence Length

Polymorphisms), SSMS (Simple Sequence Motifs), STMs (Sequence Target Microsatellites). Son regiones no codificantes de ADN compuestas por moléculas de 1 a 6 nucleótidos repetidas en tándem (Goldstein and Pollock, 1997; Mommens *et al.*, 1998). Se encuentran distribuidos al azar por todo el genoma, son muy abundantes, exhiben gran polimorfismo y son fáciles de identificar; estas circunstancias hacen que se utilicen como marcadores genéticos. Los microsatélites han sido ampliamente utilizados como marcadores moleculares y tienen el particular atributo de sufrir tasas de mutaciones mas altas que en el resto del genoma (Jarne y Lagoda, 1996). Se han planteado muchas hipótesis sobre la función de los microsatélites, una de ellas es que pueden tener una función sobre la estructura de los cromosomas (Nordheim and Rich, 1983) y, aunque la función de este DNA no se ha determinado completamente, se cree que podría actuar como punto focal para la recombinación genética durante la meiosis (Gross and Garrad, 1986). La ventaja de los microsatélites son su estabilidad y la posibilidad de realizar reacciones denominadas múltiplex, amplificando varios *loci* al mismo tiempo (Kimpton *et al*, 1993). Por otra parte su análisis se ha facilitado con el uso de fluorocromos y secuenciadores automáticos de ADN.

Por su parte, los marcadores denominados SNPs (single nucleotide polymorphisms) son variaciones que se originan por la aparición de mutaciones puntuales, como

inserciones o deleciones, en lugares que no afectan a ninguna diana de restricción conocida, de forma que los fragmentos de DNA variantes pasarían inadvertidos con los sistemas de detección anteriores. Se encuentran en posiciones definidas del genoma llamadas STS (sequence tagged sites) y se pueden usar para la elaboración de mapas genéticos, para definir la estructura genética de una población o para realizar estudios funcionales. Se espera que puedan usarse para realizar estudios genéticos a gran escala como determinar el ligamiento entre las variaciones de una secuencia y los fenotipos heredados, debido a que pueden estar en un fragmento de ADN funcional y observar así la relación causa-efecto entre el genotipo y su expresión, o también pueden estar en fragmento ligados al gen, lo que permite también establecer dicha relación por ligamiento. También podrían ser una herramienta eficiente para la identificación genética en aplicaciones legales y forenses. Son muy interesantes como marcadores genéticos ya que muchas enfermedades conocidas, como por ejemplo la anemia falciforme en humanos se produce por mutaciones de una simple base. Algunas ventajas de los SNPs sobre otros marcadores genéticos son que se presentan en un gran número de localizaciones, están distribuidos uniformemente por todo el genoma y están en regiones codificantes, en intrones y en regiones que flanquean los genes, las técnicas empleadas para su detección son simples y producen patrones de lectura no

ambiguos, siguen una herencia mendeliana, presentan una baja tasa de mutación y una alta Heterocigosidad en las poblaciones. La detección de estos polimorfismos se realiza mediante métodos directos (secuenciación) o indirectos (SSCP, AS-PCR y Chips entre otros) (Vignal y col., 2002).

Los Polimorfismos para la amplificación de regiones blanco), más conocidos por su acrónimo inglés TRAP ("*Target Region Amplification Polymorphism*"), son un tipo de marcador molecular que está basado en la amplificación del ADN genómico mediante la reacción en cadena de la polimerasa. La técnica utiliza dos cebadores de 18 nucleótidos de longitud para generar los marcadores. Uno de los cebadores, denominado «cebador fijo», se diseña sobre una secuencia de ADN blanco o diana. El otro cebador, denominado «cebador arbitrario», es una secuencia arbitraria de ADN con un núcleo rico en AT o GC que se unen preferencialmente a exones o intrones, respectivamente. La amplificación por PCR se realiza a través de cinco ciclos con una temperatura de hibridación de 35°C, seguidos por 35 ciclos con una temperatura de hibridación de 50°C. Para diferentes especies de plantas, cada reacción de PCR puede generar hasta 50 fragmentos fácilmente observables con un tamaño que va desde 50 hasta 900 pares de bases.

Aplicación de los marcadores moleculares en genética animal

Los marcadores de ADN son útiles tanto en investigación básica, como sería el caso de los análisis filogenéticos y la búsqueda de genes útiles en la investigación aplicada, ya sea en la selección asistida por marcador, las pruebas de paternidad o su aplicación en la trazabilidad de los alimentos. De hecho, los marcadores moleculares se han empleado en trabajos muy diversos, los cuales varían desde la caracterización racial hasta el establecimiento de relaciones genéticas entre diversas razas bovinas (Cañón et al., 2001; Freeman et al., 2006; Jordana et al., 2003; Machugh et al., 1994; Machugh et al., 1998; Moazami-Goudarzi y col 1994; Moazami-Goudarzi et al., 1997). Además se han utilizado para detectar situaciones de “cuello de botella” (Ramey et al., 2000; Spencer et al., 2000), consanguinidad (Pariset et al., 2003; Chikhi y col 2004), migración (Hanotte y col 2002; Wilson y Rannala 2003), filogenia (Machugh et al., 1997; Mommens et al., 1999; Ritz et al., 2000), hibridación entre poblaciones (Kumar et al., y col 2003; Freeman et al., 2006) o, tamaño efectivo de las poblaciones (Hayes y col 2003).

Bajo la coordinación de la FAO, se puso en marcha la iniciativa denominada MoDAD (Measurement of Domestic Animal Diversity), con objeto de elaborar una serie de recomendaciones técnicas para realizar estudios de diversidad genética con marcadores moleculares, concretamente microsatélites, en animales de granja dad.fao.org/en/refer/library/guidelin/marker.pdf y

dad.fao.org/en/refer/library/guidelin/ISAG_2004_Poster
_markerlists.pdf). (Baumung et al., 2004) hicieron una
revisión de la metodología empleada en los estudios de
diversidad genética en todas las especies de animales
domésticos realizados por diferentes grupos de
investigación en el mundo. Todo ello para realizar
megaestudios utilizando información homologable entre
diversos laboratorios distantes, de forma que sea factible
la realización de trabajo en equipo de forma coordinada
con el fin de optimizar la obtención de unos resultados
conseguir con iniciativas de tipo individual.

Los marcadores microsatélites han sido utilizados
ampliamente para estudios de caracterización y diversidad
genética, relaciones genéticas entre poblaciones, influencia
de una o varias razas sobre otra (*admixture*), pruebas de
paternidad, consanguinidad, cuellos de botella genéticos
entre otros, siendo además una herramienta poderosa
para determinar la diferenciación genética entre especies
domesticas como los bovinos, caprino, ovino y cerdos
(Buchanan et al., 1994; Zamorano et al., 1998; Diez-
Tascón et al., 2000; y Martínez et al., 2000, entre otros).

Tanto la FAO como la ISAG (Sociedad Internacional de
Genética Animal), se han inclinado por los microsatélites
como herramientas de elección para estudios de
biodiversidad, por ello hemos utilizado estas técnicas para

los objetivos de caracterización del Criollo de Manabí que nos ocupa.

Diversidad genética intra-racial

En el caso de los estudios de caracterización y diversidad genética, los indicadores más frecuentemente utilizados son el número medio de alelos por locus (N_a), el número efectivo de alelos (N_e), las frecuencias alélicas, la heterocigosidad observada (H_o), la heterocigosidad esperada (H_e) y el contenido de información polimórfica (PIC).

Número de alelos por *locus* (N_a):

Su cálculo solo requiere contabilizar los alelos detectados por *locus*, y hacer el promedio. Gracias a esta medida obtenemos información complementaria a la que tenemos con el polimorfismo.

Se han reportado una gran diversidad de valores de este índice, pudiendo destacar resultados en razas autóctonas españolas: Alistana Sanabresa 6.9 ± 0.8 ; Asturiana de la Montaña 6.6 ± 0.7 ; Asturiana de los Valles 7.0 ± 0.7 ; Sayaguesa 6.4 ± 0.6 ; Tudanca 6.8 ± 0.8 ; Avileña Negra-Ibérica 6.9 ± 0.7 ; Bruna del Pirineus 7.1 ± 0.7 ; Morucha 6.9 ± 0.7 ; Pirenaica 5.8 ± 0.4 ; y Retinta 6.8 ± 0.6 , según Cañón et al. (2001), o bien en las razas Marismeña (8,74);

Berrenda en Colorado (7,38); Berrenda en Negro (4,89); Pajuna (7,16); Retinta (6,07); Negra Andaluza (5,96); Vaca Canaria (7,04) y Vaca Palmera (5,07), según Avilés (2012). De la misma manera, se encuentran valores de 9,8 en la raza de Lidia (Cortés, 2008). Por su parte, en razas autóctona portuguesas: Alentejana 5.8 ± 0.5 ; Barrosã 6.7 ± 0.6 ; Maronesa $6,1 \pm 0.6$; Mertolenga $5,9 \pm 0.5$; y Mirandesa $5,5 \pm 0.4$ (Cañón et al., 2001). Igualmente, estos mismos autores encontraron otros valores en razas francesas: Aubrac $6,2 \pm 0.6$; Gasconne 7.2 ± 0.6 ; y Salers $6,1 \pm 0.6$; así como Dalvit et al. (2008) en razas italianas (8,2); y Brenneman et al. (2007) en la raza sintética Senepol (6,6). Finalmente, en razas criollas iberoamericanas, Avilés (2012) reporta datos en Texas Longhorn (6,85); Criollo Mexicano (9,19); Criollo Colombiano (7,80); Criollo Uruguayo (5,41); Criollo Pilcomayo (7,85); y Criollo Argentino (5,81), además de 4,29 en criollo Uruguayo, según Armstrong *et al.* (2006). Por último, Avilés (2012) también menciona datos en razas cosmopolitas: Frisona (5,41) y Hereford (4,85).

Número efectivo de alelos (Ne):

El número efectivo de alelos (NEA) se define como la probabilidad de que dos alelos de un locus elegido al azar en la población sean idénticos por descendencia y esta probabilidad es igual al inverso de la frecuencia esperada

de individuos homocigotos en la población (Kimura y Crow, 1964).

Se calcula mediante la expresión matemática:

$$ENA = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

Donde p_i es la frecuencia del alelo i

Frecuencias Alélicas:

El cálculo de las frecuencias se hace por recuento alelos presentes, asumiendo que la observación de un solo alelo se corresponde la condición de homocigosis y por lo tanto que no hay alelos nulos y tampoco alelos no amplificados. Se trata del cociente que se obtiene del número de alelos iguales en una población dividido por el número total de alelos.

Heterocigosis:

El concepto de Heterocigosis se puede resumir como la proporción o frecuencia promedio de individuos de una población que ostentan dos alelos diferentes en un *locus* concreto. Del concepto de Heterocigosis se originan la Heterocigosis observada (H_o) y esperada (H_e).

La H_o se obtiene dividiendo el número de individuos heterocigotos para cada *locus* por el total de individuos analizados. La H_o media para varios *loci* es una buena medida del grado de variación genética. La H_e es la probabilidad que dos alelos seleccionados aleatoriamente sean diferentes en una población en equilibrio. Es calificada como una medida mas apropiada de la variación genética y conocida como índice de diversidad genética de Nei (Nei, 1977; Nei, 1987).

El cálculo de la H_e , puede realizar mediante la ecuación:

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^k x_i^2$$

Donde x_i : frecuencia del alelo i y k : número de alelos

Los valores respectivos de H_o que se observan en publicaciones donde se realizan estudios de caracterización genética oscilan entre 0,52 y 0,74. Así las cosas, se han reportado una gran diversidad de valores de este índice, pudiendo destacar resultados en razas autóctonas españolas: Alistana Sanabresa 0.629±0.032; Asturiana de la Montaña 0.652±0.037; Asturiana de los Valles 0.656±0.045; Sayaguesa 0.654±0.031; Tudanca 0.596±0.040; Avileña Negra-Ibérica 0.589±0.043; Bruna del Pirineus 0.619±0.033; Morucha 0.640±0.036;

Pirenaica 0.543 ± 0.052 ; y Retinta 0.614 ± 0.040 , según Cañón et al. (2001), o bien en las razas Marismeña (0,6921); Berrenda en Colorado (0,6897); Berrenda en Negro (0,5524); Pajuna (0,6812); Retinta (0,7100); Negra Andaluza (0,6323); Vaca Canaria (0,6662); y Vaca Palmera (0,5909), según Avilés (2012). De la misma manera, se encuentran valores de 0,52 en la raza de Lidia (Cortés, 2008). Por su parte, en razas autóctonas portuguesas: Alentejana 0.622 ± 0.054 ; Barrosã 0.716 ± 0.037 ; Maronesa 0.635 ± 0.045 ; Mertolenga 0.626 ± 0.039 ; y Mirandesa 0.625 ± 0.037 (Cañón et al., 2001). Igualmente, estos mismos autores encontraron otros valores en razas francesas: Aubrac 0.569 ± 0.043 ; Gasconne 0.630 ± 0.039 ; y Salers 0.580 ± 0.046 ; Finalmente, en razas criollas iberoamericanas, Avilés (212) reporta datos en Texas Longhorn (0,6645); Criollo Mexicano (0,6951); Criollo Colombiano (0,7135); Criollo Uruguayo (0,6467); Criollo Pilcomayo (0,7412); Criollo Argentino (0,6685); Por último, Avilés (2012) también menciona datos en razas cosmopolitas: Frisona (0,6726) y Hereford (0,6563).

Por su parte, respecto a los valores de H_e que se observan en publicaciones donde se realizan estudios de caracterización genética oscilan entre 0,5 y 0,75. De la misma forma que en el caso de los valores de H_o , se han reportado diversidad de resultados en este índice, pudiendo destacar resultados en razas autóctonas

españolas: Alistana Sanabresa 0.681 ± 0.027 ; Asturiana de la Montaña 0.705 ± 0.034 ; Asturiana de los Valles 0.683 ± 0.042 ; Sayaguesa 0.707 ± 0.028 ; Tudanca 0.651 ± 0.036 ; Avileña Negra-Ibérica 0.692 ± 0.034 ; Bruna del Pirineus 0.672 ± 0.030 ; Morucha 0.709 ± 0.039 ; Pirenaica 0.628 ± 0.037 ; y Retinta 0.693 ± 0.033 , según Cañón et al. (2001), o bien en las razas Marismeña (0,7207); Berrenda en Colorado (0,7494); Berrenda en Negro (0,6113); Pajuna (0,7160); Retinta (0,7268); Negra Andaluza (0,6844); Vaca Canaria (0,7042) y Vaca Palmera (0,5727), según Avilés (2012). De la misma manera, se encuentran valores de ,072 en la raza de Lidia (Cortés, 2008). Por su parte, en razas autóctonas portuguesas: Alentejana 0.655 ± 0.052 ; Barrosã 0.708 ± 0.039 ; Maronesa 0.664 ± 0.041 ; Mertolenga 0.671 ± 0.035 ; y Mirandesa 0.635 ± 0.026 (Cañón et al., 2001). Igualmente, estos mismos autores encontraron otros valores en razas francesas: Aubrac 0.611 ± 0.036 ; Gasconne 0.708 ± 0.023 ; y Salers 0.631 ± 0.036 ; Finalmente, en razas criollas iberoamericanas, Avilés (212) reporta datos en Texas Longhorn (0,7067); Criollo Mexicano (0,7639); Criollo Colombiano (0,7521); Criollo Uruguayo (0,6642); Criollo Pilcomayo (0,7635); Criollo Argentino (0,6609); Por último, Avilés (2012) también menciona datos en razas cosmopolitas: Frisona (0,6912); y Hereford (0,6748).

Contenido de Información Polimórfica (PIC):

El criterio mas utilizado es que un *locus* será polimórfico si el alelo mas común presenta una frecuencia menor al 99% en la población que se encuentra bajo estudio (Shete *et al.*, 2000), por cuanto cada uno de ellos debe contar al menos con dos alelos. Es un parámetro frecuentemente utilizado para medir la capacidad discriminatoria de los *loci*. Existen varias ecuaciones matemáticas que lo definen y en todas ellas sus valores varían siempre entre 0 y 1. El calculo del Contenido de Información Polimórfica (PIC) de cada microsatélite se aplica una formula propuesta por (Botstein *et al.*, 1980). Con dicho índice es posible determinar si un marcador es o no informativo, los valores de PIC superiores a 0,5 son altamente informativos, valores entre 0,25 y 0,5 son medianamente informativos y los valores inferiores a 0,25 son poco informativos.

El modelo que se utiliza para el cálculo del PIC es el siguiente:

$$\text{PIC} = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 - \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n 2p_i^2 p_j^2$$

Donde **pi** es la frecuencia alélica del i-ésimo alelo y **n** el numero de alelos observados.

Equilibrio Hardy-Weinberg:

En una población infinita donde los cruzamientos se producen de manera aleatoria, las frecuencias alélicas y genotípicas no varían de generación en generación en ausencia de mutación, migración y selección. Por tanto, se dice que están en equilibrio Hardy-Weinberg (Hardy, 1908) aquellas poblaciones que se encuentran en dicha situación, alcanzándose dicho estado en una sola generación en el momento que se cumplan los requisitos.

El procedimiento de cálculo más habitual para conocer si existen desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg es la comparación de genotipos observados con los esperados dentro de una muestra. Se usa la prueba de Chi-cuadrado (X^2) para detectar la discordancia de las frecuencias genotípicas para cada combinación *locus*/población. Se construye una tabla de contingencia de genotipos y se hace un cálculo de Chi-cuadrado (X^2) con los datos de los genotipos observados frente a los esperados.

Con este procedimiento se obtienen resultados aceptables cuando el tamaño de la muestra es grande y el número de alelos de cada *locus* es pequeño. Sin embargo, cuando la muestra es pequeña y la cantidad de alelos es grande los valores de Chi-cuadrado (X^2) no son confiables. Estos inconvenientes se evitan utilizando programas

informáticos que generan una distribución sintética de la población a partir de los genotipos observados. Se usan métodos como el de Monte Carlo que unen alelos aleatoriamente en genotipos, repitiendo esta operación por ejemplo 1000 veces, con lo que se produce una serie de nuevas poblaciones que son evaluadas para el HWE haciendo una prueba de Chi-cuadrado (X^2). Por ejemplo con el programa informático Genepop (Raymond and Rousset, 1995) si hay más de cuatro alelos se utiliza la estimación no sesgada (Guo and Thompson, 1992).

El equilibrio Hardy-Weinberg es una condición previa en el estudio de la estructura genética de poblaciones, como el caso de los métodos basados en modelos Bayesianos en los que se requiere que la población este en equilibrio. Bajo esta suposición, cada alelo de cada *locus* en cada genotipo, es una muestra independiente; la idea es asignar, en la medida de lo posible, cada individuo a su grupo (Pritchard *et al.*, 2000).

Estadísticos F de Wright:

La distribución de la variabilidad genética de una población se puede analizar mediante el cálculo de los estadísticos F de Wright (1965), posteriormente revisados por (Chakraborty y Danker-Hopfe, 1991). Existe una relación sencilla entre ellos:

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

El estadístico F_{IS} mide el parecido entre los dos alelos de un gen de un individuo y es una medida del grado de endogamia en una población al interpretarse como la probabilidad de que los dos alelos de un mismo gen sean idénticos. El estadístico F_{IS} es la correlación entre dos alelos, relativa a la subpoblación o el exceso o déficit de heterocigotos que podría darse entre individuos de la misma subpoblación y este parámetro puede variar entre -1 a 1. Valores negativos de F_{IS} indican exceso de heterocigotos en la población respecto a las proporciones esperadas de equilibrio de Hardy Weinberg y valores positivos indican el efecto contrario.

El parámetro F_{IT} mide la desviación de las frecuencias esperadas de heterocigotos respecto de las observadas del conjunto de la población. Los parámetros F_{IS} y F_{IT} toman valores positivos cuando hay un déficit de heterocigotos y valores negativos cuando han un exceso de heterocigotos. El estadístico F_{IT} es la correlación relativa a la población total o índice de fijación de los individuos respecto al total de la población, o desviación de las frecuencias genotípicas observadas en la población total respecto a las esperadas considerando que existe equilibrio Hardy-Weinberg. Si la población total se encuentra en panmixia (individuos con igual probabilidad de cruzarse) el valor sería 0.

El estadístico F_{ST} mide el parecido entre los individuos de una población explicando el porcentaje de variabilidad

genética que se debe a la existencia de una estructura en subpoblaciones o variedades. Asume que la deriva genética es la fuerza predominante en la diferenciación de poblaciones. El estadístico F_{ST} es la correlación entre dos alelos tomando al azar uno de cada subpoblación. Ha sido interpretado como el grado de diferenciación genética o flujo genético entre las poblaciones denominándose, índice de diferenciación genética y su valor varia de 0 a 1 y a diferencia del *FIS* y el *FIT*, no puede ser un valor negativo (Nei, 1973). Un valor de cero indica que las frecuencias alélicas son iguales en las poblaciones analizadas y por el contrario, un valor de 1 demuestra que las frecuencias alélicas están fijadas y son diferentes en las poblaciones. Valores de 0,00 y 0,05 se consideran bajos, 0,05 y 0,15 indican diferenciación genética moderada y un rango de 0,15 y 0,25 señalan que la diferenciación es alta y valores superiores a 0,25 la diferenciación es muy alta (Wright, 1965).

DIVERSIDAD GENÉTICA INTER-RACIAL

Análisis multidimensionales

El análisis Factorial de correspondencia es el equivalente del procedimiento de Componentes Principales para variables cualitativas, intenta explicar una variable hipotética (factor), por medio de un modelo lineal en el que el factor (o varios factores) es función de un conjunto extenso de variables observables. Es una técnica

descriptiva para representar tablas de contingencia, es decir, tablas en donde se recoge la frecuencia de aparición de dos o más variables cualitativas en un conjunto de elementos. En general una tabla de contingencia es un conjunto de números positivos dispuestos en una matriz, donde el número de cada casilla representa la frecuencia absoluta observada para la combinación de las dos variables.

El método de análisis de componentes principales (ACP), que es un ejemplo de análisis por ordenamiento, utiliza para tal fin las estructuras de los autovectores (también llamados eigens ó raíces latentes) de la matriz de correlación o bien de una matriz de varianza-covarianza entre las variables originales. El ACP y el análisis factorial de correspondencia (AF) tienen como objetivo encontrar una estructura más simple reduciendo la dimensionalidad de las variables sin perder información. Para simplificar el análisis de los datos se reduce el número de variables a un pequeño número de índices o factores. Algunas diferencias entre estas dos técnicas son que las componentes principales están definidas como una combinación lineal de las variables originales y no están basadas en un modelo estadístico particular y por lo tanto no se requiere el cumplimiento de supuestos previos. Por otra parte mediante el ACP se busca explicar una gran parte de la varianza total, mientras que con el AF se enfatiza el estudio en las relaciones entre las variables explicadas con

las covarianzas o correlaciones. El AF resulta apropiado cuando el objetivo consiste en encontrar un grupo de variables similares, altamente correlacionadas, y postular que esas similitudes provienen del hecho de que éstas son variables «latentes o factores» que actúan en forma particular sobre el proceso estudiado.

El análisis de correspondencia (AC) es un procedimiento de ordenación apropiado para datos de frecuencias (tablas de contingencia). En este caso, la distinción entre objeto y variable es menos relevante porque éstos son ordenados en forma simultánea.

En el AF las variables están expresadas como una combinación y en el análisis factorial de correspondencia (AFC) es un tipo de análisis canónico particularmente bien adaptado para describir las asociaciones entre dos variables cualitativas, es decir, el análisis de una tabla de contingencia que cruza las modalidades de dos variables (Belkhir y col., 2003). Por consiguiente, las propiedades de este método se han venido a utilizar sobre tablas (gráficas). Se habla entonces de análisis de las correspondencias múltiples (ACM) en el cual cada individuo presenta normalmente el valor 1 una vez y una vez solamente para una única modalidad para cada variable (cuadro disyuntivo completo).

Con el programa computacional Genetix v.4.05 (Belkhir y col., 2003), se elabora un cuadro 0/1/2 que corresponde a una codificación más conveniente a los datos de la genética de los organismos diploides tal como fue propuesto por (She y col., 1987). Concretamente, los objetos analizados se ven como una nube de puntos en un hiperespacio que tiene tantas dimensiones como alelos. El algoritmo busca las direcciones independientes, en este hiperespacio la longitud de las cuales la inercia -tamaño que, por analogía con la física, representa la integral de la masa (aquí por ej. el número de individuos en un punto del hiperespacio) multiplicada por el cuadrado de la distancia en el centro de los datos del hiperespacio (aún llamado centra de gravedad) es máxima. Estas direcciones, que son definidas por los vectores propios de la matriz, determinan una serie de ejes factoriales. Por convenio, el primer eje es el que tiene la más fuerte contribución a la inercia total. Para utilizar los datos genotípicos individuales, cada individuo está representado por su resultado para cada modalidad de cada variable (los alelos de distintos locus), lo que representa 0 para la ausencia, 1 para la presencia del alelo en el estado heterocigoto y 2 para el estado homocigoto. Para cada eje determinado en el análisis se calculan también un conjunto de coeficientes para cada uno de los individuos y alelos, se trata:

- a) de las contribuciones absolutas: expresando la parte tomada por un elemento otorgado (individuo o alelos) en la inercia explicada por un factor.
- b) de las contribuciones relativas: quiénes expresan la parte tomada por el eje en la contribución del individuo o el alelo a la inercia total (representando la dispersión de la nube de los puntos).
- c) de los datos de todos los puntos, individuos y alelos, a los distintos ejes, salvaguardados en un fichero. Este último puede utilizarse en otra utilidad gráfica para dibujar nubes de puntos. Estos datos se utilizan también para dibujar nubes de puntos en dos o tres dimensiones, a las cuales es posible hacer sufrir rotaciones y zooms, para imaginarlos bajo ángulos diferentes.

En otras palabras, el análisis de correspondencia puede condensar la información de un gran número de alelos y *loci* en pocas variables sintéticas. Con este método las frecuencias alélicas de las poblaciones en todos los *loci*, se usan como y el cluster de cada población se representa gráficamente (Li y col., 2005).

Distancias genéticas

Las distancias genéticas ayudan a entender las relaciones evolutivas entre poblaciones. La teoría matemática base de los programas, incluye aspectos gráficos, combinatorios,

cadena de Markov junto con estadísticos (de máxima verosimilitud y remuestreo), investigación de operaciones (optimización, investigación heurística) y ciencias de la computación. Afortunadamente, los conceptos son simples aún cuando el proceso matemático es complejo. Los resultados se presentan como una matriz de valores entre cada población.

Los modelos para estudiar divergencia entre dos poblaciones que descienden de una población ancestral común se diseñaron originalmente para especies, y asumen una evolución independiente de cada población. Después de la especiación (el momento en que dos poblaciones se convierten en dos especies distintas), por definición, no existe migración entre poblaciones, por lo que la migración se ignora en los modelos utilizados. Cuando se utilizan microsatélites, que son neutros, se asume que la selección tampoco afecta a los cambios en las frecuencias alélicas de estos marcadores. Por lo tanto, la diversidad genética observada viene determinada por dos parámetros: deriva genética y, para periodos de tiempo largos, mutación. El modelo clásico de deriva genética y mutación se diseñó en principio para el estudio de relaciones entre especies, por lo que el periodo de tiempo que se estudia es largo por definición (miles de generaciones). Cuando se estudian razas, se estudian periodos de tiempo más cortos (cientos de años), por lo que el efecto de la mutación se puede ignorar.

Las distancias genéticas pueden dividirse en dos grupos:

- a) Basadas en la distribución de frecuencias:
- b) Basadas en la distribución del tamaño de los alelos:

Actualmente hay una gran variedad de procedimientos para estimar la distancia genética entre poblaciones. El cálculo de la distancia genética entre dos poblaciones da una estimación relativa del tiempo que ha pasado desde que las poblaciones han existido. Estimaciones pequeñas de la distancia entre dos poblaciones pueden indicar subestructura de las poblaciones y que existe flujo genético entre las poblaciones, o también pueden indicar un completo aislamiento pero que se han separado por un corto periodo de tiempo. Cuando dos poblaciones están aisladas genéticamente, los procesos de mutación y deriva llevan a la diferenciación en las frecuencias alélicas; conforme se incrementa el tiempo de separación, las frecuencias alélicas también se diferencian (Felsenstein, 2004).

La neutralidad de cada locus debe ser analizada. Selección, mutación y deriva pueden conducir a la divergencia de las frecuencias alélicas, mientras que la migración conducirá a la homogenización de las frecuencias alélicas.

Las desviaciones de las frecuencias alélicas se pueden deber a varias causas. Si hay un exceso de heterocigotos puede indicar la presencia de selección por

sobredominancia o la ocurrencia de cruzamientos entre poblaciones. Por otra parte, un exceso de homocigotos puede ser por: locus bajo selección, alelos nulos, consanguinidad en la población la presencia de subestructura de la población o efecto Wahlund (apareamiento más probable en individuos relacionados).

Uno de los métodos más empleados en el cálculos de las distancias genéticas es D_A o Distancia de Nei et al. (1983):

$$D_A = 1 - \frac{1}{r} \sum_j^r \sum_i^{mj} \sqrt{x_{ij} y_{ij}}$$

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

Árboles filogenéticos o estudios de vecindad.

Los análisis filogenéticos, árboles filogenéticos o evolutivos son las estructuras básicas necesarias para identificar las diferencias entre poblaciones y poder analizarlas desde el punto de vista estadístico.

Existen algunos métodos estadísticos usados para la construcción de los árboles filogenéticos de datos moleculares. Los más comúnmente usados son: Métodos de distancia, Métodos de máxima parsimonia y Métodos de verosimilitud. Además, aunque se utilicen diferentes tipos de marcadores de ADN la variación obtenida da resultados similares en la relación de esas poblaciones. En ese sentido, la presencia de migración o selección afecta la interpretación de los árboles (Cavalli-Sforza y Feldman, 2003) En los métodos basados en matrices de distancia, el árbol se construye usando un algoritmo basado en algunas relaciones funcionales entre los valores de distancia. Los métodos parsimoniosos, buscan el árbol que requiera el número más pequeño de cambios evolutivos, para explicar las diferencias observadas entre los OTUs en estudio y se denominan árboles de máxima parsimonia. Los métodos de máxima verosimilitud son los más complicados, algunos se basan en las frecuencias génicas (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967) o en la secuencia de aminoácidos o de nucleótidos (Felsenstein, 2004). Los métodos de máxima verosimilitud permiten evaluar cual modelo proporciona el

mejor ajuste a los datos. Las pruebas estadísticas, también permiten evaluar el grado de confianza de la topología propuesta.

En la construcción de árboles filogenéticos hay dos procesos de inferencia: la topología y el largo de las ramas para una topología dada. Cuando la topología se conoce, la estimación del largo de las ramas es relativamente simple y existen varios métodos para hacerlo (mínimos cuadrados y máxima verosimilitud). El problema es la reconstrucción de la topología por la gran cantidad de opciones; por ello, algunos autores han considerado la topología de un árbol como un parámetro estadístico (Felsenstein, 2004). Una de las propiedades estadísticas más importantes es la consistencia. Un estimador es consistente si conforme aumenta la cantidad de datos (aproximándose al infinito), el valor estimado se aproxima al valor verdadero del parámetro con una probabilidad de 1. Felsenstein (1978) argumentó que los árboles filogenéticos bajo algunas circunstancias son inconsistentes en la estimación de la topología y que el error está directamente relacionado con el número de caracteres considerados, es decir que bajo determinadas circunstancias, conforme aumenta el número de caracteres el árbol propuesto tiende a ser erróneo cuando el método se basa en la máxima parsimonia (Felsenstein, 2004).

Método Neighbor-Joining (NJ): Saitou y Nei (1987) desarrollaron un método de reconstrucción de árboles muy eficiente, que está basado en el principio de mínima evolución. Este método no examina todas las posibles topologías pero en cada grupo de poblaciones, se utiliza el principio de mínima evolución. Cuando se utilizan 4 o 5 poblaciones da idénticos resultados que el de mínima evolución. Uno de los conceptos más importantes de este método es el de “vecino”, el cual se define como dos poblaciones que están conectadas por un nodo en un árbol sin raíz, es decir, los pares más próximos o “*vecinos*” de poblaciones o grupos de poblaciones (unidades taxonómicas), de forma que se minimice la longitud total de un árbol. Un par de vecinos son dos unidades conectadas por un simple nodo en un árbol sin raíz y con dos ramas que se unen en un nodo interior. En general, es posible definir la topología de un árbol por la unión sucesiva de pares de vecinos para formar nuevos pares de vecinos. Al principio se obtiene una figura como una estrella en la que todas las ramas parten del mismo punto. Se consideran vecinos el par de grupos que, cuando se juntan, producen el árbol cuya longitud total es la más corta, y éstos se unen para formar una unidad combinada. El procedimiento para identificar los vecinos entre un número reducido de unidades es repetido hasta que sólo quedan tres unidades. Por otro lado, estos mismos autores defienden que con la utilización de esta metodología se

obtiene el árbol correcto para datos puramente aditivos, donde la distancia entre cada par de unidades (unidades taxonómicas) es la suma de las longitudes de las ramas que las unen en el árbol. Estudios de simulación sugieren que este es el mejor método de los de matriz de distancia. En el caso aditivo el NJ sería el árbol de mínima evolución, es decir, que la suma de las desviaciones entre las distancias de pares de taxa y las longitudes de cada paso del árbol es mínima. Se elige la matriz de distancias DA para construir un árbol filogenético basado en el algoritmo Neighbour-Joining. Este método ha demostrado ser el más eficiente en la práctica cuando no todos los supuestos estadísticos se cumplen (Takahashi y Nei, 2000; Tatenó *y col.*, 1994).

Cuando se construye un árbol filogenético es importante saber la confiabilidad del árbol obtenido. Son dos los errores posibles: errores de topología (diferencias entre el árbol obtenido y el verdadero) y errores en el largo de las ramas (desviaciones del largo de las ramas obtenidas, respecto a las verdaderas). Aunque parecen situaciones independientes, el largo de las ramas, está directamente relacionado con la topología, si el largo de una rama es negativo, toda la topología es incorrecta (Nei y Kumar, 2000).

Estructura genética

Son varios los métodos descritos para la correcta asignación de individuos a poblaciones (Cornuet *y col.*, 1999; Falush *y col.*, 2003; Paetkau *y col.*, 1995; Paetkau *y col.*, 2004; Pritchard *y col.*, 2000; Rannala y Mountain, 1997), pudiéndose reducir a dos tipologías: a) Métodos basados en distancia genética; y b) Métodos basados en modelos probabilísticos.

Los primeros se basan en el cálculo de la matriz de distancia entre cada par de individuos y se representa entonces de forma gráfica en forma de árbol y los clusters son identificados de manera visual. Los segundos asumen que cada cluster es tomado de algún modelo paramétrico, se infieren los parámetros de cada cluster y entonces se hace la inferencia del cluster de cada individuo. Los inconvenientes de estos métodos, son que suponen que las frecuencias alélicas se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg y que el ligamiento entre alelos también lo está; en un momento dado se deben corroborar estos supuestos. A su vez, Dentro de los métodos probabilísticos, también encontramos dos: b.1) Método de frecuencias, donde los individuos se asignan a la población en la que el genotipo del individuo es más probable que ocurra; y b.2) Métodos Bayesianos, similares al de frecuencias, pero asumen una densidad de probabilidad *a priori* de las frecuencias alélicas de cada locus en cada población. Los realiza de la

misma forma que el anterior, solo cambia la fórmula de cálculo de la verosimilitud. La diferencia principal, es que la influencia de la frecuencia de alelos raros aquí desaparece.

En el caso de los métodos Bayesianos, para obtener el grado de relación entre grupos se han utilizado los polimorfismos del ADN, donde construyen cadenas o clusters. Se trata de determinar si partes del genoma (clusters) son heredados en una tasa mas alta de la normal desde una población parental, para ello se requiere que las poblaciones se hayan muestreado adecuadamente (Falush y col., 2003). Este método pretende asignar individuos a poblaciones con base a sus genotipos estimando las frecuencias alélicas de cada locus.

En primera instancia se consideran datos de un genotipo multilocus de individuos muestreados, colectados de una población con estructura desconocida. Pritchard y col. (2000) introdujeron un método para identificar poblaciones diferentes; posteriormente se estudia la ascendencia de los individuos muestreados. Se consideran dos modelos para la ascendencia de los individuos, el primero un modelo no-combinado, en el que se asume que los individuos son tomados de forma pura de una de las k poblaciones y el modelo combinado, en el que se permite mezcla de los ancestros; es decir, una fracción q_k del genoma de un individuo viene de la subpoblación K . En

ambos modelos se supone que no existe ligamiento entre ellos y que proporcionan información independiente de los ancestros de los individuos en cuestión.

Por otra parte, Falush et al. (2003) introdujeron un modelo en el que se acepta ligamiento entre los marcadores, el cual se incluye en el modelo combinado, para explicar la correlación entre los marcadores ligados. Este modelo permite la estimación del origen de la región del cromosoma dentro del individuo y proporciona una mejor resolución en el estudio del proceso histórico de la muestra. Estos modelos están disponibles en el programa Structure v 2.0 disponible en: <http://pritch.bsd.uchicago.edu>.

Los supuestos principales para estos modelos son que las frecuencias génicas están en equilibrio en el ligamiento y que existe equilibrio Hardy-Weinberg dentro de las poblaciones, por tanto, la similitud del genotipo del individuo i está condicionada por las frecuencias alélicas de su población de origen (Z_i). Q es el vector multidimensional de la proporción de los ancestros para todos los miembros de la muestra. El valor de a representa el valor relativo de la población K al material genético de la muestra; cuando los valores de a son mayores a 1, cada individuo está tomando copias de alelos de las K poblaciones en igual proporción. Para valores pequeños de a (<1), cada individuo se origina sobre todo en una

población, con cada una siendo igualmente probable. Conforme α tiende a 0, el modelo se va haciendo similar al no combinado.

Finalmente, se hace necesario reseñar la importancia en la realización de estudios de caracterización genética de razas criollas iberoamericanas mediante marcadores moleculares a lo largo de los últimos años (Delgado et al, 2010), resultando que los criollos representan importantes reservorios de diversidad genética y que se deben implementar medidas de conservación apropiadas para estas razas nativas con el fin de minimizar la endogamia y el cruzamiento no controlado. En este sentido, hay que resaltar que Ecuador es uno de los países con menor número de estudios presenta sobre razas criollas o locales.

Por otra parte, tras el estudio de las huellas genéticas del ganado ibérico en América 500 años después de la llegada de Colón (Martínez et al., 2012), se constata que el ganado criollo aún muestran una fuerte y predominante huella de sus antepasados ibéricos, si bien las razas criollas difieren ampliamente entre sí, tanto en la estructura genética como en las influencias recibidas de otras razas. De ahí que se reitere la necesidad de desarrollar programas que eviten su extinción o una mayor erosión genética, lo que comprometería siglos de adaptación selectiva a una amplia gama de condiciones ambientales, evitando así los procesos de absorción genética derivados de la influencia

de las razas cebuinas (Villalobos et al., 2015). Sirva como ejemplo, el trabajo realizado sobre la raza bovina Macabea (Vargas et al., 2016), en que se muestra la importancia de este recurso zoogenético ecuatoriano por sus atributos relevantes y únicos en el contexto amazónico, considerando su alto nivel de pureza y la influencia nula de las razas exóticas cosmopolitas con los europeos o de origen asiático.

Consideraciones finales:

El ganado bovino criollo podría dividirse en tres grandes agrupamientos obedeciendo a su adaptación a diferentes entornos y los procesos selectivos que ha ido superando a lo largo del tiempo: 1) tipo tropical propiamente dicho, aquel amoldado a las condiciones tropicales y subtropicales donde encaja la mayor parte del ganado de doble propósito; 2) tipo pantaneiro, propio de las zonas encharcadas estacionalmente o a lo largo de todo el año y 3) tipo alta montaña, característico de la zona andina y áreas de alta montaña por su adaptación a las alturas.

En cualquier caso, según Primo (1992) el ganado criollo presenta unas características generales comunes a todo el conjunto:

- Caracteres morfológicos:

- Cabeza con cuernos, excepto la raza Romosinuano en Colombia, el Mocho Nacional y el Caracú, variedad mocha en Brasil.
- Dorso de apariencia ensillada, excepto la raza Casanare de Colombia.
- Desprendimiento alto de la cola.
- Predominio de una sola capa de pelo de color entre amarillo claro y rojo cereza, excepto la raza BON en Colombia, las criollas de Argentina, Uruguay y la Crioula Lageana en Brasil.
- Piel bien pigmentada y ombligo corto.
 - Caracteres funcionales:
 - Sobresalientes en fertilidad, habilidad materna y longevidad.
 - Mansedumbre natural, excepto la raza Casanare de Colombia.
 - Partos normales y terneros fuertes al nacimiento.
 - Toros sexualmente activos.
 - Alto vigor híbrido en cruces con Cebú.

A estos atributos cabría sumar su gran capacidad de adaptación y resistencia a distintos entornos y condiciones climáticas, destacando especialmente su tolerancia al calor. En este sentido, se destaca la presencia más o menos generalizada de papada (continua o discontinua) así como

de pliegue umbilical, atributos que se relacionan con la adaptación de estos animales a climas cálidos (Vilaboa Arroniz et al., 2012). Asimismo, también habría que mencionar algunos otros rasgos de gran importancia en su diferenciación frente a poblaciones con influencia de ganado cebú, como es el caso de la relación anchura de la oreja con respecto a su longitud de manera que para el criollo se observan valores 0.59 (oreja redondeada) en contraposición a 0.47 para Nelore (oreja alargada), destacando el posible valor como elemento diferenciador de cruzamientos (Poli, 1989). De la misma forma, Zayas et al. (2012) estudiaron el tamaño de la oreja en la raza Pampa Chaqueño en Paraguay desde el punto de vista métrico y su categorización en tipos pequeño, mediano y grande, encontrando las mayores frecuencias de presentación para las orejas medianas proponiendo poder considerar el resto de tipologías como criterios de descarte racial.

A modo de compendio, los valores medios de las principales variables zoométricas, morfológicas, fanerópticas y de marcadores del ADN (microsatélites) en distintas razas bovinas criollas iberoamericanas.

VARIABLES ZOOMÉTRICAS O MORFOMÉTRICAS

Caracterización del Ganado Criollo de Manabí según las medidas zoométricas

Los estadísticos descriptivos y los resultados del análisis de varianza respecto al sexo de las variables zoométricas del GCM. La mayoría de las variables presentan valores menores al 20% de CV, lo que indica la existencia de moderada variabilidad en la población, confirmando así una discreta uniformidad zoométrica, a excepción de los resultados encontrados para el DBC y el PV con valores del CV que superan el 20%. Este hecho constata que DBC y PV son las variables zoométricas con mayor variabilidad (Herrera, 2007), al estar estrechamente correlacionadas con la condición corporal. Por su parte, la homogeneidad fenotípica observada para el resto de variables zoométricas fue sensiblemente menor que en otras razas criollas iberoamericanas: Criollo Uruguayo (Rodríguez et al., 2001); Criollo Pantaneiro en Brasil (Abreu et al, 2005); Criollo Patagónico en Argentina (Martínez et al., 2007); Criollo Barroso o Salmeco en Guatemala (Jauregui y Melgal, 2009); Criollo Pampa Chaqueño en Paraguay (Martínez-López et al., 2009); Criollo Limonero de Venezuela (Contreras et al., 2011); Criollo de Chinampo en México (Espinoza et al., 2009); Berrenda en Colorado y Berrenda en Negro (González, 2007); Serrana de Teruel

(Vigil et al., 2009) y Pallaresa (Jordana et al., 2010) en España; y el criollo ecuatoriano de la provincia de Loja (Apolo y Chalco, 2012) y Casanare en Colombia (Salamanca y Crosby, 2013); así como también ligeramente inferior a otras razas como el Criollo Mixteco en México (Méndez et al., 2002); Criollo de Saavedra en Bolivia (Centellas et al., 2008); y Criollo Lojano (Apolo y Chalco, 2012); Criollo Macabeo (Vargas et al., 2015); y Criollo de Santo Domingo de Tsachilas en Ecuador (Cevallos et al., 2015).

Los resultados obtenidos confirman que, la población criolla analizada presenta mayor formato corporal al conjunto de razas criollas mencionadas anteriormente, especialmente en los parámetros de alzada, longitud y perímetro, a excepción del Criollo Barroso o Salmeco de Guatemala (Jauregui y Melgal, 2009); o la raza Parda Alpina (Brown Swiss norteamericana) en Chiapas (México) (Alfonso et al., 2011), poblaciones que superan en tamaño a la estudiada. De la misma forma, los resultados obtenidos son similares a los valores reportados para otras poblaciones criollas ecuatorianas: Pizán (Alvear, 2008); Criollo de Esmeraldas (Benavides, 2015), Macabea (Vargas et al., 2015), Patúa (Amores, 2015) y Criollo de Cuenca (Alvarado y Rodas, 2016); así como equivalentes a los datos publicados para algunas razas autóctonas españolas: Berrenda en Colorado y Berrenda en Negro (González, 2007); Serrana de Teruel (Vigil et al., 2009) y Pallaresa

(Jordada et al., 2010). De la misma forma, nuestros resultados se pueden considerar análogos a los encontrados para las razas Brown Swiss y Holstein adaptadas a las condiciones de Ecuador (Benavides, 2015) y de valor intermedio si se comparan con el conjunto de las razas autóctonas portuguesas (Carolino, 2010).

De todos modos, los niveles elevados en los coeficientes de variación se entienden debido a la importante dispersión de los animales, a su adaptación a distintos ecosistemas y sobre todo a la inexistencia de un programa de cría común. Sin embargo se aprecia como los rasgos fundamentales desde el punto de vista racial, manifiestan los niveles más altos de homogeneidad.

Por todo lo anterior, los resultados obtenidos sitúan a al GCM en el límite superior de la eumetría de la especie, todo ello como probable consecuencia de la selección masal a la que ha sido sometido a lo largo de la historia y, especialmente, a la adaptación al hábitat natural donde se explotan y en ausencia de un programa de mejora genética orientado al incremento de su potencial productivo (FAO, 2013).

5.1.2.- Análisis comparativo entre sexos según las variables zoométricas

Los resultados del análisis de varianza indican que la mayor parte de las variables zoométricas son

significativamente diferentes en machos respecto a hembras ($P < 0,001$). Los machos presentan mayores valores que las hembras en la casi totalidad de las variables, a excepción de LR, que es superior en las hembras. Asimismo, no existen diferencias significativas ($P > 0,05$) entre sexos en el DBC y DDE siendo las dos únicas variables zoométricas donde no existen diferencias significativas entre sexos.

Estos resultados avalan la existencia de un acusado dimorfismo sexual en GCM, característica propia de las razas ambientales y poco seleccionadas (Herrera, 2007). En el ámbito iberoamericano, la diferenciación entre machos y hembras ha sido estudiada estadísticamente solo en escasas ocasiones, como es el caso de las razas criollo uruguayo (Rodríguez et al., 2004); criollo Limonero (Chirinos et al. 2011), Criollo de Oaxaca (Fuente et al, 2011) y criollo Casanare (Salamanca y Crosby, 2013), entre otros trabajos, encontrándose resultados similares a los nuestros. Por su parte, la raza Macabea es la única población bovina criolla ecuatoriana donde se ha analizado y determinado también la existencia de un dimorfismo sexual análogo al del GCM.

CARACTERIZACIÓN DEL GANADO CRIOLLO DE MANABÍ SEGÚN LOS ÍNDICES ZOOMÉTRICOS

Los estadísticos descriptivos obtenidos en los índices zoométricos y del análisis de varianza realizado en el GCM. En general, todos los índices presentan un grado de variabilidad de moderado a alto, donde el coeficiente de variación porcentual no supera el 20%, excepto en el caso del ICEF, ITOR, IPEL, IPR e IDC.

Dentro de los índices de interés etnológico, el valor promedio del ICEF obtenido sitúa a esta población como de tipo dolicocefalo con predominio de la LCF frente a ACF, similar a lo descrito en razas criollas iberoamericanas, como el Criollo de Saavedra en Bolivia (Centellas et al., 2008); Criollo Barroso o Salmeco en Guatemala (Jaúregui et al., 2009); Criollo Limonero de Venezuela (Contreras et al., 2011), o razas autóctonas españolas como las razas asturiana de los valles, bruna de los Pirineos, parda de montaña y pirenaica (Parés y Jordana, 2008); y serrana de Teruel (Vigil et al., 2009). De la misma forma, se estima que el resto de poblaciones criollas ecuatorianas comparadas mantienen también esa tendencia hacia la dolicocefalia, al considerar la relación existente entre los valores promedio de la longitud y anchura de la cabeza (Alvear, 2008; Amores, 2015; Benavides, 2015; y Alvarado y Rodas, 2016).

Asimismo, el ITOR de 72,93 confirma la clasificación de esta agrupación entre los formatos cárnicos especializados y los de tipo lechero, aunque más próxima al modelo lechero. Este resultado se considera similar al encontrado para el criollo limonero (Contreras et al., 2011), aunque muy superior al criollo uruguayo (Rodríguez et al., 2004) y criollo barroso de Guatemala (Jáuregui et al., 2009) y muy alejado de los datos reportados para el criollo de Saavedra (Centellas et al., 2008); de valor 52,88 y bruna de los Pirineos de valor 59,4 (Parés y Jordana, 2008).

El IPEL, con un valor de 103,07, es similar al criollo de Saavedra de 100,72 (Centellas et al., 2008) y criollo argentino de 99,03 (Rabasa et al., 2005), mientras que es claramente inferior a los 153,90 del criollo limonero de Venezuela (Contreras et al., 2011), carácter que se podría asociar a una facilidad de parto dentro de los parámetros normales.

A partir de los valores de IDT obtenidos, el GCM se encuadra dentro de las poblaciones de aptitud láctea dado que dicho promedio (10,20) informa sobre la finura del esqueleto de los animales y su asociación con la capacidad a la producción lechera en esta población.

De igual forma, el valor del IDC informa de la predisposición de estos animales a la producción láctea. Por su parte, el ALD1 informa que este ganado presenta

una línea dorsolumbar con inclinación caudal ascendente lo que favorece la gimnástica funcional de los animales en terrenos accidentados. De la observación del cociente OII/ACR se infiere que estos animales presenta un formato corporal típicamente sublongilíneo, característica igualmente compatible con la aptitud lechera.

ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE SEXOS SEGÚN LOS ÍNDICES ZOOMÉTRICOS

Los resultados del análisis de varianza muestran que los índices zoométricos de interés etnológico: ICEF y e ITOR muestran diferencias significativas entre sexos ($P < 0,001$), lo que confirma la uniformidad de la población. Por el contrario, los otros dos índices zoométricos de interés etnológico: IPEL y IPR son significativamente diferentes entre sexos ($P < 0,001$), en el sentido que las hembras presentan un mayor valor de IPEL respecto a los machos por la relación que guarda la AG con la facilidad de parto y al contrario los machos ostentan mayor IPR al contar con mayor PV. En cuanto al resto de índices zoométricos, cuatro de ellos: IDC, IPRP, IDT y IALD1 muestran homogeneidad estadística mientras que el resto de índices si evidencian claras diferencias por sexos. En cualquier caso, se hace necesario destacar que, tal y como era de esperar, los índices etnológicos ofrecieron una mayor homogeneidad entre sexos que los índices funcionales.

ESTUDIO DE LA ARMONICIDAD DEL MODELO MORFOESTRUCTURAL

Los coeficientes de correlación de Pearson obtenidos para las distintas variables analizadas ofrecen un grado de armonía alto en esta población con el 84,21% de los coeficientes significativos ($P < 0,05$), consolidado por el signo positivo de las correlaciones establecidas, salvo en lo que respecta a la ACF, DBC y DDE, que presentan correlaciones de signo negativo. Por otra parte, el bajo nivel de correlación encontrado muestra la alta variabilidad subyacente en esta población, confirmando lo esperado en este tipo de razas (Herrera, 2007). Por el contrario, son altas las correlaciones en las variables AG, LG y AII. Los valores del coeficiente de correlación fenotípica entre el PV y el PT ($r=0,86$), entre el PV y LOI ($r=0,62$), y en menor medida el PV con AII y LG ($r=0,54$ y $r=0,57$, respectivamente), se podrían utilizar como criterio selectivo en el desarrollo de un programa de cría orientado al incremento del PV. Resultados similares han sido encontrados en el caso de la raza serrana de Teruel en España (Vigil et al, 2009).

ESTUDIO DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS Y FANERÓPTICOS

Caracterización y variación fenotípica para variables fanerópticas

Según los resultados expuestos sobre características fanerópticas, en el GCM predominan unos cuernos de tipo proceros ($88,75 \pm 1,12\%$), mientras que a una gran distancia se sitúan los animales con cuernos de tipo ortoceros (tipo lira) con $6,50 \pm 0,87\%$ de los casos y, en menor medida, el tipo opistoceros con el $4,75 \pm 0,75\%$ (tipo espiral). Asimismo, prevalecen las capas monocolors ($81,75\%$), seguidas a gran distancia del conjunto de capas bicolors ($15,75\%$) y, de forma residual, se evidencia la existencia de capas de tipo tricolor ($2,50\%$).

No obstante, predomina la coloración base de la capa en rojo en más del 80% de los casos, al sumar los tipos castaño ($36,33 \pm 1,70\%$), bayo ($17,35 \pm 1,34\%$), berrendo en colorado ($16,48 \pm 1,31\%$) y colorado propiamente dicho ($12,86 \pm 1,18\%$), mientras que las capas con color base en blanco, en negro y en jaspeado muestran unas frecuencias de presentación comprendidas entre el 3 y 5% del total. En este sentido, la capa de tipo jaspeado corrobora la influencia del ganado ibérico en esta población (Primo, 1992 y Roderó et al., 1992) así como justifica la denominación de Jaspeado Manabita que recibe en la escasa bibliografía conocida (Guanimi et al., 2015).

Asimismo, estos animales presentan pigmentación intensa en mucosas y pezuñas en una proporción superior al 93% de los casos, siendo una clara minoría de animales en los que se observa escasa o nula pigmentación ($6,38 \pm 0,86\%$).

Por otra parte, se aprecia la existencia de pelo corto y fino en la totalidad de los animales analizados (100%), posiblemente por su localización tropical, así como también ausencia de morrillo o giba y de pliegue umbilical en todos los ejemplares analizados, lo que confirma escasa influencia de genotipos cebuinos en esta población.

P.M. Proporción media; EEPM: Error estándar de la proporción media

Por su parte, se confirma la presencia de papada en la totalidad de los animales, aunque ésta es de tipo discontinuo en el 72% de los casos, a semejanza de la mayor parte de las razas autóctonas ibéricas adaptadas a climas cálidos, y de tipo continuo en el restante 27,63%, como tipología más propia del ganado cebuino. Por último, la borla de la cola es generalmente de tipo mediano (60%), en menor medida de tipo pequeño (33,13%) y minoritariamente de tipo grande (6,88%).

Al comparar los faneros del GCM respecto a otras razas criollas iberoamericanas se encuentra una clara coincidencia en la presencia de la forma de la cuerna correspondiente al tipo “proceros” o de nacimiento adelantado respecto a la mayor de de la razas, así como el color rojo como base predominante del pelaje, tanto en criollo Uruguayo (Fernández et al., 2001), como en criollo Patagónico (Martínez et al., 2007), en criollo Chinampo (Espinoza et al., 2009), en criollo Casanare (Sastre el al., 2010), en criollo de la sierra de Tarahumara (Rubio-Tabárez y Pérez-Eguía, 2015), o en criollo colombiano Costeño con cuernos (Ossa et al., 2011).

Asimismo, la pigmentación mayoritariamente en negro de mucosas y pezuñas, el pelo corto y liso, la presencia mayoritaria de papada, generalmente de tipo discontinuo, así como la ausencia de giba y de pliegue umbilical, son también caracteres comunes a la mayor parte de las razas criollas iberoamericanas, especialmente en el caso de las ecuatorianas como el criollo Lojano, en sus distintas variedades, y el Patúa, mientras que en la raza Pizán se aprecia algunas diferencias en determinados caracteres respecto al modelo general descrito anteriormente.

Por todo ello, podemos aseverar que la conjunción de estos caracteres: capas coloradas, pigmentación en mucosas y pezuñas, pelo corto y liso, presencia de papada pueden asociarse a la capacidad de adaptación y resistencia que esta población animal presenta en ambientes con altas

temperaturas y elevado número de horas anuales de irradiación solar. De la misma forma, la ausencia de giba y de pliegue umbilical denota la inexistencia de influencia de ganado cebuino.

Caracterización y variación fenotípica para variables morfológicas de la cabeza.

Atendiendo a los datos expuestos el perfil cefálico recto es mayoritario ($93,50 \pm 0,87\%$) mientras que, en menor medida, también existen individuos con perfil cóncavo ($4,0 \pm 0,69\%$) y de perfil subconvexo ($2,5 \pm 0,55\%$). De la misma forma, el 92,5% de los animales presenta orbitas marcadas. El tamaño de las orejas es mediano y su orientación de tipo horizontal en el $91,75 \pm 0,97\%$ de los animales. Desde el punto de vista comparativo, no abundan los estudios de caracterización que analicen información específica para variables morfológicas de la cabeza con el tratamiento de variables de naturaleza cualitativa. De hecho, la referencia más importante la encontramos en la raza Casanare (Sastre et al., 2010), donde encontramos resultados análogos en todas las variables estudiadas a excepción del tipo de órbitas, de forma que el GCM presenta órbitas marcadas mayoritariamente en contraposición a la raza Casanare.

Por otra parte, en el ámbito de las razas criollas ecuatorianas, la única referencia comparativa la hallamos en el criollo de Esmeraldas, reseñando plena coincidencia

de resultados en el perfil cefálico aunque se evidencian claras diferencias los valores del tamaño y orientación de las orejas, dado que el criollo de Esmeraldas muestra orejas de tamaño grande y caídas en más de una cuarta parte de los animales (28%).

Caracterización y variación fenotípica para variables morfológicas en el cuerpo.

Por su parte, en cuanto al resto de variables morfológicas en tronco y extremidades, esta población presenta un cuello de mediada longitud ($94,75 \pm 0,79\%$), así como una línea dorsolumbar con tendencia a la rectitud (95%) y una grupa con ligera inclinación (93,38%). De la misma forma, la posición del nacimiento de la cola se halla en la misma línea lumbrosacra en el 92,88% de los casos, mientras que la nalga presenta forma recta (93,25%), y la cola es mayoritariamente fina (94,38%). Además, la población presenta buenos aplomos en el 94,38% de los casos, con inserción de la ubre normal y firme (97,5%) y con el vientre recogido en el 93,75% de los animales. El tamaño de los pezones ofrece algo más de variabilidad, con pezones de tipo mediano en el 64,5% de los casos y pezones pequeños en el 33,63%. Asimismo, la presencia de pezones suplementarios solo se manifiesta en el 2,63% de los animales, generalmente siempre de tipo unilateral.

En otro orden de cosas, bajo una óptica comparativa, reiteramos la reflexión enunciada en el apartado anterior

en el sentido de la escasez de estudios de caracterización que incorporen variables de esta naturaleza, volviendo a referir como excepción a la raza Casanare (Sastre et al., 2010), donde confirmamos la existencia de resultados similares entre ambas poblaciones, a excepción de las variables tamaño el pezón y presencia de pezones supernumerarios donde se constatan importantes diferencias entre dichas razas.

Por tanto, la población de ganado de la provincia de Manabí responde a un bovino criollo proveniente de *Bos taurus*, con escasa o nula influencia del *Bos indicus*, que se encuadra dentro del conglomerado del bovino criollo tropical DP que se ha ido formado en las regiones del trópico seco y del trópico húmedo desde la colonización europea de América. Se caracteriza por un formato corporal mediano, que alcanza un PV en las hembras cercano a los 400 kg y, ligeramente superior a los 600 kg en los machos; de proporciones corporales sublongilíneas, de tipo dolicocefalo y siempre con presencia de cuerna, generalmente en forma de gancho (proceros). Presenta una morfoestructura intermedia entre el biotipo cárnico y el lechero, aunque con más tendencia a la aptitud láctea. Animales con buenos aplomos y que muestran rectitud en la línea dorsolumbar con ligera inclinación caudal ascendente, lo que le dota de gran capacidad de desplazamiento y, una inserción de la cola en la misma

línea lumbrosacra que denota predisposición a la facilidad de parto en las hembras. El color de la capa predominante es el rojo en sus distintas variantes, si bien con frecuencia aparecen animales de tipo "*jaspado*" o "*averdugado*" como tipología de capa primigenia más característica de estos animales en el pasado.

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA.

Número de alelos y frecuencias alélicas del GCM.

Los microsatélites estudiados mostraron un alto grado de polimorfismo genético, detectándose 229 alelos en los 28 *loci* de los 31 animales estudiados, lo que corresponde a un promedio de 8,18 alelos por locus. El número de alelos por locus varió desde un máximo de 15 alelos hallados para los locus TGLA122, seguido de los 11 alelos detectados para los loci TGLA053 y TGLA227, hasta un mínimo de 4 alelos correspondiente al locus ILSTS011. Más del 60% de los loci presentó 8 o más alelos (17 de 28).

En otras investigaciones, como la de Martínez *et al.* (2015), se ha cuantificado la diversidad genética entre 16 subpoblaciones raciales bovinas de Costa Rica, utilizando como base el análisis de 18 marcadores microsatélites 1.412 muestras de ADN bovino de todo el país. El número promedio de alelos por locus dentro de población fue de 10,3, oscilando entre 8 (Holstein×Jersey) y 13 (Criolla para doble propósito). Asimismo, Avilés (2012), en estudio sobre la influencia de los bovinos andaluces en la

formación de las razas bovinas criollas de Iberoamérica, refería un número de alelos que variaba entre un mínimo de 8 y un máximo de 21 con un promedio de 13; mientras que Villalobos (2010), observó también, un número mayor de alelos en los loci CSSM66, MM12 y ETH225 (10) de la población Guaymi y el menor número de alelos se encontró en el locus INRA35 de la población Guabala (2).

Por su parte, Cortes (2008) encuentra una alta variabilidad en el estudio de los distintos encastes de la raza de Lidia en España, donde coinciden los microsatélites TGLA053 (15), TGLA122 (14) y TGLA227 (11), además de Drb (19) como microsatélite de mayor variabilidad. De la misma forma, Quiroz (2008), en su estudio sobre razas criollas mexicanas, encuentra que el microsatélite de mayor variabilidad es TGLA053 (17) y el BM1824 como el de menor variabilidad (7).

El número promedio de alelos en GCM es similar al 8,11 descrito para el Pampa Chaqueño en Paraguay (Delgado et al., 2011), así como el valor de 8,14 reportado para la raza Limonero de Venezuela (Villasmil *et al.* 2008) y al 8,2 de la raza Criolla de Brasil (Steigleder *et al.* 2004). Sin embargo, es superior a los valores reportados para las otras razas criollas: Criollo Argentino (6,26) y Criollo Patagónico (5,32) en Argentina; Cararú (6,74) en Brasil; Blanco Orejinegro (5,74); Caqueteño (7,58), Casanareño (8,00), Costeño con Cuernos (5,26), Chino Santandereano

(7,32), Hartón del Valle (7,74), Lucerna (6,63), Romosinuano (5,11), Sanmartienero (6,37) y Velasquez (6,79) en Colombia; Criollo Cubano (7,58) y Siboney (8,05) en Cuba; Criollo ecuatoriano (6,63); Criollo de Baja California (7,05), Criollo de Chiapas (7,84), Criollo de Chihuahua (6,68) y Criollo de Nayarit (7,74) en México; Guabalá (5,79) y Guaymí (7,79) en Panamá; Pilcomayo en Paraguay (7,53); Texas Longhorn (8,05) en Estados Unidos; y Criollo Uruguayo (5,63) en el país del que recibe el nombre, según los resultados de Delgado et al. (2011). De igual forma, este valor del número promedio de alelos en GCM también es superior a los 5.63 reportados para la raza panameña Guabalá en otros estudios (Villalobos *et al.* 2009), además a otros valores entre 6,6 y 7,8 reportados para las razas criolla Argentina y otras poblaciones criollas bolivianas (Lirón *et al.* 2006). Por su parte, el criollo Poblano muestra mayor número promedio de alelos (8,37).

En cuanto a su comparación con la razas autóctonas bovinas españolas, éste es superior a los valores reportados para las razas autóctonas españolas: Alistana Sanabresa (6,9); Asturiana de la Montaña (6,6); Asturiana de los Valles (7,0); Avileña Negra-Ibérica (6,9); Bruna de los Pirineos (7,1); Sayaguesa (6,4; y Tudanca (6,8), según Cañón et al. (2011); así como de las razas Berrenda en Colorado (7,38), Berrenda en Negro (4,89), Canaria (7,04), Negra Andaluza (5,96), Pajuna (7,16), Palmera (5,07) y

Retinta (6,07), atendiendo a trabajo de Avilés (2012). Del mismo modo, las razas de Lidia (9,8) y Marismeña (8,74) muestran y de Lidia (Martínez et al., 2005) y mientras que se muestran mayor número promedio de alelos al GCM, según Cortés (2008) y Martínez et al. (2005), respectivamente.

Finalmente, el GCM muestra mayor variabilidad en número promedio de alelos si lo comparamos con razas francesas: Aubrac, Gasconne y Salers; y otras razas portuguesas: Alentejana, Barrosa, Maronesa, Mertolenga y Mirandesa (Cañón et al., 2001), con valores comprendidos entre 5,5 y 7,2; así como con razas cosmopolitas como Frisona (5,41) y Hereford (4,85), citadas por Avilés (2012).

Cabe destacar que a mayor número de animales muestreados existe mayor posibilidad de detectar un mayor número de alelos, y que se encontró un número relativamente alto para una muestra reducida de animales muestreados, si bien la riqueza alélica de lo más que depende es del polimorfismo de los marcadores elegidos, a igualdad de panel, esté parámetro nos avisa de los niveles de diversidad genética de la población, con respecto al resto de las estudiadas. Estos niveles a nivel de población dependen fundamentalmente de la fuerza dispersiva de la deriva que tiende a disminuir la riqueza alélica por aislamiento y consanguinidad; y las fuerzas sistemática de la migración, por la introgresión de genes exóticos que

aumentan la riqueza, al igual que la mutación, pero siendo este un fenómeno muy poco frecuente, y finalmente la selección que tiende a disminuir la riqueza.

Por tanto, a la vista de estos resultados se puede concluir que el GCM presenta una elevada diversidad genética intraracial, con valores de diversidad genética superiores a los de otras razas bovinas criollas, autóctonas españolas y cosmopolitas. En ese sentido, el GCM presenta el perfil de una raza joven con gran dinámica fundacional, libre de cruzamientos recientes, sometida a cierta deriva y a escasa selección.

Contenido de Información Polimórfica (PIC) y Heterocigosidades observada (H_o) y esperada (H_e).

El rango de valores de Heterocigosidad esperada (H_o) varió entre 0,619 a 0,898, siendo el valor más bajo para el microsatélite *ILSTSO11* y el más alto para el microsatélite *TGLA122*. El valor promedio en la población ascendió a 0,765.

En cualquier caso, si comparamos nuestros resultados de H_o con los valores publicados en otras razas criollas iberoamericanas, encontramos que nuestros datos son superiores a la mayor parte de dichas poblaciones: Criollo Argentino (0,673) y Criollo Patagónico (0,629) en Argentina; Cararú (0,733) en Brasil; Blanco Orejinegro

(0,737); Casanareño (0,739), Costeño con Cuernos (0,692), Chino Santandereano (0,726), Lucerna (0,673), Romosinuano (0,651), Sanmartinero (0,692) y Velasquez (0,730) en Colombia; y Siboney (0,746) en Cuba; Criollo ecuatoriano (0,732); Criollo de Baja California (0,742), Criollo de Chiapas (0,741), Criollo de Chihuahua (0,719); Criollo de Nayarit (0,749) y Criollo Poblano (0,693) en México; Guabalá (0,629) y Guaymí (0,735) en Panamá; Pampa Chaqueño (0,750) y Pilcomayo (0,764) en Paraguay; Texas Longhorn (0,707) en Estados Unidos; y Criollo Uruguayo (0,668) en el país del que recibe el nombre, según los resultados de Delgado et al. (2011). Por su parte, las razas Caqueteño (0,780) y Hartón del Valle (0,783) en Colombia, así como el Criollo Cubano (0,793) muestran mayores valores de Ho respecto al GCM.

De igual forma, observamos nuestros resultados de Ho superiores a los de razas autóctonas españolas: Alistana Sanabresa (0,629); Asturiana de la Montaña (0,652); Asturiana de los Valles (0,656); Avileña Negra-Ibérica (0,589); Bruna del Pirineus (0,619); Morucha (0,640); Pirenaica (0,543); Retinta (0,614); Sayaguesa (0,654); Tudanca (0,596); según Cañón et al. (2001), o bien en las razas Marismeña (0,6921); Berrenda en Colorado (0,6897); Berrenda en Negro (0,5524); Pajuna (0,6812); Retinta (0,7100); Negra Andaluza (0,6323); Vaca Canaria (0,6662); y Vaca Palmera (0,5909), según datos referidos por Avilés (2012). En la misma situación hallamos valores

en la raza de Lidia (0,52), según Cortés (2008), así como en razas autóctonas portuguesas: Alentejana (0,622); Barrosã (0,716); Maronesa (0,635); Mertolenga (0,626); y Mirandesa (0,625±0.037), atendiendo a Cañón et al. (2001). Igualmente, estos mismos autores también encontraron valores menores al GCM en razas francesas: Aubrac (0,569); Gasconne (0,630); y Salers (0,580). Por último, esta misma situación se constata también en razas cosmopolitas: Frisona (0,6726) y Hereford (0,6563), según Avilés (2012).

Por otra parte, el rango de valores de Heterocigosidad esperada (He) osciló entre 0,381 a 0,933, siendo el valor más bajo para el microsatélite *ETH185* y el más alto para el microsatélite *ETH225*. El valor promedio en la población ascendió a 0,728.

Así las cosas, al comparar nuestros resultados de He con los valores publicados en otras razas criollas iberoamericanas, encontramos que nuestros datos son superiores en algunos casos de dichas poblaciones: Criollo Argentino (0,678) y Criollo Patagónico (0,670) en Argentina; Cararú (0,711) en Brasil; Blanco Orejinegro (0,697); Costeño con Cuernos (0,671), Lucerna (0,717), Romosinuano (0,669) y Sanmartinero (0,721) en Colombia; Guabalá (0,660) en Panamá; y Criollo Uruguayo (0,674) en el país del que recibe el nombre, según los resultados de Delgado et al. (2011), si bien el

valor de He en el GCM está por debajo de la mayor parte de razas criollas consideradas: Casanareño (0,766), Caqueteño (0,787); Chino Santandereano (0,776); Hartón del Valle (0,783) y Velasquez (0,769) en Colombia, así como el Criollo Cubano (0,761) y Siboney (0,762) en Cuba; Criollo ecuatoriano (0,772); Criollo de Baja California (0,760), Criollo de Chiapas (0,782), Criollo de Chihuahua (0,777); Criollo de Nayarit (0,788) y Criollo Poblano (0,774) en México; Guaymí (0,756) en Panamá; Pampa Chaqueño (0,771) y Pilcomayo (0,769) en Paraguay; y Texas Longhorn (0,740) en Estados Unidos.

De igual forma, reiteramos que nuestros resultados de Ho en GCM ha sido superiores a los referidos en el apartado anterior con relación a razas autóctonas españolas, francesas, portuguesas y cosmopolitas.

Respecto al Contenido de Información Polimórfica (PIC), los valores de este parámetro nos indican el nivel de información de los microsatélites de manera que, valores superiores a 0,5 se consideran muy informativos; de entre 0,25 a 0,5 son medianamente informativos y, por debajo de 0.25 denotan baja información polimórfica (Martínez *et al.* 2005). Así las cosas, aunque el valor promedio en la población ascendió a 0,721, los resultados obtenidos reflejan un grado de variación comprendido entre un mínimo de 0,551 para los microsatélites *ETH3* y *ILSTS011*

y un máximo de 0,872 para el microsatélite TGLA122, lo que confirma que todos los microsatélites analizados son muy informativos al superar el nivel de 0,5 y, por tanto, de gran utilidad para valorar la diversidad genética del GCM. En este sentido, no debemos olvidar aquí, que los organismos internacionales recomiendan la utilización del panel de microsatélites empleado, entre otras razones, por sus expectativas en términos de información polimórfica.

Equilibrio Hardy –Weinberg

Como ya se comentó, el promedio de alelos en una población indica en cierta manera la variabilidad genética de las poblaciones. Este número medio de alelos es elevado (8,18), aunque el número efectivo de alelos (4,48) es sensiblemente inferior. Tanto el número medio de alelos como el número efectivo de alelos están por encima de la media mostrada por otras razas bovinas criollas (Delgado et al 2011). Otra manera de apreciar la diversidad genética es mediante la proporción de individuos heterocigotos presentes o heterocigosidad. Los valores de heterocigosidad media esperada ($H_e=0,765$) y heterocigosidad media por recuento directo ($H_o=0,728$) en esta población. El promedio de alelos y los valores de heterocigosidad indican que los bovinos criollos de la provincia de Manabí de Ecuador muestran una diversidad genética alta. El valor de FIS con un intervalo de confianza al 95% con 1000 remuestreos es de 0,049 (-0,00467 -

0,06509), aunque no es significativo, lo que indica que la población no muestra una desviación significativa del equilibrio Hardy-Weinberg. En general, los resultados obtenidos muestran una alta diversidad genética en relación a otras investigaciones realizadas por Cañón et al. (2001), Quiroz (2008), Cortés (2008), Delgado et al. (2011), Ginja et al. (2013) y Martínez et al. (2015), entre otros.

A la vista de los resultados encontrados, se puede concluir que los bovinos Criollos de la provincia de Manabí de Ecuador presentan una elevada diversidad genética intraracial, con valores de diversidad genética superiores a los de otras razas bovinas criollas (Delgado *et al.*, 2011). La raza no se desvía significativamente del Equilibrio de Hardy-Weinberg lo que en principio podría ser un dato favorable pues no se apreciaría ni exceso de homocigotos ni de heterocigotos, y por tanto su estabilidad genética como grupo queda evidenciada, pudiéndose admitir que las fuerzas que desvían del equilibrio no están actuando significativamente, no hay un efecto de deriva comprobado, ni procesos selectivos o cruzamiento recientes. Por todo, podemos admitir que esta población constituye una estructura racial.

Estadísticos F de Wright.

Los valores de F_{st} indican el nivel de diferenciación genética medio que se pone de manifiesto en la población del GCM; pudiendo observar que, de los 28 marcadores genéticos analizados, el 35.71% de ellos (10 marcadores) presentan valores negativos y cuatro marcadores supera el valor a 0.1, y el 50% (14 marcadores) no superan el valor a 0.1, lo que indica que ninguno de estos marcadores serían sensibles para detectar diferenciación genética entre las subpoblaciones, determinándose una ausencia de diferenciación genética intraracial $F_{st} = 0,112$ %, lo que permite corroborar que no existe diferenciación genética interna de subpoblaciones, por tanto, la raza carece de estructura interna en forma de variedades o ecotipos genéticos, siendo, por tanto homogénea, resultado muy importante a la hora de diseñar el programa de cría de la raza.

La columna F_{IT} indica el coeficiente de consanguinidad para el total de la población y la columna F_{IS} la media de dicho coeficiente obtenido a partir del coeficiente de consanguinidad de cada una de las subpoblaciones en que se divide la población, cabe señalar que valores negativos en estos estadísticos indican que hay un exceso de heterocigotos, y en esta investigación diez microsatélites presentan valores negativos e incluso tres de ellos, como el CRSM60, ETH225 y INRA32 alcanzaron valores de -0,139; -0,159 y -0,118 respectivamente considerando para ellos que el valor máximo de heterocigosis que se alcanzaría en

este indicador es de -0,1. Cabe señalar que un marcador que esté con valores de *Fit* y *Fis* elevados (superiores a 0,1), indican una consanguinidad elevada, sea a nivel de población total o subpoblación, si se presentan este tipo de valores es un indicativo que dichos marcadores tienen una baja resolución y no son útiles para diferenciar a las subpoblaciones que se han establecido. En este caso, son cuatro los marcadores de acuerdo a los resultados de estos estadísticos, la media del *Fis* y *Fit* de la población es de 3.9 y 14.7 % respectivamente.

DIVERSIDAD GENÉTICA INTERRACIAL, RELACIONES CON OTRAS RAZAS

Análisis multidimensionales.

Los resultados del Análisis Factorial de Correspondencia, apartados A y B) son absolutamente concordantes con lo referido en las distancias genéticas –expuesto en el siguiente epígrafe-, apreciando que el GCM se posiciona más próximo a las razas criollas y europeas que a las cebuinas (rodeadas por una línea azul). Por su parte, cuando se eliminan las razas cebuínas para apreciar mejor la distribución del resto de las razas del estudio, se observa que la población del GCM se posiciona más próxima a las otras razas criollas que a las europeas ese sentido, llama la atención la gran dispersión mostrada por las poblaciones de las cuatro provincias de Ecuador analizadas, a pesar de

mantener unas distancias genéticas muy próximas entre ellas.

Distancias genéticas

El grado de distanciamiento genético del GCM respecto al resto de poblaciones analizadas. En líneas generales se aprecia como el GCM presenta un patrón de distancias genéticas que sigue criterios geoevolutivos, dado que puede observarse la mayor proximidad con el resto de los criollos ecuatorianos y razas criollas de países limítrofes como Colombia y Panamá, no pudiendo olvidar que la línea migratoria del bovino que colonizó Ecuador procedía de Puerto Colón en Panamá y Cartagena de Indias en Colombia, área geográfica desde donde se poblaron las regiones de la costa pacífica y más al sur de Colombia, llegando hasta Ecuador.

Es destacable también su proximidad a algunas razas del sur de España cuyos ancestros participaron en la colonización bovina de América, tal es el caso de la raza Berrendo en Colorado.

La influencia de otros bovinos europeos sobre el GCM parece remota ya que se aprecian amplias distancias que indican una escasa influencia de dichos grupos raciales, si es que esta población recibió algún aporte, éste fue muy escaso.

Finalmente, debe congratularnos que la amplia expansión del ganado cebuino en la mayor parte del área tropical iberoamericana parece no haber afectado a esta raza, dado que, ni sus especializaciones cárnicas, ni las lecheras han migrado dentro del GCM.

Estudios de vecindad

Las distancias genéticas DA se han representado gráficamente mediante un dendrograma Neigbor-Joining. De forma general, se conforman tres grandes clusters en el árbol, el primero de ellos, más distante y disperso, es el formado por todas las poblaciones cebuinas. El segundo grupo, muy separado del primero, está formado por las razas europeas y, un tercer clúster, formado por todas las razas criollas, ocupa una posición intermedia entre los anteriores.

Dentro del grupo de criollas, de nuevo destaca la proximidad de los bovinos de Manabí y de Santa Elena, donde ambos aparecen, muy distantes de las otras poblaciones bovinas ecuatorianas, la de Loja y la Macabea, rompiéndose así la proximidad observada en análisis anteriores entre los criollos ecuatorianos. Algo así ocurre con respecto a los criollos colombianos y panameños, de los que el GCM se distancia en el árbol. Destaca también su lejanía con la española Berrenda en Colorado con la que marcaba una distancia muy corta.

La aparente proximidad existente entre la Manabita y Santa Elena respecto a los cebuinos no es más que un efecto óptico, ya que el recorrido del brazo que las une a los cebuinos es muy largo, mucho mayor que con respecto a cualquier raza criolla e incluso europea.

Estructura genética

La estructura poblacional de las 34 poblaciones utilizando el programa informático Structure v.2.1. Se ha realizado con 50000 iteraciones de Burn-in y con número de iteraciones de Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) de 100000. Cada individuo se muestra en una barra vertical y cada color representa la proporción del clúster correspondiente (raza en este caso) en forma proporcional. Cuando el número de poblaciones estimadas es 2 ($K=2$), se separan dos clúster, uno formado por las razas cebuinas (en rojo) y otro formado por el resto de las razas (en verde).

Los bovinos de Manabí se encuentran en el clúster verde junto con todas las demás razas de raíz europea,. En ninguno de los K analizados se separan las poblaciones del GCM y el criollo de Santa Elena, aunque sí se encuentran deferencias con los bovinos de las otras dos provincias de Ecuador analizadas.

El GCM aparece como una población heterogénea en la que pudiera haber una subestructura de la población, aunque ésta no fue detectada con los estadísticos F. El número óptimo de poblaciones es $K=23$, cuando los bovinos de Manabí y Santa Elena se agrupan en el mismo clúster, agrupamiento que se mantiene en K sucesivos hasta $K=34$ (número real de poblaciones analizadas).

En el análisis de estructura se aprecia como en el K_2 ya se diferencian los dos troncos originarios de *Bos taurus* (europeo y criollo) y *Bos indicus* (cebuino). Desde el K_3 se empiezan a diferenciar las razas criollas ecuatorianas y colombianas del resto de criollas. También se aprecian juntas al resto de las razas europeas con la excepción de la Palmera, probablemente por un efecto cuello de botella reciente en esta raza, y por supuesto las poblaciones cebuínas consolidados en su distancia.

En el K_{23} , las definiciones raciales son más claras y, en el K_{34} , ya quedan consolidadas. De hecho, los clusters de las razas criollas, en el que se incluye al ganado criollo de Manabí, están claros, si bien se aprecia un gran número de influencias de las razas criollas vecinas en su interior, lo que da soporte al alto grado de variabilidad que muestra tanto el ganado criollo Manabí como muchas de sus razas vecinas.

Los individuos de cada raza que se asignan a cada clúster cuando $K=23$ (K óptimo). El 20,7% de los bovinos de

Manabí se asignan al clúster 18, junto con el bovino de Santa Elena, otro 15,4% se asigna al clúster 8 junto con el bovino Pardo Suizo y un 13,7% al clúster 5 junto con los cebús americanos. El resto se asigna a diferentes clúster con porcentajes de asignación Q interiores al 10%.

En los últimos años, Ecuador ha desarrollado un amplio abanico de normas reguladores en los ámbitos de desarrollo ganadero en general y, de la conservación de recursos zoogenéticos, en particular. Todo ello, dentro de las actuaciones derivadas del Plan Nacional del Buen Vivir, concretamente, en el seno de los objetivos encaminados a impulsar la transformación de la matriz productiva, orientados tanto a la mejora del conocimiento como a la innovación, con el fin de obtener unas producciones primaria y transformada basadas en recursos propios para la disminución o, en su caso, sustitución de las importaciones. Este sería el caso de la publicación del marco zootécnico para el Registro Oficial de Asociaciones de Criadores y Registros Zootécnicos de Razas Bovinas Puras y/o Sintéticas (MAGAP, 2016), en sintonía y con cierto paralelismo a la normativa zootécnica española (MARM, 2009), lo que justifica el desarrollo del presente estudio en aras a la consolidación del conocimiento sobre los recursos genéticos locales en Ecuador, en este caso el Ganado Criollo de Manabí como animales de orientación productiva de doble propósito carne-leche y,

consecuentemente, el inicio de los programas de desarrollo ganadero y programas de cría en raza pura.

Así las cosas, partiendo de la base legal existente, se hace necesaria una apuesta firme por la organización sectorial en el sentido de que las Administraciones públicas ecuatorianas lleven a cabo el reconocimiento oficial de las razas criollas existentes en el país –incluyendo la publicación oficial del patrón racial en cada caso-, elevando dicha información a las instancias oficiales internacionales, destacando entre ellas a la FAO, así como que apoyen la creación y puesta en funcionamiento de asociaciones de criadores u organizaciones de productores como garantes y elementos clave en la implementación y ejecución de los programas de cría de las razas criollas. Estas acciones conllevarán desde la creación de los primeros registros genealógicos hasta la elección de los objetivos y criterios de selección, pasando por el diseño del programa de control de rendimiento del ganado y el resto de actuaciones complementaria de un programa de mejora.

Adicionalmente a lo anterior, también se hace necesario destacar el esfuerzo realizado por el país en la mejora de la formación investigadora del plantel de técnicos universitarios, teniendo en cuenta que el apoyo a dicho capital humano es el principal activo presente y futuro para el desarrollo económico y social de Ecuador. En este

sentido, sirva como ejemplo la celebración del *VIII Simposio iberoamericano sobre conservación y utilización de recursos zoogenéticos* en la Universidad Técnica Estatal de Quevedo, en noviembre de 2007, el *IV Simposium Latinoamericano de Producción Animal ALPA-ECUADOR*, celebrado en la Universidad Técnica Estatal de Quevedo, en noviembre de 2014, y el *III Congreso Internacional de Ciencia Tecnología, Innovación y Emprendimiento*, que tuvo lugar en la Universidad de Bolívar, celebrado en noviembre de 2015, entre otros.

Finalmente, cabe destacar la necesidad de realizar actuaciones concertadas y consensuadas entre todos los actores con responsabilidad en el desarrollo ganadero ecuatoriano: Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca – Organizaciones de Productores – Universidad y Centros de Investigación, de manera que la investigación realizada en el Ganado Criollo de Manabí sea exportada al resto de recursos genéticos bovinos criollos de Ecuador como principal especie ganadera, así como también al resto de especies de interés agroalimentario que cuenta con menor grado aún de desarrollo ganadero, especialmente en el caso de las poblaciones criollas.

El presente libro podemos concluir de la siguiente forma:

El Ganado Criollo de Manabí se encuadra dentro de la eumetría de la especie, de perfil cefálico recto, de tipo dolicocefalo, con tendencia a proporciones corporales sublongilíneas y de esqueleto fino, lo que confirma su predisposición hacia la producción lechera, por cuanto podría adscribirse morfoestructuralmente al conjunto del Bovino Criollo Tropical de Doble Propósito.

Desde el punto de vista fanerótico, predominan los animales de cuernos de tipo proceros, con color base de la capa en rojo; con pigmentación en mucosas y pezuñas; de pelo corto, con presencia de papada mayoritariamente de tipo discontinuo y con ausencia de pliegue umbilical y giba.

Se confirma la existencia de un marcado dimorfismo sexual en la población predominando los valores de alzadas, anchuras y perímetros en los machos frente a las hembras, así como en la inexistencia de diferencias significativas para los principales índices zoométricos de tipo etnológico.

Atendiendo a los valores del número promedio de alelos, heterocigosidad observada, heterocigosidad esperada, contenido de información polimórfica y estadísticos F de Wright, esta población presenta una elevada diversidad genética intraracial, de grado superior al de otras razas criollas iberoamericanas, autóctonas españolas y europeas.

Los marcadores microsatélites han evidenciado que la población se encuentra en equilibrio de Hardy Weimberg, por tanto no asistimos a ninguna situación de disminución drástica de diversidad (cuello de botella), ni a efectos significativos de la selección o de cruzamientos recientes.

El panel de microsatélites empleado en la caracterización genética del Ganado Criollo de Manabí resulta idóneo como herramienta de apoyo en pruebas de exclusión de paternidad/maternidad así como en la correcta adscripción de individuos a la población dentro de un eventual programa de cría oficial de la raza.

Los análisis de diversidad genética inter-racial determinan que el Ganado Criollo de Manabí, en primera instancia, se posiciona más cerca de las razas criollas y europeas que del ganado cebuino y, posteriormente, más próximo a las razas criollas que a las europeas.

El análisis de estructura genética determina la inclusión del Ganado Criollo de Manabí en el cluster de las razas criollas, si bien se aprecia influencia de razas vecinas, lo que determina el alto grado de variabilidad genética hallado.

De la conjunción de resultados obtenidos en los ámbitos zoométrico, faneróptico, morfológico y genético se

confirma la identidad de la población de Ganado Criollo de Manabí como RAZA

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu, U.G.P.; S.A. Santos; J.R.B. Sereno; J.A. Comastri-Filho; M.S. Ravanelli. 2005. Caracterización morfométrica de los bovinos pantaneiros del núcleo de conservación in situ de Nhumirim. Arch. Zootec. 54: 211-216.
- Ajmone-Marsan, P., Fernando Garcia, J., Lenstra, J.A, and The globaldiv consortium. 2010. On the Origin of Cattle: How Aurochs Became Cattle and Colonized the World. Evolutionary Anthropology 19:148–157
- Alderson, L. 1974. Genetic conservation and breed improvement. The Ark., 1: 98.
- Alfonso, R.E.; H.J. Herrera; F.C. Lemus; C.M.E. Ortega; R.C. Cortez; P.J. Pérez. 2011. Morphometric characterization of American Brown Swiss cows in a tropical region of Chiapas Mexico. J. Anim. Vet. Adv. 10: 454-459.
- Alvarado, M.J. y Rodas, C.A. 2016. Caracterización morfométrica e índices zoométricos de los grupos raciales bovinos existentes en el cantón Cuenca. Tesis de Grado. Universidad de Cuenca. Ecuador. 164p.
- Alvear, F.F. 2008. Valoración biotipología y caracterización zoométrica del grupo genético autóctono bovino Pizán. Tesis de Grado. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Ecuador. 75 p.
- Amores, M.J. 2015. Caracterización fenotípica, productiva y reproductiva de una línea de bovinos enanos “Patua” en una finca especializada en su cría en la provincia de Santo Domingo de los Tsachilas. 2015.

- Tesis de Grado. Universidad de Las Américas. Ecuador. 191 p.
- Aparicio Macarro, 1987. Premio de investigación Sánchez Romero Carvajal-Jabugo, S.A. Huelva.
- Aparicio Sánchez, G. 1956. Exterior de los grandes animales domésticos. Morfología externa e Identificación individual. Imp. Moderna. Córdoba.
- Apolo, G.M.; y L.E. Chalco. 2012. Caracterización fenotípica y genotípica de las poblaciones de bovinos criollos en el cantón Gonzanamá de la provincia de Loja. Universidad Nacional de Loja. Ecuador. Tesis de grado. 121 pp. 2012.
- Armstrong, E., A. Postiglioni, A. Martinez, G. Rincon y J. L. Vega-Pla. 2006. Microsatellite analysis of a sample of Uruguayan Creole bulls (*Bos taurus*). Genetics and Molecular Biology 29: 267-272.
- Armstrong, E.; A. Iriarte; A.M. Martínez; M. Feijoo; J.L. Vega-Pla; J.V. Delgado and A. Postiglioni. 2013. Genetic diversity analysis of the Uruguayan Creole cattle breed using microsatellites and mtDNA markers. Genetics and Molecular Research 12 (2): 1119-1131 (2013)
- Avilés, D. 2012. Estudio de la influencia de los bovinos andaluces en la formación de las razas bovinas criollas de Latinoamérica. Trabajo Fin de Master. Universidad de Córdoba. Disponible en www.uco.es/zootecniaygestion/img/pictorex/16_12_21_tfm_diana_final.pdf.
- Barker, J.S., D. Bradley, R. Fries, W. Hill, M. Nei and R.K. Wayne. 1993. An integrated global programme to establish the genetic relationship among the breeds of each domestic animal species. Report of a working group for the Animal Production and Health Division. FAO. Roma. 32 pp.

- Barsky, O. y Cosse, G. 1981. Tecnología y cambio social. Las haciendas lecheras en Ecuador. Ed. Flacso, Quito. Ecuador.
- Baumung, R., H. Simianer y I. Hoffmann. 2004. Genetic diversity studies in farm animals - a survey. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 121: 361-373.
- Bavera, G. 2004. Clasificación de los pelajes. El pelaje del bovino y su importancia en la producción. Ed. Bavera, Rio Cuarto, pp 27-39.
- Beja-Pereira, A.; Alexandrino, P.; Bessa, I.; Carretero, Y.; Dunner, S.; Ferrand, N., Fornada, J.; Laloe, D.; Moazami-Guodarzi, K.; Sánchez, A. y Cañón, J. 2003. Genetic characterization of South Western European bovine breeds: an historical and biogeographical reassessment with a set of 16 microsatellites. *Journal of Heredity*, 94: 243-250.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste y F. Bonhomme. 2003. Genetix: 4.05 Logiciel sous Windows™ pour la genétique des populations. In: U. d. Montpellier (ed.). *Laboratoire Genoma Populations, Interactions, Adaptations*, Montpellier, France.
- Benavides, O.P. 2015. Estudio morfoestructural de una población de bovinos naturalizados en la provincia de Esmeraldas, Ecuador. Tesis de Grado. Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Ecuador. 73 p.
- Bench, A. and Akesson, M. 2005. Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Mol Ecol* 14: 2899-2914
- Beteta, M. 2014. La importancia de la ganadería en las expediciones y conquistas. La ganadería española en el descubrimiento de América. MAGRAMA y FEAGAS. Madrid. España. 126 pp.

- Bishop, M. D., G. A. Hawkins y C. L. Keefer. 1995. Use of DNA markers in animal selection. *Theriogenology* 43: 61-70.
- Bouzat, J.; G. Giovambattista; C. Golijow; M. Lojo; y M. Dulout. 1998. Genética de la conservación de razas autóctonas: El ganado criollo argentino. *Interciencia*. 23(3): 151-157.
- Brenneman, R. A., Chase, C. C., Olson, T. A., Riley, D. G. and Coleman, S. W. 2007. Genetic diversity among Angus, American Brahman, Senepol and Romosinuano cattle breeds. *Animal Genetics* 38(1):50-53.
- Bretting, P.K and M.P. Widrlechner. 1995. Genetic Markers and Horticultural Germplasm Management. *Hortscience*. Vol 30(7): 1349-1356
- Buchanan F.C., Adams L.J., Littlejohn R.P., Maddox J.F., Crawford A.M. 1994. Determination of evolutionary relationships among sheep breeds using microsatellites, *Genomics* 22:397-403.
- Cañón, J., P. Alexandrino, I. Bessa, C. Carleos, Y. Carretero, S. Dunner, N. Ferran, D. Garcia, J. Jordana, D. Laloe, A. Pereira, A. Sanchez y K. Moazami-Goudarzi. 2001. Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. *Genetics Selection Evolution* 33: 311-332.
- Carolino, N. 2010. Caracterização fenotípica de raças bovinas autóctones portuguesas. *Proceeding XI Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos*. Joao Pessoa-Paraíba, 17-19 noviembre. Brasil. Pp 298-302.

- Cavalli-Sforza, 1995. The Great Human Diasporas: The History of Diversity and Evolution. Ed. Addison-Wesley
- Cavalli-Sforza, L. L. y M. W. Feldman. 2003. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. *Nature Genetics* 33: 266-275.
- Cavalli-Sforza, L. L. y W. F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19: 233-257.
- Centellas, P.D.; R.J.L. Vaca; A.J.N. Joaquin; C.R. Peña; R.J.A., Pereira. 2008. Caracterización morfométrica del bovino de Saavedra. Proceeding IX Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos. Buenos Aires, 10-12 diciembre. Argentina. Pp 145-152.
- Cevallos, O.; K. Estupiñán; L. Rizzo; D. Merizalde; A. González; J.V. Delgado; C. Barba. 2015. Caracterización morfoestructural y faneróptica del bovino doble propósito de la provincia de Santo Domingo de los Tsáchilas. Proceeding III Congreso Internacional de Ciencia Tecnología, Innovación y Emprendimiento. Bolívar. 10-12 noviembre. Ecuador. Pp 111-116.
- Chikhi, L., B. Goossens, A. Treanor y M. W. Bruford. 2004. Population genetic structure of and inbreeding in an insular cattle breed, the Jersey, and its implications for genetic resource management. *Heredity* 92: 396-401.
- Contreras, G.; Z. Chirinos; S. Zambrano; E. Molero. A. Paéz. 2011. Morphological characterization and zoometric indexes of Criollo Limonero Cows of Venezuela. *Rev. Fac. Agron. LUZ.* 28: 91-103.

- Cornuet, J. M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup y M. Solignac. 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153: 1989-2000.
- Cortes, O. 2008. Análisis de la variabilidad genética en la raza bovina de lidia utilizando información molecular. Universidad Complutense de Madrid. Tesis Doctoral.
- DAD-IS. Domestic Animal Diversity Information System. 2017. En línea: <http://www.fao.org/dad-is/>. 18/01/2017
- Dalton, D.C. 1980. Introducción a la genética animal practica. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 168 p.
- Dalvit, C.; M. De Marchi; R. Dal Zotto; E. Zanetti; T. Meuwissen; M. Cassandro. 2008. Genetic characterization of the Burlina cattle breed using microsatellites markers. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. Vol. 125(2): 137-144.
-
- De Alba, J. 1987. Criollo cattle of Latin American. In: Hogdes, J. (Ed). *Proceeding of the 2nd Meeting of the FAO/UCEP*. Warsaw, 13-18 junio. Poland. Pp 17-39. 1987
- De Alba, J. 2011. Los Criollos Lecheros Tropicales. In: *El libro de los Bovinos Criollos de América*, J. de Alba Martínez. Biblioteca Básica de Agricultura (Colegio de Postgraduados). Ediciones Papiro Omega S.A. de C.V. México, D.F. pp. 92-98.
- Delgado, J.V.; A. M. Martínez; A. Acosta; L.A. Álvarez; E. Armstrong; M.E. Camacho; J. Cañón; O. Cortés; S. Dunner; V. Landi; J.R. Marques; I. MartínBurriel; O.R. Martínez; R.D. Martínez; L. Melucci; J.E. Muñoz; M.C.T. Penedo; A. Postiglioni; J. Quiroz; C. Rodellar; P. Sponenberg; O. Uffo; R. Ulloa-Arvizu; J.L. Vega-Pla; A. Villalobos; D. Zambrano; P.

- Zaragoza; L. T. Gama; and C. Ginja. 2011. Genetic characterization of Latin-American Creole cattle using microsatellite markers. *Animal Genetics*, 43, 2–10.
- Delgado, J.V.; C. Barba; M.E. Camacho; F.P.S. Sereno y A. Martínez. 2001. Caracterización genética de los animales domésticos en España. *Agri-FAO*, 29: 7-18
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700-707
- Diamond, J. and P. Bellwood. 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science* 300, 597-603
- Díez-Tascón, C., Littlejohn, R. P., Almeida, P. A. R. & Crawford, A. M. 2000. Genetic variation within the Merino sheep breed: analysis of closely related populations using microsatellites. *Animal Genetics*. 31, 243-251.
- Dobney, K. and Larson, G. 2006. Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, 269: 261–271.
- Dowdall, R.C. 1987. Criando Criollos. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- Edwards, E.H. 1992. El gran libro del caballo. Ed. El País/Aguilar, 9.
- Efron, B. 1982. The Jackknife, the Bootstrap and other Resampling Plans. Regional Conference Series in Applied Mathematics, Philadelphia.
- Epstein, H. and Mason, I.L. 1984. Cattle. In: Mason IL (eds) *Evolution of Domesticated Animals*. Longman: London, UK. pp 6–27.

- Escobar, C.; Villalobos, A. y Nuñez, J. 2014. Medidas zoométricas del ganado bovino criollo de Panamá. Invest. pens. crit. Vol. 2, No. 5: 26-33
- Espinoza, J.L.; Guevara, J.A. y Palacios, .A. 2009. Caracterización morfométrica y faneróptica del bovino criollo Chinampo de México. Arch. Zootec. 58: 277-279.
- Excoffier, L. 2007. Arlequín ver 3.11 Computational and molecular population genetic lab. CMPL. University of Berne <http://cmpg.unibe.ch/software/arlequin3/>
- Falush, D., M. Stephens y J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. Genetics 164: 1567-1587.
- FAO. 2007. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Plan de acción mundial sobre los recursos zoogenéticos y la Declaración de Interlaken. Comisión de recursos genéticos para la alimentación y la agricultura. Roma, Italia. Pp 1-4.
- FAO. 2012. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Directrices FAO: Producción y sanidad animal. Roma, Italia. N° 7, Pp 3-7.
- FAO. 2013. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). *In vivo* conservation of animal genetic resources. FAO Animal Production and health guidelines. Rome, Italy. N° 14, Pp 157-188.
- FAO. 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by B.D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome, Italy. Pp 25-42.

- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401-410.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Fernández, G.; M. Rodríguez; C. Silveira; C. Barba. Estudio étnico de los bovinos criollos del Uruguay: II. Análisis de las faneras. *Arch. Zootec.* 50: 119-124. 2001.
- Freeman, A. R., D. G. Bradley, S. Nagda, J. P. Gibson y O. Hanotte. 2006. Combination of multiple microsatellite data sets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. *Animal Genetics* 37: 1-9.
- Fuentes, M. G., M. M. A. Carmona, V. E. Pérez y Z. Chirinos. 2011. Caracterización del dimorfismo sexual en ganado criollo de Oaxaca, mediante medidas corporales. *AICA 1*: 94-96.
- Goldstein DB, Pollock DD (1997) Launching microsatellites: a review of mutation processes and methods of phylogenetic inference. *J Hered* 88:335-342
- González Pizarro, J. de D. 1903. *Elementos de Zootecnia General*. I. Tomo. Tip. Herederos Angel González. León.
- González, A. 2007. Caracterización de las razas bovinas Berrendas en el área de Despeñaperros como base para su conservación. Universidad de Córdoba. España. Tesis Doctoral. 503 pp.
- Goudet, J. 2002. FSTAT: A program to estimate a test gene diversities and fixation indexes (Version 2.9.3.2.).

- Gross, D. S., and W. T. Garrard. 1986. The ubiquitous potential Z-forming sequence of eucaryotes, (dT-dG)_n * (dCdA)_n, is not detectable in the genomes of eubacteria. *Mol. Cell. Biol.* 6:3010-3013
- Guamani, G.; E. Montenegro; y M. Almeida. Biotipo bovino Jaspeado Manabita. *Vademecun veterinario*. 2015. En Línea: http://www.edifarm.com.ec/edifarm_quickvet/pdfs/articulos_tecnicos/BIOTIPO%20BOVINO%20CRIO LLO.pdf. 28/04/2016.
- Guo, S. W. y E. A. Thompson. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48: 361-372.
- Hanotte, O., D. G. Bradley, J. W. Ochieng, Y. Verjee, E. W. Hill y J. E. Rege. 2002. African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations. *Science* 296: 336-339.
- Hayes, B. J., P. M. Visscher, H. C. McPartlan y M. E. Goddard. 2003. Novel multilocus measure of linkage disequilibrium to estimate past effective population size. *Genome Research* 13: 635-643.
- Hernández, Z.J.S. 2000. Caracterización etnológica de las cabras criollas del sur de Puebla (México). Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, España, 260 p
- Herrera, M. 2003. Criterios etnozootécnicos para la definición de poblaciones. V Congreso de SERGA y III Congreso de SPREGA Madrid Libro de Actas 41-48.
- Herrera, M. 2007. Metodología de caracterización zooetnológica. En: Rodero, E.; M. Valera. (Eds). *La ganadería andaluza en el siglo XXI. Patrimonio ganadero andaluza. Vol I: Pp 435-448.*

- Hevia, M., y Quiles, A. 1993. Determinación del dimorfismo sexual en el Pura Sangre. Archivos de Zootecnia, 42, 451-456.
- Inchausti, D. y Tagle, E. 1967. Bovinotecnia. Exterior y razas. Editorial El Ateneo. Buenos Aires, Argentina. 556p.
- INEC - INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y CENSOS. 2016. Encuesta de Superficie y Producción Agropecuaria 2016. Ecuador. En línea: <http://www.ecuadorencifras.gob.ec/estadisticas-agropecuarias-2/>. 19/04/2016.
- INIAP, 2008. Estado de los Recursos Fitogenéticos para la Agricultura y la Alimentación en Ecuador. Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIAP) Quito-Ecuador.
- Jarne, P., and P. Lagoda. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. Trends Ecol. Evol. 11:424– 429.
- Jáuregui, J.R.; C.A. Gutiérrez; C.L. Córdón; L.M. Osorio; CH.L. Vásquez. 2014. Determination morphostructural creole cattle Barroso Salmeco in Guatemala. AICA 4: 6-8.
- Jáuregui-Jiménez, R.; Melgal-Dávila, R. 2009. El bovino criollo Barroso o Salmeco, compilación de la primera caracterización fenotípica y zoométrica en Guatemala. Proceeding X Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos. Palmira Valle, 11-13 noviembre. Colombia. Pp 221-225.
- Jinguo Hu and Brady A. Vick. 2003. Target Region Amplification Polymorphism: A Novel Marker Technique for Plant Genotyping. Plant Molecular Biology Reporter 21: 289–294.

- Jordana, J, A. Ferrando, J. Marmi, R. Avellanet, R. Arangueren, J.A. Méndez, F. Goyache. 2010. Molecular, genealogical and morphometric characterisation of the Pallaresa, a Pyrenean relic cattle breed: Insights for conservation. *Livestock Science*, 132: 65-72.
- Jordana, J., P. Alexandrino, A. Beja-Pereira, I. Bessa, J. Cañón, Y. Carretero, S. Dunner, D. Laloe, K. Moazami-Goudarzi, A. Sanchez y N. Ferrand. 2003. Genetic structure of eighteen local south European beef cattle breeds by comparative F-statistics analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 120: 73-87.
- Kimpton CP, Gill P, Walton A, Urquhart A, Millican ES, Adams M. 1993. Automated DNA profiling employing multiplex amplification of short tandem repeat loci. *PCR Methods Appl.* 3(1):13-22.
- Kumar, P., A. R. Freeman, R. T. Loftus, C. Gaillard, D. Q. Fuller y D. G. Bradley. 2003. Admixture analysis of South Asian cattle. *Heredity* 91: 43-50.
- Laguna, E. 1991. Los vacunos españoles, las razas criollas, y el ganado de lidia en Hispanoamérica. El ganado español, un descubrimiento para América. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. España. 237 pp.
- Langella, O. 1999. Populations 1.2.28 CNRS UPR9034 <http://www.cnrs-gif.fr/pge/bioinfo/populations/index.php>.
- Lerner, I.M. y H.P. Donald. 1969. La nueva Zootecnia. Ed. Academia. León.
- Li, M. H., K. Sternbauer, P. T. Haahr y J. Kantanen. 2005. Genetic components in contemporary Faroe Islands Cattle as revealed by microsatellite analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 309-317.

- Lira, J. 2010. Revisión sobre la genética del origen del ganado vacuno y las aportaciones del ADN antiguo. *MUNIBE (Antropología-Arkeologia)* 61: 153-170
- MacHugh, D. E., M. D. Shriver, R. T. Loftus, P. Cunningham y D. G. Bradley. 1997. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics* 146: 1071-1086.
- MacHugh, D. E., R. T. Loftus, D. G. Bradley, P. M. Sharp y P. Cunningham. 1994. Microsatellite DNA variation within and among European cattle breeds. *Proceedings. Biological sciences* 256: 25-31.
- MacHugh, D. E., R. T. Loftus, P. Cunningham y D. G. Bradley. 1998. Genetic structure of seven European cattle breeds assessed using 20 microsatellite markers. *Animal Genetics* 29: 333-340.
- MADR. 2003. Situación de los recursos zoogenéticos en Colombia. Primer Informe. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá, Colombia.
- MARM. 2009. Real Decreto 2129/2008, de 26 de diciembre, por el que se establece el Programa nacional de conservación, mejora y fomento de las razas ganaderas. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Boletín Oficial del Estado, num. 23 de 27.01.2009. pp. 9211-9242.
- Martínez D. Fernández, E. Brócoli, A. Delgado, J. 2005. Variabilidad genética del ganado bovino criollo argentino de origen patagónico. España, *Arch Zootec* 54: 415-421.
- Martínez, A. M., Delgado, J. V., Rodero, A. & Vega-Pla, J. L. 2000. Genetic structure of the Iberian pig breed using microsatellites. *Animal Genetics*. 31, 295-301.

- Martínez, A. M., J. Calderón, E. Camacho, C. Rico, J. L. Vega-Pla y J. V. Delgado. 2005a. Caracterización genética de la raza bovina mostrenca con microsatélites. *Archivos de Zootecnia* 54: 357-361.
- Martínez, M; Vargas, B; Cordero, J; Chacón, I y León, B. 2015. Diversidad genética entre subpoblaciones raciales bovinas de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 39(2): 33-45. ISSN: 0377-9424.
- Martínez, R.; E. Fernández; N. Abbiati; A Broccoli. 2007. Caracterización zoométrica de bovinos criollos: patagónicos vs. noroeste argentino. *Rev. MVZ Cordoba*. 12 (2): 1042-1049.
- Martínez, R; García, D; Gallego, L, Onofre, G; Pérez, J; and Cañón, J. 2008. Genetic variability in Colombian Creole cattle populations estimated by pedigree information. *Journal of Animal Science* 86: 545–552.
- Martínez-López, O.R.; V. Lamas-Sosa; W.E. Pereira; A.R. Macchi-Silveira; A. Zayas; O. Niedhammer; G. Serrati. 2009. Estudio descriptivo de variables morfométricas de bovinos Pampa Chaqueño de Paraguay. *Proceeding X Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos*. Palmira Valle, 11-13 noviembre. Colombia. Pp 226-230.
- Mateus, J. C., M. C. Penedo, V. C. Alves, M. Ramos y T. Rangel-Figueiredo. 2004. Genetic diversity and differentiation in Portuguese cattle breeds using microsatellites. *Animal Genetics* 35: 106-113.
- Mayr, E. 1949. Speciation and systematics. En: G.L Jepsen, G. G Simpson, and E. Mayr, eds., *Genetics, paleontology, and evolution*, Princeton, Princeton University Press.
- Mazza, M.C.M.; Mazza, C.A.; Sereno, J.R.B.; Santos, S.A.L. y Mariante, A.S. 1992. Phenotypical characterization

- of Pantaneiro cattle in Brazil. Arch. Zootec. Vol. 41 (154): 477-484.
- Méndez, M.; J. Serrano; R. Ávila; M. Rosas; N. Méndez. 2002. Morfometric characterisation of Mixteco creole cattle. Arch. Zootec. 51: 217-221.
- Moazami-Goudarzi, K., D. Laloe, J. P. Furet y F. Grosclaude. 1997. Analysis of genetic relationships between 10 cattle breeds with 17 microsatellites. Animal Genetics 28: 338-345.
- Moazami-Goudarzi, K., D. Vaiman, D. Mercier, C. Grohs, J. P. Furet, H. Leveziel y P. Martin. 1994. Analysis of genetic diversity in French cattle breeds by the use of microsatellites - preliminary-results. Genetics Selection Evolution 26: S155-S165.
- Molina, A. 2001. Consideraciones genéticas al concepto de raza. Caracterización genética basada en marcadores microsatélites. Ponencia. I Encuentro de Docentes e Investigadores zooetnólogos españoles. Córdoba. 12 pp.
- Mommens, G., L. J. Peelman, A. Van Zeveren, G. D'Ieteren y N. Wissocq. 1999. Microsatellite variation between an African and five European taurine breeds results in a geographical phylogenetic tree with a bison outgroup. Journal of Animal Breeding and Genetics 116: 325-330.
- Mommens, G.; A. Van Zeveren; L. Peelman. 1998. Effectiveness of bovine microsatellites in resolving paternity cases in American bison, Bison bison L. Animal Genetics 29: 12-18.
- Naves, M., D. Laloe, K. Goudarzi y A. Debus. 2005. Relaciones genéticas entre el bovino Criollo de Guadalupe y otras razas por marcadores bioquímicos. Archivos de Zootecnia 54: 385-394.

- Nei, M. 1973. Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 70:3321-3323.
- Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populatiosn. Annales of Human Genetics 41: 225-233.
- Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.
- Nei, M. y S. Kumar. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, Inc., New York, U.S.A.
- Nijman, I. J., M. Otsen, E. L. Verkaar, C. de Ruijter, E. Hanekamp, J. W. Ochieng, S. Shamshad, J. E. Rege, O. Hanotte, M. W. Barwegen, T. Sulawati y J. A. Lenstra. 2003. Hybridization of banteng (*Bos javanicus*) and zebu (*Bos indicus*) revealed by mitochondrial DNA, satellite DNA, AFLP and microsatellites. Heredity 90: 10-16.
- Nordheim, A., and A. Rich. 1983. The sequence (dC-dA). * (dG-dT). forms left-handed Z-DNA in negatively supercoiled plasmids. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80:1821-1825.
- Oosting, S.; H. Udo; T. Viets. 2014. Development of livestock production in the tropic: farm and farmer's perspectives. Animal. 8: 1238-1248.
- Orozco, F. 1995. Conceptos básicos donde se aplica la mejora en Zootecnia. En: Zootecnia: Bases de Producción Animal. Tomo IV. 15-36. Ed. L. Buxadé. Mundi-Prensa.
- Ossa, G.; Y. Abuabara; J.E. Pérez-García; G. Martínez. 2011. El ganado criollo colombiano Costeño con Cuernos, CCC. Anim. Gen. Res. 48: 101-107.

- Paetkau, D., S. Slade, M. Burden y A. Estoup. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13: 55-65.
- Paetkau, D., W. Calvert, I. Stirling y C. Strobeck. 1995. Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* 4: 347-354.
- Parés, P.M. 2009. Zoometría. En: Sañudo, C. (Ed). Valoración morfológica de los animales domésticos. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid. Pp 167-198. 2009.
- Parés, P.M. Medidas e índices cefálicos en la raza bovina "Bruna dels Pirineus". 2006. *REDVET* VII. En línea: <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n090906.html>. 2006. 25/04/2016.
- Parés, P.M.; J. Jordana. 2008. Zoometric measurements of cephalic conformation in adult bovine males and females (*Bos taurus*). *Veterinarija ir Zootechnika* T. 43: 65-73.
- Pariset, L., M. C. Savarese, I. Capuccio y A. Valentini. 2003. Use of microsatellites for genetic variation and inbreeding analysis in Sarda sheep flocks of central Italy. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 120: 425-432.
- Park, S. D. E. 2001. Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetic Effects of Selection. Tesis doctoral, University of Dublin, Dublin.
- Pilling, D. 2010. Threats to animal genetic resources for food and agriculture – approaches to recording, description, classification and analysis. *Anim. Genet. Resour.* 47: 11–22.

- Ponzoni, R. 1997. Genetic resources and conservation. The genetics of sheep. Ed. Pipes and Ruwinsky. 437-469.
- Primo, AT. El ganado bovino iberico en las américas: 500 años después. 1992. Arch. Zootec. 41 (154): 421-432.
- Pritchard, J. K., M. Stephens y P. Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. Genetics 155: 945-959.
- Quiroz, J. 2008. Caracterización genética de los bovinos criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- Quispe, J.E. 2016. El bovino criollo del altiplano peruano: Origen, producción y perspectivas. Rev. Investig. Altoandín. 2016; Vol 18 N° 3: 257 - 270
- Rabasa, A.E.; F.D. Holgado; M.A. POLI. Argentinian creole cattle: different issues in their characterization. Agrociencia. IX (2-3): 473-477. 2005.
- Rabasa, C., A. Sal Paz, F. Sal Paz, F. Bergmann and S.L. Rabasa. 1976. Genética de pelajes en bovinos Criollos. Mendeliana, 1: 81-90.
- Ramey, R. R., G. Luikart y F. J. Singer. 2000. Genetic Bottlenecks resulting from restoration efforts: the case of Bighorn Sheep in Badlands National Park. Restoration Ecology 8: 85-90.
- Rannala, B. y J. L. Mountain. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. In: Proceedings of National Academy of Sciences of USA, USA. pp 9197-9221
- Raymond, M. y F. Rousset. 1995. GENEPOP (version 1.2): A population genetics software for exact test and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248-249.

REGISTRO OFICIAL, NUM. 748. Resolución 059. Expídese la Normativa técnica aplicable para el Registro Oficial de Asociaciones de Criadores y Registros Zootécnicos de Razas Bovinas Puras y/o Sintéticas. En línea 13/01/2017: <http://www.derechoecuador.com/productos/producto/catalogo/registros-oficiales/2016/mayo/code/RegistroOficialNo748-Jueves05Mayode2016/registro-oficial-no-748---jueves-05-de-mayo-de-2016#No059>.

Rincon, G., M. D'Angelo, R. Gagliardi, L. Kelly, S. Llambi y A. Postiglioni. 2000. Genomic polymorphism in Uruguayan Creole cattle using RAPD and microsatellite markers. *Research in Veterinary Science* 69: 171-174.

Ritz, L. R., M. L. Glowatzki-Mullis, D. E. MacHugh y C. Gaillard. 2000. Phylogenetic analysis of the tribe Bovini using microsatellites. *Animal Genetics* 31: 178-185.

Rodero, A.; J.V. Delgado; E. Rodero. 1992. El ganado andaluz primitivo y sus implicaciones en el descubrimiento de América. *Arch. Zootec.* 41 (154): 383-400.

Rodero, E. y Herrera, M. 2000. El concepto de raza. Un enfoque epistemológico. *Arch. Zootec.* 49:5-16.

Rodríguez, M.; G. Fernández; C. Silveira. 2004. Caracterización morfológica de los Bovinos Criollos uruguayos del Parque de San Miguel. *Veterinaria.* 39 (155-156): 39-42.

Rodriguez, M.; G. Fernandez; C. Silveira; J.V. Delgado. 2001. Estudio étnico de los bovinos criollos del Uruguay: I. Análisis biométrico. *Arch. Zoot.* 50: 113-118.

- Rubio-Tabarez, E.; E. Pérez-Eguia. 2015. El bovino criollo de la Sierra Tarahumara. AICA 6: 485-494.
- Ruiz-Sánchez, A.H. 2012. Recursos genéticos para la agricultura y la alimentación. Centro de Biotecnología. Universidad de Loja. Vol 1.(1): 4-13
- Saitou y col. en 1987. Citado por Martínez, Rubén. 2008. Caracterización Genética y Morfológica Del Bovino Criollo Argentino De Origen Patagónico. Universidad Politécnica De Valencia. Departamento De Ciencia Animal. Disponible en <http://riunet.upv.es/bitstream/handle/10251/3303/tesisUPV2895.pdf>.
- Sal Paz, A., F. Sal Paz, F. Bergmann and S.I. Rabasa. 1976. Asociación de la fertilidad femenina con genes mendelianos mayores en bovinos criollos. Mendeliana 1: 91-96
- Salamanca, A. and R. Crosby. 2013. Phenotypic study of bovine creole biotype Casanare Araucano. Zoometric analysis. Zoot. Trop. 31(3): 201-208. 2013.
- San Cristobal, M., C. Chevalet, C. S. Haley, R. Joosten, A. P. Rattink, B. Harlizius, M. A. M. Groenen, Y. Amigues, M. Y. Boscher, G. Russell, A. Law, R. Davoli, V. Russo, C. Desautels, L. Alderson, E. Fimland, M. Bagga, J. V. Delgado, J. L. Vega-Pla, A. M. Martinez, M. Ramos, P. Glodek, J. N. Meyer, G. C. Gandini, D. Matassino, G. S. Plastow, K. W. Siggens, G. Laval, A. L. Archibald, D. Milan, K. Hammond y R. Cardellino. 2006. Genetic diversity within and between European pig breeds using microsatellite markers. Animal Genetics 37: 189-198.
- Sanchez, L; P. Iglesias. 2009. Valoración morfológica en bovino de aptitud cárnica y razas rústicas. En: Sañudo, C. (Ed). Valoración morfológica de los animales domésticos. Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino. Madrid. Pp 271-308.

- Sastre, H. J., E. Rodero, A. Rodero, P. J. Azor, N. G. Sepúlveda, M. Herrera y A. Molina. 2003. Caracterización genética de la raza bovina colombiana criolla Casanare mediante análisis de microsatélites. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 16 (supl.): 49.
- Sastre, H.J.; E. Rodero; A. Rodero; M. Herrera; F. Peña. 2010. Caracterización etnológica y propuesta del estándar para la raza bovina colombiana Criolla Casanare. *Anim. Genet Resour.* 46: 73–79.
- Scherf, B.D. 2000. World Watch List for domestic animal diversity. 3rd edition. FAO UNEP. Roma. 732 pp.
- She, J. X., M. Autem, G. Kotoulas, N. Pasteur y F. Bonhomme. 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleosts, Soleidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 32: 357-371.
- SICA. 2001. Servicio de información y censo agropecuario. Sistema de información Nacional de agricultura, ganadería, acuicultura y pesca del Ecuador. Ministerio de Agricultura y ganadería del Ecuador.
- Sierra, I. 2001. El concepto de raza: evolución y realidad. *Arch. Zootec.* 50: 547-564. 2001.
- Spencer, C. C., J. E. Neigel y P. L. Leberg. 2000. Experimental evaluation of the usefulness of microsatellite DNA for detecting demographic bottlenecks. *Molecular Ecology* 9: 1517-1528.
- SPPS. 2010. Statistical Package for the Social Sciences. Versión 19. IBM. Inc., Chicago. USA. 2010.
- Takahashi, K. y M. Nei. 2000. Efficiencies of fast algorithms of phylogenetic inference under the criteria of maximum parsimony, minimum evolution, and maximum likelihood when a large number of

sequences are used. *Molecular Biology and Evolution* 17: 1251-1258.

- Tateno, Y., N. Takezaki y M. Nei. 1994. Relative efficiencies of the maximumlikelihood, neighbor-joining, and maximum-parsimony methods when substitution rate varies with site. *Molecular Biology and Evolution* 11: 261-277.
- Torrent M. M. 1982. Identificación Animal. En: "Zootecnia básica aplicada". Editorial Biblioteca Técnica AEDOS. 1ra Edición. Capítulo 28 pág. 415-426.
- Torres, Y.; A. Garcia-Martínez; J. Rivas; J. Perea; E. Angon; C. De Pablos-Heredero. 2015. Caracterización socioeconómica y productiva de las granjas de doble propósito orientadas a la producción de leche en una región tropical de Ecuador. Caso de la provincia de Manabí. *Rev. Científ. FCV-LUZ*. XXV (4): 330-337. 2015
- Trovo, J.B.F. and A.T. Primo. 1984. Medidas morfológicas en bovinos Caracú. In: Reunión Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 21, Anais. Belo Horizonte, Minas Gerais, Sociedade Brasileira de Zootecnia.
- Troy, C.S, MacHugh, D. E, Bailey, J.F, Magee, D.A, Loftus, R.T, Cunningham, P, Chamberlain, A.T, Sykes, B.C, Bradley, D.G. 2001. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature* 410: 1088-1091
- Tsuji, S., K. Itoh, S. Sasazaki, H. Mannen, K. Oyama, M. Shojo y F. Mukai. 2004. An association study using AFLP markers and application to a beef cattle breeding population. *Animal Genetics* 35: 40-43.
- Vargas J.C.; J.V. Delgado; M.M. Gómez; M. Viamonte; A. Ramírez; J. Benítez. 2015. Raza bovina autóctona Macabea, recurso genético para el mejoramiento y

adaptación a los ecosistemas amazónicos ecuatorianos. AICA 6: 184-191.

Vargas, J.; Landi, V.; Martínez, A.; Gómez, M.; Camacho, M.E.; Álvarez L.A.; Aguirre, L. y Delgado, J.V. 2016. Molecular Study of the Amazonian Macabea Cattle History. PLoS ONE 11(10): e0165398. doi:10.1371/journal.pone.0165398

Vargas, M. 2013. El Bovino Criollo Yacumeño. IICA; UAGRM. La Paz, Bolivia.

Vignal A, Milan D, San Cristobal M, Eggen A. 2002. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. Genetics Selection Evolution, 34, 275–305.

Vijil, E.; A. Picot; M. Hernández; F. Pastor; F. Quintín.; E. Sevilla; F. Abril; A. Sanz. 2009. The Serrana de Teruel cattle breed: phaneroptical, morphological and morphostructural characterization. Arch. Zootec. 58 (Supl. 1): 517-520. 2009.

Vilaboa Arroniz, J., Quirós Madrigal, O.J., Díaz Rivera, P. y Zetina Córdoba, P. 2012. Situación del bovino criollo lechero tropical (CLT) en México, Nicaragua y Costa Rica. Arch. Zootec. 61: 31-39.

Villalobos, A.; A. Martínez, J-L. Vega-Pla; V. Landi; J. Quiroz; J.R. Marques; J.V. Delgado. 2015. Genetic relationships among five zebu breeds naturalized in America accessed with molecular markers. Ital J Anim Sci Vol.14:158-162.

Villalobos, A.; A. Martínez; J.L. Vega-Pla; V. Landi; J. Quiroz; R. Martínez; R. P. Sponenberg; E. Armstrong; D. Zambrano; J. Ribamar y J.V. Delgado. 2012. Relationships between Panamanians and some creole cattle landraces in Latin America. Pesq. Agrop. Bras. 47: 11. 2012

- Villalobos, A.I. 2010. Caracterización genética de las poblaciones bovinas Guaymí y Guabalá y su relación con otras poblaciones bovinas mediante microsatélites. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- Villalobos, A; Martínez, A; Vega-Pla, L y Delgado, J. 2009. Caracterización genética de la población bovina Guabalá mediante microsatélites. Arch. Zootec. 58 (Supl.1):485-488.
- Weir, B.; Cockerham, C. 1984 Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution, vol. 38, no. 6, p. 1358-1370.
- Wilson, G. A. y B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. Genetics 163: 1177-1191.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19: 395-420.
- Wright, S., 1969, The Theory of gene frequencies, In: Evolution and genetics of populations. pp. 291-293.
- Yeh F.C., Boyle T.J.B. 1997. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. Belg J Bot. 29:157.
- Zamorano, M. J., J. Ruiter, A. Rodero y J. L. Vega-Pla. 1998. Análisis genético de marcadores microsatélites en dos poblaciones de la raza bovina Berrenda en Negro. Archivos de Zootecnia 47: 195-200.
- Zayas, A., Núñez, L., Castro, L., Ramírez, L., Duré, R.D., León, D.; Oka Obara, A., Pereira W.E. y Martínez, O.R. 2012. Categorización morfométrica de las orejas de bovinos Pampa chaqueño de Paraguay. AICA. 119-122.

Zeder, M.A.; D. Bradley; Emshwiller, E. Smith, B.D. 2006.
Documenting domestication. New genetic and
archaeological paradigms. University of California
Pres

Descubre tu próxima lectura

Si quieres formar parte de nuestra comunidad,
regístrate en <https://www.grupocompas.org/suscribirse>
y recibirás recomendaciones y capacitación



   @grupocompas.ec
compasacademico@icloud.com

compAs
Grupo de capacitación e investigación pedagógica



@grupocompas.ec
compasacademico@icloud.com

ISBN: 978-9942-33-511-1



@grupocompas.ec
compasacademico@icloud.com

compas
Grupo de capacitación e investigación pedagógica