

109-1-3

*"REAL CÉDULA A LA CIUDAD E PANAMÁ... QUE PARA
REMEDIAN LA ESCASEZ DE BASTIMENTOS SE HA MANDADO
A FRANCISCO DE GARAY; GOBERNADOR DE LA ISLA DE
SANTIAGO QUE PONGA A SU DISPOSICIÓN CINCUENTA
VACAS, CINCUENTA BECERRAS, DOSCIENTAS OVEJAS, MIL
CERDOS Y DOS MIL CARGAS DE CAZABE PARA REPARTIR
ENTRE LOS VECINOS"*

ARCHIVO GENERAL DE INDIAS

Panamá, 233



DEPARTAMENTO DE GENÉTICA
DEPARTAMENTO DE PRODUCCIÓN ANIMAL
UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

PROGRAMA DE DOCTORADO EN ZOOTECNIA Y GESTION
SOSTENIBLE

Conservación y mejora animal para el desarrollo Rural

*CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LAS
POBLACIONES BOVINAS GUAYMÍ Y GUABALÁ
Y SU RELACIÓN CON OTRAS POBLACIONES
BOVINAS MEDIANTE MICROSATÉLITES*

PRESENTADO POR

AXEL IVÁN VILLALOBOS CORTÉS

Para optar al grado de Doctor por la Universidad de Córdoba

Córdoba, 2010

Grupo PAI AGR-218



Dra. Amparo Martínez Martínez, Investigadora del Departamento de Genética de la Universidad de Córdoba

INFORMA

Que la tesis doctoral titulada CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LAS POBLACIONES BOVINAS GUAYMÍ Y GUABALÁ Y SU RELACIÓN CON OTRAS POBLACIONES BOVINAS MEDIANTE MICROSATÉLITES, realizada por D. Axel Iván Villalobos Cortés bajo mi dirección y asesoramiento, reúne las condiciones y calidad científica deseadas para la defensa por parte del doctorando con vistas a optar por el grado de doctor.

Para que conste y a los efectos oportunos firmo el presente en Córdoba (España) a 1 de Julio de 2010.

Amparo Martínez Martínez

Dr. Jose Luis Vega Pla, Director del Laboratorio de Investigación Aplicada
del Organismo Autónomo Cría Caballar de las Fuerzas Armadas del
Ministero de Defensa

INFORMA

Que la tesis doctoral titulada CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LAS
POBLACIONES BOVINAS GUAYMÍ Y GUABALÁ Y SU RELACIÓN CON
OTRAS POBLACIONES BOVINAS MEDIANTE MICROSATÉLITES,
realizada por D. Axel Iván Villalobos Cortés bajo mi dirección y
asesoramiento, reúne las condiciones y calidad científica deseadas para la
defensa por parte del doctorando con vistas a optar por el grado de doctor.

Para que conste y a los efectos oportunos firmo el presente en Córdoba
(España) a 1 de Julio de 2010.

Jose Luis Vega Pla

DEDICATORIA

Este trabajo deseo dedicárselo entero a mi familia... a mi amada esposa Marilín Diaz quien me ha dado más que su apoyo, todo su amor y dedicación. No habría cosa que no haya podido hacer con éxito sin que ella estuviese a mi lado.

A mis queridos hijos Isaac, María Sofía y Astrid Carolina quienes soportaron el sacrificio de la ausencia del padre con la fuerza y amor de su madre. Ellos son el motivo de todas mis complacencias (parafraseando a mi mamá).

A mi madre que siempre ha sido es y será mi heroína por su ejemplo de fortaleza y fe y permitirme la luz de la vida.

A mi tía, Doña Micaela Vda. De Ramos por enseñarme que “La cara del Santo es la que hace el milagro” el consejo me ha servido...

A mi tía, Graciela (Chela) Cortés por creer en que yo sí podía...

A toda esas personas que comparten conmigo el ADN de nuestros ancestros...

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer en primera instancia a Dios todopoderoso por haberme prestado esta vida y permitirme la oportunidad de contribuir con este granito de arena al rescate de las poblaciones criollas de mi país.

“La vida que otros han perdido, nos compromete a merecernos la que hoy tenemos, le debemos más a los que se fueron porque nosotros estamos aquí”

- *Al Instituto de Investigación Agropecuaria de Panama (IDIAP) particularmente al Dr. Reynaldo Pérez Guardia por depositar su confianza en mi persona en este importante compromiso.*
- *Al Instituto Nacional de Tecnología Agraria y Alimentaria de España (INIA) por proveer los fondos para lograr este importante proyecto, al igual que al Centro Internacional de la Papa (CIP) particularmente a Doña Mercedes Suito que con eficiencia nos brindó toda su colaboración en el manejo de los fondos para nuestro estudio.*
- *Al Instituto para la Formación y Aprovechamiento de los Recursos Humanos (IFARHU)s por apoyar a todo panameño que desea ir más allá de sus capacidades.*
- *A la Excelentísima Diputación de Córdoba y todo su personal, en Especial al Dr. Alejandro Cabello al Dr. José Manuel León Jurado y como olvidarme de Joaquín “Quiqui” Doctor por acogerme en este centro en momentos de incertidumbre.*
- *Deseo agradecer al Departamento de Producción Animal de la Universidad de Córdoba, en particular al Dr. Antón García Martínez y Dr. José Perea Muñoz por toda su ayuda, su amistad y buenos consejos durante mis estudios en Córdoba.*
- *Al Departamento de Genética de la Universidad de Córdoba grupo PAI AGR-218 por hacerme sentir parte de un equipo y permitirme superarme por encima de mis propias capacidades.*
- *A todos mis compañeros que juntos compartimos momentos difíciles, tristes, malos, buenos y alegres; de ustedes aprendí a entender, respetar y amar a toda la diversidad cultural, religiosa y no religiosa de esta humanidad, un abrazo a todos ustedes.*

- *Dr. Jose Luis Vega Pla y Dra. María Amparo Martínez, no se pueden mover las alas sin el viento que sopla con fuerza, ustedes son ese viento impulsor, ejemplo de familia y conducta íntegra, yo os saludo y les doy mi eterno agradecimiento, esta obra es de ustedes gracias.*
- *Dr. Juan Vicente Delgado Bermejo (Juanvi) y Dra. María Esperanza Camacho Vallejo ustedes son el vivo ejemplo de la fe en las personas, al aceptarme como uno de ustedes sin conocerme, me ofrecieron su casa y su confianza, no tengo las palabras para agradecerles.*
- *A todos ustedes que fueron mis amigos, primos, hermanos, mi familia, cuando la mía estaba a 10000 km.*

A esa enigmática y cautivante ciudad cordobesa que al final ejerció su atracción a través de un cromó desde aquella distante niñez. Respire tus aires, camine tus calles convivi contigo y toda esa impronta, ahora es parte de mi vida...

RESUMEN

En la república de Panamá, la entrada de bovinos se realizó mediante la solicitud de Pedro Arias de Ávila, ante la escasez de alimentos de la recién creada ciudad de Panamá en 1519. La entrada se realizó a través de Santa María la Antigua del Darién en el Año. A raíz de este hecho y con la rápida proliferación de estos animales dentro del nuevo territorio y con la fundación de nuevas ciudades, se llevaron a cabo migraciones desde Panamá hacia el oeste llegando hasta Chiapas, México y desde Panamá hacia la región de Perú en Suramérica, convirtiendo a Panamá en un punto importante de dispersión de estos animales en gran parte del continente. 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, pruebas de paternidad, consanguinidad, cuellos de botella genéticos y son una herramienta poderosa para determinar la diferenciación genética entre especies domésticas como los bovinos por lo que pueden ser de utilidad para la caracterización de la diversidad genética de las poblaciones panameñas Guaymí y Guabalá y para establecer su relación con otras poblaciones bovinas, latinoamericanas, españolas, exóticas y cebuinas. La justificación de este trabajo se basa en el interés de describir los recursos genéticos que en la actualidad se encuentran en grave peligro de extinción, en concreto los bovinos panameños, con la idea de que las conclusiones sirvan para la toma de decisiones en el ámbito de la conservación y utilización de dichos recursos. Se obtuvieron aleatoriamente, sesenta y una muestras de pelo de dos poblaciones bovinas criollas Guaymí y Guabalá. Se incluyen muestras de diez razas autóctonas españolas, de trece poblaciones criollas de Latinoamérica, de cinco razas cebuinas y de tres razas exóticas. Se confirma de manera objetiva la existencia de las dos poblaciones criollas Guaymí y Guabalá remanentes en la República de Panamá y su diferenciación genética frente a las poblaciones criollas latinoamericanas, cebuinas, exóticas y autóctonas españolas. Se encontró una mayor relación genética entre las poblaciones panameñas y las ibéricas peninsulares seguida de las poblaciones criollas de Suramérica.

ABSTRACT

In the Republic of Panama, the entry of cattle was done by the request of Pedro Arias de Avila, to the food shortages of the newly created city of Panama in 1519. The entry was made through Santa Maria la Antigua del Darién in the year 1521. Following this and with the rapid proliferation of these animals within the new territory and founding new cities, migrations were carried out from Panama to the west coming to Chiapas, Mexico, and from Panama to the region of Peru in South America, making Panama an important point of spread of these animals in much of the continent. Microsatellite markers have been used extensively for studies of characterization and genetic diversity, genetic relationships between populations, the influence of one or more breeds, paternity tests, inbreeding, genetic bottlenecks. The microsatellites are a powerful tool for determining genetic differentiation among domestic species like cattle so they can be useful for the characterization of the genetic diversity of populations and Guabala and Guaymí and establish its relationship to other cattle populations, Latin American, Spanish, exotic and zebu. The justification for this work is based on the interest of describing the genetic resources that are now in serious danger of extinction, in particular Panamanian cattle, with the idea that the findings, serve to decision making in the field of conservation and use of these resources. There were randomly obtained, sixty-one samples of hair from two native cattle populations Guabala and Guaymí. Samples of ten Spanish breeds, of thirteen Latin American creole cattle populations, of five zebu breeds and three transboundary breeds are included. This work confirms objectively the existence of two native Guabala and Guaymí cattle populations remaining in the Republic of Panama and its genetic differentiation compared to native populations in Latin America, zebu, exotic and native Spanish. There was higher genetic relationship between the Panamanian people and the Iberian Peninsula, followed by South American native populations.

ÍNDICE GENERAL

Nº	Descripción	Página
1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	OBJETIVOS	3
2	REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA	5
2.1	BOVINOS CRIOLLOS	5
2.1.1	Llegada De Bovinos A <i>La Española</i>	5
2.1.2	La Gomera, Punto Clave De Adaptación	6
2.1.3	Traslado A Tierras Continentales	7
2.1.4	Distribución De Bovinos En El Territorio Panameño	10
2.1.5	La Crisis Ganadera Y Su Efecto Sobre La Población De Bovinos En Panamá	10
2.1.6	Migraciones Hacia El Perú	13
2.2	RAZAS BOVINAS AUTÓCTONAS Y CRIOLLAS	15
2.2.1	Razas Españolas	16
2.2.1.1	Berrenda en Negro	16
2.2.1.2	Berrenda en Colorado	16
2.2.1.3	Marismeña o Mostrenca	17
2.2.1.4	Pajuna o Serrana	17
2.2.1.5	Vaca Canaria	17
2.2.1.6	Palmera	18
2.2.1.7	Retinta	18
2.2.1.8	Rubia Gallega	19
2.2.1.9	Toro de Lidia	20
2.2.1.10	Negra Andaluza	20
2.2.2	Razas Mexicanas	21
2.2.2.1	Criollo de Baja California	21
2.2.2.2	Criollo de Chihuahua	21
2.2.2.3	Criollo de Nayarit	21
2.2.2.4	Criollo Poblano	22

2.2.3	Razas Argentinas	22
2.2.3.1	Bovino Criollo Patagónico	22
2.2.3.2	Criollo Argentino	23
2.2.4	Criollos de Paraguay	23
2.2.4.1	Pampa chaqueño	23
2.2.4.2	Criollo Pilcomayo	23
2.2.5	Otras razas Criollas de America del Sur	24
2.2.5.1	Criollo de Uruguay	24
2.2.5.2	Criollo Ecuatoriano	24
2.2.6	Bovinos Criollos Panameños	24
2.2.6.1	Criollo Guaymí	24
2.2.6.2	Criollo Guabalá	25
2.3	MICROSATÉLITES	25
2.3.1	CLASIFICACIÓN Y ORIGEN	26
2.3.2	APLICACIONES DE LOS MICROSATÉLITES EN GENÉTICA ANIMAL	27
2.3.2.1	Caracterización Genética	27
2.3.2.1.1	Heterocigosis	27
2.3.2.1.2	Número medio de alelos por <i>locus</i> (N_a)	29
2.3.2.1.3	Número efectivo de alelos (N_e)	29
2.3.2.1.4	Frecuencias Alélicas	29
2.3.2.1.5	Contenido de Información Polimórfica (PIC)	30
2.3.2.1.6	Equilibrio Hardy-Weinberg	30
2.3.2.1.7	Probabilidad de Fisher	32
2.3.2.1.8	Probabilidad de verosimilitud	32
2.3.2.2	Estructura y distancias entre poblaciones	32
2.3.2.2.1	Estadísticos F	32
2.3.2.2.2	Cuello de Botella	35
2.3.2.2.3	Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	37
2.3.2.2.4	Distancias Genéticas	39
2.3.2.2.5	Árboles Filogenéticos	41

2.3.2.2.6	Red filogenética (“Phylogenetic network”)	42
2.3.2.2.7	Análisis Factorial de Correspondencias (AFC)	45
2.3.2.2.8	Asignación de Individuos a una Población	46
2.3.2.2.8.1	Modelos Basados en Distancias	46
2.3.2.2.8.2	Métodos Probabilísticos	47
3	MATERIALES Y MÉTODOS	54
3.1	Localización de las poblaciones Guaymí y Guabalá y Poblaciones en Estudio	54
3.2	Procesamiento y Análisis de Las Muestras	56
3.3	Análisis Estadístico	61
3.3.1	Variabilidad intrapoblacional	61
3.3.2	Estructura y distancia entre poblaciones	62
3.3.3	Análisis de cuello de botella	64
4	RESULTADOS	68
4.1	Variabilidad genética y cuello de botella de las Poblaciones Panameñas Guabalá y Guaymí	68
4.1.1	Variabilidad intrarracial de poblaciones Guaymí y Guabalá	68
4.1.2	Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guabalá (GUA)	71
4.1.3	Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guaymí (GY)	73
4.2	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y algunas razas Autóctonas Españolas	76
4.2.1	Diversidad Genética	76
4.3	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas algunas de Latinoamérica	86
4.3.1	Diversidad Genética	86
4.4	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y razas cebuínas y exóticas	96
4.5	Análisis General de las Poblaciones	102
4.6	Estructura Genética de las poblaciones	104

4.7	Modelo espacial de datos de población	115
5	DISCUSION	119
5.1	Variabilidad genética	119
5.2	Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guabalá (GUA)	120
5.3	Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guaymí (GY)	122
5.4	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas algunas de Latinoamérica	123
5.5	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y algunas razas Autóctonas Españolas	124
5.6	Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y razas cebuína y exóticas	125
5.7	Estructura Genética de las poblaciones	126
5.8	Modelo espacial de datos de población	129
6	CONCLUSIONES	132
7	BIBLIOGRAFIA	135
8	ANEXOS	153

Índice de Tablas

Nº	Descripción	Página
1	AMOVA para análisis de grupos de poblaciones	38
2	Nombre del microsatélite, número cromosoma, rango, secuencia de cebador y referencia bibliográfica	56
3	Condiciones de amplificación de los microsatélites	58
4	Valores de N_a , N_e , H_o , H_e y PIC por <i>locus</i> y por población	68
5	Valores medios y desviaciones estándar (entre paréntesis) de Heterocigosis, PIC, N_e , N_a , F_{IS} y Total de alelos de poblaciones Guabalá y Guaymí	69
6	Media de valores de variabilidad genética de bovino criollo Guabalá (GUA)	71
7	Pruebas de hipótesis nula con tres modelos de evolución de microsatélites de criollo Guabalá	72
8	Media de valores de variabilidad genética de bovino criollo Guaymí y otras poblaciones autóctonas criollas y exóticas	73
9	Pruebas de hipótesis nula con tres modelos de evolución de microsatélites de criollo Guaymí	74
10	Valores de Heterocigosis esperada y observada (H_e y H_o), número medio y efectivo de alelos (N_a , N_e), alelos únicos (A_u), total de alelos (A_p) y F_{IS} de poblaciones criollas panameñas y autóctonas españolas	77
11	Equilibrio Hardy-Weinberg por <i>loci</i> y población	78
12	Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, españolas insulares y españolas ibéricas, F_{ST} y N_m (Barton and Slatkin, 1986)	80
13	Valor de N_m de diferentes poblaciones panameñas y españolas (Wright, 1969)	81
14	Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones apareadas (debajo de la diagonal)	82

15	Valores de Heterocigosis, N_a , N_e , A_u , A_p , y F_{IS} de poblaciones criollas panameñas y latinoamericanas (en negrita, valores mínimos y máximos dentro de cada columna)	87
16	Rango del microsatélite y equilibrio Hardy-Weinberg por <i>loci</i> y población	88
17	Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, del norte y sur e índices de fijación	90
18	Valor de N_m (Wright, 1969) de diferentes poblaciones panameñas y latinoamericanas	91
19	Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones apareadas (debajo de la diagonal)	92
20	Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, exóticas y cebuínas e índices de fijación	97
21	Valor de N_m (Wright, 1969) de diferentes poblaciones panameñas y latinoamericanas	98
22	Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones apareadas (debajo de la diagonal) en poblaciones panameñas, exóticas y cebuínas	99
23	Porcentaje de variación e índice de fijación F_{ST} de poblaciones cebuínas, canarias, exóticas, criollas del norte, del sur y españolas peninsulares respecto a las panameñas	102
24	Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=2$ y $K=6$	105
25	Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=8$	108
26	Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=28$	112

Índice de Figuras

Nº	Descripción	Página
1	Mapa de la República de Panamá	55
2	Mapa de la Provincia de Chiriquí	55
3	Distribución de los microsatélites en los geles utilizados en el secuenciador	60
4	Análisis factorial de correspondencias de poblaciones Guabalá y Guaymí	70
5	Análisis de cambio de moda para prueba de cuello de botella en bovino criollo Guabalá	72
6	Análisis de cambio de moda para prueba de cuello de botella en bovino criollo Guaymí	75
7	Análisis Factorial de correspondencias de poblaciones Españolas Canarias, españolas peninsulares y panameñas	79
8	Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining	83
9	Split graph con el método de NeighborNet de poblaciones panameñas y españolas	84
10	Análisis Factorial de correspondencias de poblaciones panameñas y algunas de Latinoamérica	89
11	Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining	93
12	<i>Split graph</i> con el método de NeighborNet poblaciones panameñas y latinoamericanas	94
13	Análisis Factorial de correspondencias de razas exóticas, Cebuínas, y panameñas	96
14	Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining	100
15	<i>Split graph</i> con el método de NeighborNet poblaciones panameñas, cebuínas y exóticas	101
16	<i>Split graph</i> de poblaciones Europeas, Americanas y Cebuinas	103

17	Proporción de mezcla cebú sobre poblaciones criollas cuando K=2 mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004)	106
18	Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando K=6 mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004)	107
19	Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando K=10 mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004).	109
20	Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando K=2, 6, 8, 11 y 17 mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004).	110
21	Gráfico de verosimilitud de varios valores de K: $\ln \Pr(X/K)$ vs K de 33 poblaciones para K=2-33	111
22	Ampliación de gráfico de verosimilitud de varios valores de K: $\ln \Pr(X/K)$ vs K de 33 poblaciones para K=2-33	112
23	Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando K=28 mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004)	114
24	Composición genética de los miembros de la población Guabalá y Guaymí cuando K=28, mediante programa Structure, Pritchard <i>et al.</i> (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004).	115
25	DIC de varios valores de K mediante asignación espacial de individuos utilizando TESS (Durand <i>et al.</i> , 2009a)	116
26	Comparación genética de los miembros de la población total cuando K=28, mediante programa STRUCTURE (STR) y	117

TESS, Pritchard *et al.* (2000) y Francois *et al.*, 2009, graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004).

1. INTRODUCCIÓN

En años recientes las poblaciones autóctonas y criollas han ganado relevancia debido a su capacidad de adaptación, fertilidad y aprovechamiento de forraje de baja calidad, frente a razas especializadas que requieren una mayor inversión en sanidad, alimentación y manejo reproductivo (Tewolde, 1997). Estas poblaciones criollas fueron traídas por los conquistadores españoles hacia finales del Siglo XV y proliferaron de tal manera que para el año 1524 había bovinos distribuidos por todo el sur de América (Primo, 1992; Beteta, 1997). En la república de Panamá, la entrada de bovinos se realizó mediante la solicitud de Pedro Arias de Ávila, ante la escasez de alimentos de la recién creada ciudad de Panamá en 1519. La entrada se realizó a través de Santa María la Antigua del Darién en el Año 1521 (Archivo General de Indias, 1521; Rodero *et al.*, 1992). A raíz de este hecho y con la rápida proliferación de estos animales dentro del nuevo territorio y con la fundación de nuevas ciudades, se llevaron a cabo migraciones desde Panamá hacia el oeste llegando hasta Chiapas, México y desde Panamá hacia la región de Perú en Suramérica (Archivo General de Indias, 1532; Cortés, 2002) convirtiendo a Panamá en un punto importante de dispersión de estos animales en gran parte del continente. Aunque Panamá fue sitio estratégico de los eventos antes mencionados, estas poblaciones criollas fueron poco a poco desplazadas ante la llegada de las razas cebuínas y las europeas especializadas durante su ingreso en el año 1914 (Jaén, 1998) al confundir que, el vigor híbrido producto de los cruzamientos, era debido a las razas introducidas (Mujica and Tewolde, 1990). Esta práctica trajo como consecuencia la reducción progresiva de estas poblaciones hasta quedar unas pocas localizadas en la región occidental de la república, particularmente en la Comarca Gnöbe-Bugle (poblaciones Guaymí) y la zona de Remedios (poblaciones Guabalá). La población bovina Guabalá fue por mucho tiempo confundida con la población criolla Guaymí, dada la relativa cercanía entre ambas, pero esta última se encuentra más relacionada a la etnia Gnöbe-Bugle, ubicada en regiones por encima de 1000 mts. sobre el nivel del mar (m.s.n.m.). La población Guabalá fue identificada en el año 2006, gracias a la colaboración de Jorge De Alba (q.e.p.d.) en la región de Remedios, Tolé y el Valle de Antón. Esta población, se ha mantenido por muchos años en estas regiones,

1. INTRODUCCIÓN

sin ser identificada ni estudiada, bajo un manejo de producción extensivo y recibiendo a través del tiempo, propiedades de adaptación que podrían ser de utilidad ante la erosión constante de los recursos zoogenéticos a nivel mundial (FAO, 2004). Estas poblaciones se han mantenido marginadas, probablemente por la creencia de que las razas exóticas son mejores alternativas en la producción de leche y carne, ignorando que estas poblaciones se han introducido desde principios de la conquista de América y que han logrado adaptarse y reproducirse con gran eficiencia por todo el continente americano. Con frecuencia se les atribuye una baja productividad y que carecen de una estructura genética definida sin opción a ser aprovechadas en programas de mejora genética y aún no han sido apropiadamente identificadas dentro de la República de Panamá

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, pruebas de paternidad, consanguinidad, cuellos de botella genéticos y son una herramienta poderosa para determinar la diferenciación genética entre especies domésticas como los bovinos (Cañón *et al.*, 2001; Toro *et al.*, 2003; Quiroz *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2005; Cañón, 2007) por lo que pueden ser de utilidad para la caracterización de la diversidad genética de las poblaciones panameñas Guaymí y Guabalá y para establecer su relación con otras poblaciones bovinas, latinoamericanas, españolas, exóticas y cebuinas.

La justificación de este trabajo se basa en el interés de describir los recursos genéticos que en la actualidad se encuentran en grave peligro de extinción, en concreto los bovinos panameños, con la idea de que las conclusiones sirvan para la toma de decisiones en el ámbito de la conservación y utilización de dichos recursos.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 OBJETIVOS

1. Caracterizar genéticamente las poblaciones bovinas criollas Guaymí y Guabalá, utilizando microsatélites.
2. Determinar si existe relación genética entre las poblaciones criollas Guaymí y Guabalá.
3. Determinar la posible singularidad genética de las poblaciones Guaymí y Guabalá comparándolas con algunas razas autóctonas españolas, criollas latinoamericanas, europeas y cebuínas.

HISTORIA
DE
LAS INDIAS

ESCRITA POR

FRAY BARTOLOMÉ DE LAS CASAS

OBISPO DE CHIAPA

AHORA POR PRIMERA VEZ DADA Á LUZ

POR

EL MARQUÉS DE LA FUENSANTA DEL VALLE

Y D. JOSÉ SANCHO RAYON.

TOMO II.

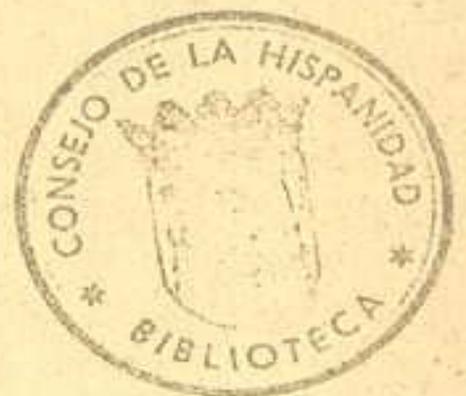
MADRID

IMPRENTA DE MIGUEL GINESTA

calle de San

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

1875



2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.1 BOVINOS CRIOLLOS

Los bovinos criollos americanos (*Bos taurus*) procedentes de España, descendían directamente del Aurochs salvaje (*Bos primigenius*), domesticado durante la revolución agrícola en el periodo neolítico (Rouse, 1977; Beja-Pereira *et al.*, 2006). Datos arqueológicos recientes sugieren que este proceso de domesticación fue muy complejo y de origen múltiple con introgresión de genes (por lo menos en algunas regiones) de razas locales y africanas, introducidas por vía marítima, por lo que les ha dado una importante variabilidad genética, particularmente a las razas del sur de Europa (Beja-Pereira *et al.*, 2006).

Se le adjudicaba a la ciudad de Sevilla la exclusividad para organizar los embarques oficiales a América, aunque también hay autores que afirman que salieron barcos desde Galicia en el norte de España (Primo, 1992; Postiglioni *et al.*, 2002). Sin embargo no se conoce con certeza si todo el ganado provenía de las regiones cercanas a Sevilla o si se hicieron en las Islas Canarias, ruta y escala habitual en los viajes a América.

Algunos trabajos realizados indican que las razas españolas actuales que podrían ser descendientes de los mismos planteles de los cuales provienen los criollos, son: Retinta, Berrenda, Cacereña y Andaluza negra. (Rouse, 1977; Bedoya, 2001).

2.1.1 Llegada De Bovinos A La Española

Cuando Cristóbal Colón llegó a América en el año de 1492, no existían en el nuevo continente, animales domésticos tales como: bovinos, ovejas, cerdos, gallinas, a excepción del perro. (R. D. Martínez *et al.*, 2000).

El primer embarque de un vacuno (*Bos taurus*) hacia el nuevo mundo se remontan al segundo viaje de Colón en 1493 desde la isla de La Gomera en las Islas Canarias. (Primo, 1992; Beteta Ortiz, 1997; R. D. Martínez *et al.*, 2000; Tejera and Capote, 2005). Estos embarques se hicieron desde el principio por Sevilla, también desde las islas Canarias y tenían como destino la Isla de Santo Domingo llamada por Colón, La Española. En el tercer viaje vino un mayor número de

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

animales vacunos, los cuales llegaron a la Isla de Santo Domingo que llegó a ser el punto de partida para distribución de ganado hacia las Antillas y al nuevo continente (Pinzón, 1991). Sin embargo, y de manera oficial, es en el tercer viaje del almirante, en el año de 1497, mediante la Real Cédula de los Reyes católicos, que extienden en Medina del Campo, cuando se establece el envío de animales vacunos hacia el nuevo mundo. En este documento, Beteta (1997) hace referencia a la forma detallada en que se describen las 40 yeguas que son enviadas en la expedición y por el contrario a los vacunos no se hace referencia sino de manera escueta. *“yunta de vacas coloradas e yeguas e asnos con que labrar”*.

La expansión ganadera al continente fue bastante lenta pues los religiosos como Diego Colón, Gobernador de la nueva España, habían prohibido la salida de bovinos para evitar la disminución del número de animales en la Isla por el traslado excesivo de ejemplares a otras islas y a tierra firme. Ante tal medida, la importación oficial de ganado a otros lugares del nuevo continente se da treinta años después del segundo viaje de Colón. En general existen diversos autores en diferentes países que reportan la llegada de los bovinos por diversas rutas y fechas desde España (Beteta, 1997; Guevara and Lira-Noriega, 2004).

2.1.2 La Gomera, Punto Clave De Adaptación

Es importante destacar que al inicio de la época de la colonización de América, la participación de las islas Canarias, fue fundamental, particularmente la isla de la Gomera (Fray Bartolomé de las Casas, 1875; Don Fernando Colón, 1892; Tejera and Capote, 2005).

Si consideramos las condiciones de humedad, temperatura, alimentación y las cuatro estaciones del clima europeo y las comparamos con las condiciones de la región caribeña y mesoamericana, que es netamente tropical, donde se desplazó en un principio al ganado, cabe la pregunta, ¿cómo lograron una adaptación tan rápida?

Está claro que los españoles, al tener que reabastecerse en las islas Canarias, influenciadas éstas por el clima tropical africano, sirvió como un punto de

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

adaptación y abastecimiento intermedio de animales y plantas entre la Europa de cuatro estaciones y la América tropical. Los diversos animales que se llevaron a las Antillas y demás sitios fueron: cabras antiguas de Canarias, ovejas de pelo y carneros sin cuernos, cerdos negros de grandes colmillos, vacas de pequeño tamaño y gallinas que habían sido introducidas en Canarias por los europeos a mediados del siglo XIV (Tejera and Capote, 2005). En los escritos de Fray Bartolomé de las Casas de la Historia de Indias, se afirma la importancia de la Gomera en los primeros viajes de Colón ya que, según cuenta el historiador, de ahí se obtuvo la fuente de alimento para emprender el viaje hacia América. Como homenaje a este trascendental momento de la historia, incluimos el fragmento donde Fray Bartolomé describe la llegada de Colón a la Gomera el 5 de Octubre de 1493: *“á 5 de Octubre, tomó la isla de la Gomera, donde estuvo 2 días, en los cuales se proveyó á mucha priesa de algunos ganados, que él, y los que venian, compraban, como becerras, y cabras, y ovejas; y entre otros, ciertos de los que venian allí compraron ocho puercas á 70 maravedís la piezas. Destas ocho puercas se han multiplicado todos los puercos que, hasta hoy, ha habido y hay en todas estas Indias que han sido y son infinitos; metieron gallinas también, y esta fué la simiente de donde, todo lo que hoy hay acá de las cosas de Castilla, ha salido lo mismo de las pepitas y simientes de naranjas, limones y cidras, melones y de toda hortaliza; proveyeronse de agua, y leña, y refrescos para toda el armada”*.

2.1.3 Traslado A Tierras Continentales

Algunos autores como Bedoya (2001), haciendo referencia a un trabajo de Pinzón en 1984, sostienen que el primer traslado de animales a tierra firme fue en Santa Marta, Colombia en Julio de 1525 por Rodrigo de Bastidas. Posteriormente Quiroz (2007) reporta que la introducción de bovinos a tierra firme la inició el mismo Bastidas, por medio de una Cédula Real concedida el 16 de mayo de 1524 autorizándolo a llevar 200 vacas y otros animales domésticos a Santa Marta en Castilla de Oro (Colombia) desembarcando su carga el 29 de julio de 1524. Beteta

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

(1999) y Romero (2006) hacen la misma afirmación sobre los bovinos en América, pero la fecha de desembarco la sitúa el 29 de Julio de 1525. En una revisión realizada en el Archivo General de Indias (1525), la fecha que se observa es el 19 de Mayo 1525 (Toledo), *“Real Cédula al presidente y oidores de la Audiencia de la Española para que permitan sacar de la isla, ganados, vacas, cabras, ovejas y puercos para llevarlos a tierra firme”*. Por lo que consideramos que la fecha de Salida para Santa Marta, de Rodrigo de Bastidas no debe ser anterior al 19 de Mayo de 1525 y su desembarco en Santa Marta sería efectivamente el 29 de Julio de 1525.

Por otro lado otros historiadores hacen mención de una fecha anterior de llegada de bovinos. En el año 1521, se observan dos referencias de desembarcos de bovinos en dos sitios diferentes: uno hace alusión a Gregorio de Villalobos quien fue colaborador de Hernán Cortés durante la conquista de México; Villalobos desembarca 50 cabezas de ganado en el río Panuco, en un valle cercano a lo que en la actualidad es Tampico, Estado de Tamaulipas (Dary, 1989; Ulloa-Arvizú, 2007). La otra referencia es la que reportan Castro (2006) y Cortés (2006) de una solicitud de Pedrarias Dávila, fundador de la ciudad de Panamá y conquistador del istmo, de importar cincuenta reses desde las haciendas que poseía este en la isla de Santiago (Jamaica). Esta segunda referencia pudo ser corroborada a través del Archivo General de Indias, donde aparecen, cédulas reales que en primera instancia, ordenaban a que se enviara a Panamá, ganado y otros artículos para los pobladores de la Ciudad de Panamá en Castilla del Oro.

La primera Cédula que se observa sobre el tema de envíos de animales a Panamá es la de Burgos el 6 de Septiembre de 1521 *“Real Cédula a la ciudad e Panamá, comunicándole la victoria sobre el movimiento comunero de Castilla y sobre los franceses de Navarra. Que se han visto los memoriales que enviaron con sus procuradores Francisco de Lizaur y Benito Hurtado y sobre ellos se ha mandado dar las mercedes y libertades que verán por las provisiones que remite. Que aun en sus esfuerzos con el Gobernador de Castilla del Oro para descubrir por la Mar del Sur; que den sus a procuradores los maravedíes que tenían asignados a Pedrarias Dávila para venir a la corte; que para remediar la escasez de*

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

bastimentos se ha mandado a Francisco de Garay; gobernador de la isla de Santiago que ponga a su disposición cincuenta vacas, cincuenta becerras, doscientas ovejas, mil cerdos y dos mil cargas de cazabe para repartir entre los vecinos” (Archivo General de Indias, 1521). La segunda referencia sobre envíos de animales a Panamá es la de Vitoria el 18 de Enero de 1522; *“Real Cédula a los oficiales de la Isla de Santiago para que guarden y cumplan como si a ellos fuese dirigida, la cédula que se envió a Francisco de Garay, poblador de dicha isla, referente a que diese de las granjerías y haciendas reales ciertos ganados y pan cazabi y los vecinos y pobladores de la ciudad de Panamá en Castilla del Oro”* (Archivo General de Indias, 1522). La tercera referencia de envíos de ganado aparece en el Archivo General de Indias en Medina del Campo el 4 de noviembre de 1531; *“Real Cédula a los oficiales reales de Jamaica, a petición de la ciudad de Panamá, para que entreguen a dicha ciudad ganado y pan cazabe en cumplimiento de la Real Cédula de 6 de Septiembre de 1521 -que se inserta- por la que se mandó a Francisco de Garay, capitán de dicha isla, que de las granjerías y ganados que S.M. tenía en ella entregase a la nueva ciudad de Panamá cincuenta becerras y vacas, mil cabezas de puercos, doscientas ovejas y dos mil cargas de pan cazabe, para repartir entre los vecinos y favorecer el poblamiento de la ciudad”* (Archivo General de Indias, 1531). La introducción en Panamá de poblaciones de animales totalmente nuevas por parte de España, significó evidentemente un nuevo efecto sobre el ambiente; Los conquistadores se dieron la tarea de ejercer la influencia de sus costumbres traídas de su vida cotidiana sobre el nuevo ecosistema, pero el comportamiento de las nuevas especies no fue problema debido a que como habíamos comentado anteriormente el papel de la Gomera en el proceso de adaptación de los animales fue fundamental dado que el clima de nuestras regiones comparado a las cuatro estaciones de Europa, no guardaban ninguna relación. El germoplasma importado de Europa tales como el trigo, la vid y la oliva no se adaptaron al trópico hostil, pero si lograron una buena adaptación, el arroz, el café, la caña de azúcar, el limón y la naranja. Además, cabe destacar la sorprendente adaptación de las especies de bovinos, caprinos, ovinos, suinos, y gallinas al nuevo mundo (Cortés, 2002).

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.1.4 Distribución De Bovinos En El Territorio Panameño

La referencia histórica anterior concluye que la ganadería en el istmo se remonta al menos al año de 1521, cuando la corona española accedió a la solicitud de Pedrarias Dávila, fundador de la Ciudad de Panamá y Gobernador de Castilla del Oro, de importar cincuenta reses y otros bastimentos desde la isla de Santiago (Archivo General de Indias, 1521). Estos animales ingresaron vía Darién, donde no lograron una real adaptación pero se reprodujeron muy bien en las ciudades de Panamá, Natá y en Remedios y llegando a tener una importante presencia desde lo que es hoy la provincia costarricense de Guanacaste hasta Chiapas y hacia el sur en Perú (Cortés, 2002; Castro, 2006). Es posible que la influencia de Pedrarias Dávila haya sido determinante en el movimiento de estos animales en la región centroamericana, pues fue él mismo quien trajo éstos a Panamá y al ser nombrado gobernador de Nicaragua a su paso por todo el territorio centroamericano, haya traído consigo y promovido la cría de ganado.

No se tiene información tan detallada sobre la ganadería en la Audiencia de Guatemala pero sí hay alguna mención de este ganado en muchas de las relaciones de la época colonial. Tal es el caso de Fray Alonso Ponce de su viaje en el año 1586, donde menciona la existencia de ganado mayor en Guatemala, San Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Heckadon-Moreno, 1997; Cortés, 2002).

2.1.5 La Crisis Ganadera Y Su Efecto Sobre La Población De Bovinos En Panamá

La ganadería en Panamá logra gran prosperidad al punto de que para fines del siglo XVI la población de bovinos alcanzan unos 150000 animales entre las ciudades de Natá y Panamá (Cortés, 2002); este valor va descendiendo debido a la crisis minera que ocurre en *Veragua* en el año 1589, cuando colapsa el Real de minas de Concepción, que era un centro de desarrollo de gran importancia para la

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

región central y que se mantenía independiente económicamente de la región de tránsito en Panamá. Esta región se abastecía de la carne proveniente de Natá y Los Santos y al desaparecer este asiento minero, la población se desplaza a otras regiones como la de Santa Fé y otras ciudades pequeñas como Remedios, Montijo y Alanje, provocando tensiones entre la ciudad y el campo (Torres, 1981). Este choque se lleva a efecto por la presión de los productores de Natá y Los Santos de colocar su carne en el mercado de la ciudad de Panamá y Nombre de Dios con el agravante de que ya existía autoabastecimiento de carne en estas ciudades, que poseían unas 80.000 cabezas de ganado, por lo que la oposición de los aristócratas ganaderos no se hizo esperar, ya que poseían el monopolio del abastecimiento de carne de la gente que utilizaba al istmo como tránsito a Perú y de las exportaciones de ganado hacia esta región.

A pesar de los esfuerzos de los ganaderos de Nata y Los Santos de colocar su carne en el mercado ciudadano, posterior al colapso de la economía minera de Concepción, no lo lograron y paradójicamente la sobrepoblación ganadera y la posición de los productores de la ciudad Panamá precipitó el sistema productivo hacia una grave crisis acompañada del incremento en el precio de la carne: de real y medio la arroba de carne de vaca paso a costar dos reales y medio en las carnicerías de la ciudad; y de tres reales la arroba de ternera pasó a cinco reales. Andrés Pérez de Salinas presenta en un documento memorial en 1591 que en ese momento era Procurador General de Panamá, los detalles del problema. El documento hace referencia a que los ganaderos de la capital se ponen de acuerdo para monopolizar la producción y distribución de la carne bovina, comprando todos los hatos bovinos del distrito y parte del de Natá, de manera que un solo miembro poseía la compra de 14 hatos él solo. La estrategia era sacrificar una gran cantidad de reses de la ciudad de Panamá y nombre de Dios para disminuir la población y disparar los precios.

Por otro lado fue dictada una ordenanza que obstruía la venta de animales en la capital por parte de los vecinos de Natá y Los Santos lo que los llevó a vender sus animales a precios demasiado bajos. El documento también hace referencia a la llegada de barcos a Portobelo y según las órdenes recibidas de la corona, debían

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

pasar el invierno en Tierra Firme, provocando un incremento de la demanda de carne. Es probable que este haya sido el factor desencadenante del proceso iniciado deliberadamente por los ganaderos más ricos de la ciudad. El acaparamiento de los hatos supuso también la apropiación indebida de tierras comunales y el perjuicio de los pequeños ganaderos. Toda esta situación fue causa de que se produjese en Natá y Los Santos un notable empobrecimiento de la ganadería y que en Panamá, donde había hasta hacía poco, no menos de 80.000 reses, en 1592 no quedasen más que 24.000 (Torres, 1981; Jaén, 1981).

La crisis ganadera duró cerca de 17 años ya que Panamá, Natá y Los Santos no llegaban a reunir en conjunto más de 88.000 cabezas de ganado en 1602. Todavía en el año de 1650 Natá no había logrado recuperar la población bovina que tenía entre los años de 1575 a 1592. El Obispo Hernando Ramírez, menciona que el número de cabezas era en ese entonces de 50.000, lo que representan 20.000 animales menos, antes de la crisis minera (Torres, 1981).

Arturo Guzmán Navarro hace una referencia de la ganadería y plantea lo siguiente: *“Mientras que en las márgenes del Caimito y más allá hacia Occidente, hasta Chame, se van desarrollando progresivamente haciendas ganaderas que son atendidas por negros esclavos, mientras sus propietarios residen en la ciudad de Panamá. Esto explica, por qué en los inicios de siglo XVII (1609) existían seis hatos con una totalidad de 4.000 reses en la región caimiteña; en Perequeté, dos hatos con 3.000 reses en Capira, dos hatos con 3.000 reses y en Chame, de cuatro a seis hatos con 9500 reses”*. (Guzmán, 2006). En ese mismo orden de ideas, Castellero, (1967) menciona que ese año (1609), en Alanje había 8 hatos que en conjunto, sumaban 9.400 reses; Remedios contaba con 6 hatos y 7.800 cabezas; en Montijo y Santa Fé había 9 hatos y 5900 cabezas. En toda la provincia de *Veragua* se contaban, con 23.000 cabezas de ganado, cifra muy alta observando que la mayoría de esos hatos se formaron a partir de 1589. El desarrollo de la ganadería fue impresionante, en lo subsiguiente; sin embargo, ese progreso no se presentó en todas las regiones con la misma eficacia. Al final de siglo, la población ganadera de Remedios había decrecido, siendo entonces de sólo 4.400 cabezas, esto es, poco más de la mitad de la existente en 1609. En

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

cambio en Alanje, no demoró en señalarse zona ganadera por excelencia de la provincia; en el año de 1650 la población bovina había ascendido a 20.000 animales (Castillero, 1967)

Entre los años de 1690 y 1700 se efectúan las primeras adjudicaciones de títulos, más allá de de la región de Campana, al Oeste de la capital. Tres hatos ganaderos tendrán, así, tierras legalmente constituidas, como el caso de Rodrigo de Betancourt, comisario real y gran personaje de la sociedad del Istmo que era propietario en Los Llanos Del Chirú De 30.000 hectáreas. En el territorio de Antón, el Corozo de 15.000 has., y cerca de Natá, cifra no conocida (Jaén, 1981) Por ese tiempo, Antonio de Echevers y Subiza era considerado el más conspicuo de los terratenientes del Istmo, y era probablemente el hombre más rico e influyente en el Panamá colonial (Castro, 2003; Castro, 2006). La población de bovinos logra una remontada cerca del año 1790 con una población vacuna de 83.000 cabezas. En el Año 1970 alcanza 1.403.440 y en la actualidad con 1.5 millones se ha mantenido sin variaciones importantes (Jaén, 1981).

2.1.6 Migraciones Hacia El Perú

La ganadería en el Perú fue desarrollada con base en los animales llevados de Santo Domingo por los primeros colonizadores. Estos animales hacían su primera escala en Panamá para luego continuar hacía el Perú y el Ecuador. De esta forma Panamá, también se convirtió en el centro de acopio y distribución de bovinos para las colonias Suramericanas. Documentos extraídos del Archivo general de Indias muestran algunas Cédulas Reales donde se autoriza a diversos viajeros para el envío de animales hacia el Perú. Hay referencias donde a los embarques se les hacia exención del almojarifazgo¹ a los propietarios de Panamá mas no para los intermediarios cuyo propósito era para la venta, como se aprecia en el siguiente texto : *“Real Cédula a los oficiales reales de la provincia del Perú, a petición de Toribio Montañés de Lara, en nombre de la ciudad de Panamá, para que de todas*

¹ Derecho que se pagaba por los géneros o mercaderías que salían del reino, por los que se introducían en él, o por aquellos con que se comerciaba de un puerto a otro dentro de España

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

las crías de ganados que cada uno de los vecinos de la provincia de Tierra Firme lleve a la dicha provincia del Perú, siendo suyas propias, no le lleven derechos de almojarifazgo, pero si las llevare otra persona para venderlas o para otra cosa, no siendo suyas propias, ha de pagar los tales derechos” (Archivo General de Indias, 1536). El 19 de diciembre de 1550 se expide otra cédula real para el traslado de animales hacia el Perú, bajo ciertas restricciones: *“Real Cédula a Sancho Clavijo, a petición de Sebastián Rodríguez, en nombre de Gómez de Tapia, vecino de Panamá, quien ha solicitado que se le permita enviar a Perú tres hombres que conduzcan y vendan sus ganados en dicha provincia. Que permita que vayan los que crea necesarios para la conducción de dicho ganado, siempre que no sean casados ni de los prohibidos*” (Archivo General de Indias, 1550). En el año de 1551 se encuentran dos cédulas reales, concedidas para el traslado de animales hacia el Perú: *“Real Cédula por la que se concede licencia a Juan Fernández de Rebolledo, vecino y regidor de Panamá, para pasar doscientas becerras al Perú”* (Archivo General de Indias, 1551a) y *“Real Cédula por la que se concede a Luis Suárez, vecino de Panamá, licencia para enviar doscientas terneras al Perú, sin que se le ponga impedimento alguno, siempre que no quede aquella tierra desabastecida”* (Archivo General de Indias, 1551b). De acuerdo a García (1984), la vocación ganadera de Panamá data de fechas muy tempranas. Aunque se desconoce el momento exacto en que se produjo el despegue de esta actividad, se supone que es a partir de 1530, una vez superados los críticos momentos de la conquista del Perú. Los datos recabados sobre la vida de Pedrarias Dávila, nos hace pensar que la influencia más grande y el gestor de esta actividad se deben al mismo Pedrarias, aprovechando éste el cargo de Gobernador de Castilla del Oro y posteriormente como Gobernador de Nicaragua, a lo largo del territorio Panameño y en el resto de Centroamérica.

Finalmente haciendo una evaluación general del movimiento migratorio de animales y los datos aportados por el Archivo General de Indias e historiadores interesados en este tema, es posible plantear la hipótesis que el bovino criollo panameño pudiera haberse originario de la isla de Santiago (Jamaica) promovido por Pedro Arias de Ávila (Pedrarias) en 1521 y probablemente haya ejercido

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

influencia por Centroamérica y el sur de México en sus inicios. Que los mismos planteles de bovinos que llegaron a Panamá probablemente hayan influido sobre los bovinos criollos del área de Perú y Ecuador.

Por lo anteriormente expuesto, se podría esperar que los análisis genéticos entre las razas criollas de Iberoamérica contribuirían en gran medida a complementar la información histórica obtenida y ayudar a comprender mejor sus orígenes, ratificándola o planteamos nuevas hipótesis en las áreas donde la información histórica presenta lagunas.

2.2 RAZAS BOVINAS AUTÓCTONAS Y CRIOLLAS

Es importante aclarar los términos que se utilizan respecto a las denominaciones de razas Autóctonas y Criollas. Dentro de las definiciones que aparecen en la página de la FAO, <http://www.fao.org/docrep/004/y1100m/y1100m09.htm> al respecto del tema tratado, raza Autóctona: *“también denominadas razas nativas y procedentes de una región geográfica particular, adaptadas a ella y utilizadas en ella: Constituyen un subgrupo de las razas adaptadas localmente”*. Sorprendentemente no encontramos el término *Raza Criolla* sino el término Razas Adaptadas Localmente, *“definida como aquellas que han estado en un país durante un tiempo suficiente para adaptarse genéticamente a uno o más sistemas de producción tradicionales o entornos del país”*. En este documento hemos propuesto el uso de raza criolla como un término generalizado en vez de raza localmente adaptada, particularmente en América debido a la relación histórica con España ya que la expresión se originó en primera instancia con los Españoles nacidos en territorio americano.

2.2.1 Razas Españolas

Históricamente y por las referencias antes mencionadas, se conoce que algunas razas de España ha sido las originarias de las denominadas razas criollas en toda la America Latina y el sur de los Estados Unidos (Texas Longhorn) debido a la acción del ambiente y la selección natural y humana, originado una gran diversidad, que son de utilidad en el desarrollo productivo de muchas regiones donde se practica la ganadería. En este segmento describimos de manera general algunas de las razas que han participado en este trabajo, con el convencimiento que los años transcurridos desde las primeras importaciones de animales a America han hecho que las poblaciones originales no sean exactamente iguales a las actuales.

2.2.1.1 Berrenda en Negro: Actualmente está en peligro de extinción. El censo actual no supera los 400 animales y se encuentran además diseminados en diferentes áreas geográficas que limitan el intercambio de material genético entre las diferentes poblaciones (Zamorano *et al.*, 1998). La capa es berrenda en negro con las particularidades de capirola, listón y botinera de las cuatro. En consecuencia el negro afecta a la cabeza, cuello, partes laterales del tronco con simetría.

2.2.1.2 Berrenda en Colorado: Esta raza está localizada en Andalucía (Sevilla, Cádiz y Jaén, principalmente). La designación de esta raza es consecuente a la coloración de su capa, compuesta de manchas blancas y manchas rojas. También se la conoce el sinónimo de raza Berrenda en Colorado Andaluza por asociación del carácter externo más sobresaliente, al área geográfica originaria. Se utiliza para manejar toros de Lidia, carne y tracción. Se deduce un censo aproximado de 2.700 vacas, del cual sólo un 25 por 100 se mantiene en unidades étnicas uniformes.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.2.1.3 Marismeña o Mostrenca: Es una raza asilvestrada que habita en el Parque Nacional de Doñana y es la única entidad racial que se explota en régimen de asilvestramiento. Estos animales son capaces de recorrer enormes distancias diariamente en busca del pasto y agua necesarios para su manutención. Esta peculiaridad, por un lado la hace un exponente de la producción natural y ecológica de carne de bovino, y por otro le confiere un lugar en el extraordinario ecosistema del Parque Nacional de Doñana y su periferia, donde ha demostrado desde hace muchos siglos una completa sostenibilidad (Martínez *et al.*, 2005). Son Cornilargas y huesudas y representan un tipo primitivo que está siendo conservado. De acuerdo con Sánchez Belda (2002), puede tratarse de una raza descendiente directa de *Bos taurus macroceros* o su descendiente directo *Bos taurus tartesus*. Por otra parte, la localización de esta raza, cercana a los puertos de Palos y Sevilla, los cuales mantuvieron el monopolio para la exportación a América tras el descubrimiento de América (Rodero *et al.*, 1992), lleva a pensar que esta raza influyó en la formación de los bovinos Criollos latinoamericanos. El censo reconocido es de escasamente 1.000 vacas de vientre.

2.2.1.4 Pajuna o Serrana: Puede estimarse que existe una población entre 600 a 700 hembras y apenas unos 11 machos que se críen en pureza. Tradicionalmente era explotada por su aptitud al trabajo en las zonas costeras de Málaga a Almería y en la Sierra de la Axarquía (Málaga), siendo pieza clave de las economías rurales en las que era explotada para labrar huertas, alimentándose de los rastrojos, estercolando las tierras de labor y dando a su vez un becerro, pero debido a la mecanización del campo, actualmente solo se enganchan toros para romerías (Luque *et al.*, 2006)

2.2.1.5 Vaca Canaria: La Vaca Canaria, denominada Vaca del País, Criolla o Basta, se distingue por su mansedumbre y rusticidad. La raza bovina Canaria parece tener su origen por la llegada de animales con destino hacia América procedentes de los principales puertos peninsulares, ubicados en el Norte y Sur de la Península Ibérica (Zamora *et al.*, 2004). Esta raza se formó en las Islas

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Canarias, por el cruzamiento arbitrario de las razas bovinas españolas: Rubia Gallega, Leonesa, Asturiana de los Valles y de la Montaña Pirenaica y Retinta llevadas durante la conquista. En siglos posteriores ha dado lugar a una raza propia cuyas características aparte de su morfología son apreciables por su marcada rusticidad, carácter manso y gran longevidad. Es una herramienta multiusos (trabajo, leche, carne y estiércol). Su censo actual es de aproximadamente 2000 animales adultos (Zamora *et al.*, 2004).

2.2.1.6 Palmera: Oriunda de la isla de La Palma perteneciente a la provincia de Tenerife, del archipiélago Canario. Forma una pequeña raza local, de reducido tamaño efectivo. Por la estrecha semejanza y los antecedentes presentes en el archivo del Cabildo Insular, se atribuye su origen a la Rubia Gallega, es de color claro, donde se da esta capa en considerable proporción. Es una raza de triple aprovechamiento, si bien es una buena raza de carne, es sometida a ordeño y mantiene su contribución al trabajo agrícola.

2.2.1.7 Retinta: La Retinta, constituye la principal raza bovina autóctona de la España Seca (en el sur). Se distribuyó por la mitad sur de la Península Ibérica, donde originó las formas locales Colorada Extremeña, Rubia Gaditana y Retinta Andaluza, de cuya fusión procede una versión moderna y mejorada de la raza. Como bovino de doble aptitud carne-trabajo, se mantuvo durante siglos. Los pertrechos militares y el azogue destinados a la conquista y colonización de Las Indias llenaron de yuntas de vacas Retintas los muelles del puerto de Sevilla, donde también se embarcaba hacia América.

A lo largo del siglo XX diferentes tipos de la raza (Colorada Extremeña, Rubia Gaditana y Retinta Andaluza) son cruzadas en una única entidad étnica y abandona lentamente su aptitud como tracción animal para reorientar su habilidad productiva hacia la carne, siempre dentro de sistemas de cría extensivos. En la actualidad, agrupa a animales macizos y fuertes, de perfil subconvexo, eumétricos o subhipermétricos y de proporciones medias a longilíneas. Destacan por su capacidad corporal, dentro de la armonía anatómica, sostenida por un

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

sólido armazón óseo. Son animales bien adaptados a las dehesas del suroeste peninsular, con buenos rendimientos productivos y reproductivos, y elevada resistencia a enfermedades parasitarias y a las inclemencias del medio. La cría se efectúa en la propia finca, siendo el destete entre los 5 y 7 meses de edad. El destino de los machos suele ser el cebo y sacrificio como animales de abasto, salvo aquellos que por su elevada calidad se destinan a futuros sementales. La mayoría de las hembras son vendidas como animales para vida. El añojo retinto es el producto más comercializado bajo el amparo de la marca de origen. Los añojos son reses jóvenes sacrificadas con una edad comprendida entre los 12 y los 15 meses y 500-550 kg de peso vivo.

2.2.1.8 Rubia Gallega: La raza Rubia Gallega está catalogada oficialmente como autóctona de fomento, ocupa la zona noroeste de la Península Ibérica y es una raza que destaca por su rusticidad, carácter maternal y buena producción cárnica. La Asociación Nacional de Criadores de Ganado Vacuno Selecto de Raza Rubia Gallega (ACRUGA) es la encargada de la llevanza del Libro Genealógico, del Control de Rendimientos, del mantenimiento de un mercado continuo de los animales de la raza y de su material genético y de la publicación periódica de un catálogo de sementales. Son animales de tamaño medio, proporcionado, perfil recto y conformación propia de la aptitud cárnica. La capa de los animales de esta raza, como su nombre indica, es rubia uniforme admitiendo degradaciones centrífugas. Se observan variaciones entre colores claros y oscuros denominándose marela y bermella respectivamente y no se admiten las manchas blancas ni pelos de color diferente a la capa. Los animales de la raza Rubia Gallega están especializados en la producción de carne. Los productos comerciales tipo son, Ternera, sacrificada como máximo a los 10 meses, Añojo, sacrificado entre los 10 y 18 meses de edad, y el cebón, sacrificado entre los 18 y los 30 meses de edad.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.2.1.9 Toro de Lidia: Raza autóctona española clasificada oficialmente como de fomento, caracterizada por una enorme diversidad genética entre ganaderías y encastes. Recibe su nombre de la finalidad productiva de la misma, pero es además una raza productora de carne con dos principales productos; la carne de animales lidiados y la carne de eral de lidia sacrificada en matadero. La raza es muy variopinta, y abarca prácticamente todas las variaciones cromáticas y de particularidades complementarias que se dan en la especie bovina. Los productos tipo de la raza son los siguientes: Toro, engloba a machos entre 4 y 6 años de edad para su lidia en corridas de toros, con peso vivo mínimo de 460 kg, Novillos-utrerros, abarca machos de edad comprendida entre los 3 y los 4 años para novilladas con picadores, Novillos-erales, formado por machos con edad de 2 a 3 años para novilladas sin picadores y Becerros, categoría constituida por machos menores a 2 años para becerradas.

2.2.1.10 Negra Andaluza: Excelente animal de trabajo para las labores agrícolas, superando a las demás razas locales por su rusticidad, capacidad de trabajo y fortaleza. Está catalogada como Raza en Peligro de Extinción. También recibe los nombres de Negra Campiñesa o Negra de las Campiñas. La raza agrupa a animales de perfil recto con abundante variación hacia el convexo, proporciones medias, con tendencia a la hipermetría, poca masa y mucho hueso. Capa negra zaína. Se trata, además, de sujetos muy equilibrados, rústicos y sobrios. Temperamentalmente son de carácter tranquilo y dócil, lo que les hace ser muy apreciados en medios donde los bovinos locales destacan por todo lo contrario. El peso vivo de los machos adultos oscila entre los 875 y los 950 Kg., y el de las hembras entre los 600 y 650 Kg. La alzada a la cruz es de 140 cm. de media en los machos y de 135 cm. en las hembras. La hipermetría desborda con frecuencia las cifras anteriores

2.2.2 Razas Mexicanas

2.2.2.1 Criollo de Baja California: Se localizan principalmente en los estados de Baja California Sur, Chihuahua, Durango, Nayarit, Sonora y Zacatecas. Las vacas criollas generalmente pesan menos de 300 kg y los toros 400 kg. Los pesos al nacimiento difícilmente llegan a los 18 kg. Estos animales presentan una gran variedad de colores, que van desde negro, rojo, pinto de negro o de rojo, rubio y otras combinaciones. Se les denominaba Cuernos Largos por la característica y sobresaliente cornamenta.

2.2.2.2 Criollo de Chihuahua: Muchos de estos animales se exportan para usarse en rodeos de los Estados Unidos. La demanda anual es de 40.000 animales aproximadamente. Actualmente no existe dificultad para comercializar los novillos que se producen a precios competitivos. Por ejemplo, novillos Criollos para rodeo con edades entre 8 y 20 meses tienen un precio de 350 a 450 dólares en los Estados Unidos de América, lo que aunado a los bajos costos de producción la hacen una de las actividades pecuarias más rentables. A principios de 1995, el Gobierno del estado de Chihuahua inició un proyecto para distribuir sementales Criollos entre productores de bajos recursos de la región de la Sierra Tarahumara. El objetivo fue fomentar la producción de novillos para rodeo que se exportan a los EEUU, en este proyecto se distribuyeron alrededor de 100 animales. En años recientes se creó la Asociación de Criadores de Ganado Criollo Mexicano, que en 1995 obtuvo el reconocimiento de la Confederación Nacional Ganadera (SAGARPA, 2002).

2.2.2.3 Criollo de Nayarit: La denominación de este ganado se debe a la gente que lo posee, el grupo indígena Cora de la Sierra de Nayarit. En la actualidad se estima que todavía hay unas 9000 cabezas. Este recurso Criollo ha sido estudiado y evaluado por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en su Centro Experimental "El Verdineño" durante aproximadamente 20 años, en lo referente a capacidad productiva para estimar los

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

efectos genéticos aditivos y no aditivos, individuales y maternos del Criollo y sus cruza.

2.2.2.4 Criollo Poblano: En México existe una región llamada Mixteca que comprende parte de los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero; fisiográficamente se caracteriza por ser zona montañosa y semidesértica, en ella se cría un ecotipo de bovino Criollo adaptado a las condiciones ecológicas de esta región, se denomina "bovino Criollo Mixteco". Este se cría bajo sistemas de producción primitivos y es cuidado por gente marginada y pobre, por lo que adquiere gran importancia económica y social para esta región considerada de alta marginación. Este bovino Criollo por sus características adaptativas de resistencia física, agilidad, forma y tamaño de los cuernos, se ha convertido en un biotipo de gran interés para el deporte del rodeo americano; lo que deriva en una movilización comercial desmedida hacia los Estados Unidos de América y Canadá, con la consecuente disminución progresiva del número de sus efectivos aunados al saqueo indiscriminado. La falta de programas de conservación, la absorción o encaste con otras razas y el desplazamiento por otras razas mejoradas, hacen, sin duda alguna, que este importante recurso genético animal, se encuentre en riesgo de extinción. Por ese motivo urge establecer programas de preservación y rescate basados en estudios que garanticen la continuidad de esta población (Serrano *et al.*, 2004).

2.2.2.5 Criollo de Chiapas: A finales del siglo pasado y principios de este, la actividad principal en la región costera de Chiapas era la apertura de bosques y selvas con fines forestales selectivos y para la introducción de cultivos y ganado. Tradicionalmente, la actividad mercantil más importante en la región ha sido la ganadería; la cual se ha desarrollado, en mayor medida, en la parte norte de la planicie, obedeciendo a factores que benefician dicha actividad, como la predisposición natural de la tierra hacia los pastizales. La actividad ganadera se ha orientado a la producción de carne y leche de alto rendimiento (Lucero y col., 2004). Las principales razas explotadas son: la Nelore, Cebú comercial e Indobrasil, existiendo en menor medida Suizo y Criollo (Jiménez González, 1999).

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Por otra parte, son los pequeños propietarios los que se dedican en mayor medida a la actividad descrita y en menor proporción son ejidatarios. La producción está basada en la cría extensiva existiendo un índice de agostadero promedio cercano a 1.3 cabezas por hectárea. Una de las razones a las que obedece este modo extensivo de explotación es el ahorro significativo de mano de obra, que por otra parte, cuando es ocupada se caracteriza por la baja remuneración económica a los jornaleros.

2.2.3 Razas Argentinas

2.2.3.1 Bovino Criollo Patagónico: El bovino criollo de origen patagónico se creía extinto hasta que en el año 1989 docentes de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA) de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora identificaron en un sector del Parque Nacional Los Glaciares en Santa Cruz, una población de estos bovinos en estado asilvestrado. Se está llevando a cabo un plan de conservación (*in situ* y *ex situ*) de este biotipo de la raza a través de un convenio firmado entre la Facultad de Ciencias Agrarias esta Universidad y la Administración de Parques Nacionales. La conservación *in situ*, consiste básicamente en la formación de planteles de animales vivos fuera del Parque Nacional, bajo la dirección técnica de la Cátedra de Genética Animal de la Facultad citada. En el año 1996 se formó un plantel de animales de origen patagónico que pertenece a la Facultad de Ciencias Agrarias. El mismo se encuentra ubicado en el campo La Lomada, cercano a los edificios centrales de la institución en plena zona pampeana. Para la conservación *ex situ* se ha desarrollado un banco de germoplasma (semen y embriones congelados) que funciona en el campo experimental de la Facultad.

2.2.3.2 Criollo Argentino: Estos bovinos, en el actual territorio de la República Argentina, eran criados en las cercanías de las poblaciones. La falta de cercas y los larguísimos arreos a través de zonas muchas veces inexploradas, hizo que parte de ese ganado se alzara y se internara en libertad en el territorio. Siendo un

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

ganado rústico, se adaptó con facilidad, sufriendo variaciones por selección natural según las regiones donde se localizaron. La vaca es de tamaño mediano (400-440 kg), de conformación angulosa. Inserción de cola alta y adelantada, lo que otorga mayor amplitud al canal del parto y hace que prácticamente no se conozca la distocia en esta raza. El toro llega a los 600-800 Kg, es manso y dócil. Tiene dos colores básicos (colorado y negro) y la ausencia de color (blanco). Piel pigmentada

2.2.4 Criollos de Paraguay

2.2.4.1 Pampa Chaqueño: En la Región Occidental, específicamente en el Bajo Chaco, está actualmente en la etapa de multiplicación, ya a sido caracterizada genética y fenotípicamente, cuenta con estándar para la raza y con una asociación de criadores (Ministerio de Agricultura y Ganadería Paraguay, 2004).

2.2.4.2 Criollo Pilcomayo o Paraguayo: En la Región Occidental, en el Alto Chaco, está en etapa de colecta y multiplicación, a la que próximamente se hará la caracterización fenotípica y eventualmente el estándar y la creación de la asociación de criadores (Ministerio de Agricultura y Ganadería Paraguay, 2004).

2.2.5 Otras razas Criollas de America del Sur

2.2.5.1 Criollo de Uruguay: El Ejército Nacional posee el único hatu criollo de Uruguay, en el Fuerte San Miguel, en Chuy, cerca de la frontera con Brasil. Consta de 400 vacas y 16 toros y es muy semejante al criollo argentino. Es mantenida sin evaluación en aquel ecosistema. En un trabajo de investigación realizado por Rodríguez et al. (2001) se concluyó que es una población con una gran uniformidad morfológica lo que nos confirma su concepción como raza, pero también se desprende que la población de bovinos Criollos de Uruguay no responde a un biotipo carnívoros o lechero claro.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.2.5.2 Criollo Ecuatoriano: Se logró recabar información de que el Criollo Ecuatoriano sufrió un desplazamiento por parte de razas exóticas hasta quedar unas pocas poblaciones en zonas con condiciones climáticas severas como Esmeraldas, Norte de Manabí, algunas zonas de Loja y determinados parámetros andinos. Se habla de un animal con pelaje nevado, casi blanco con cuernos pesados en forma de lira observada en zonas de la provincia de El Oro. También se menciona de un bovino de la región cálida (Costa) de pelaje amarillo con diferentes variaciones con o sin cuernos o motongo. Además se menciona un criollo del páramo y de las hoyas interandinas (IICA, 1977).

2.2.5.3 Criollo Colombiano Casanare: Aunque actualmente está en riesgo de extinción, la raza bovina Criolla Casanare fue la base productiva de la ganadería colombiana desde los albores del siglo XVI hasta mediados del siglo XX. Es un ganado propio de los llanos de Arauca, Casanare, Vichada y parte del Meta. Esta raza criolla es obra de la selección natural para los ambientes desfavorables con muy poca intervención del hombre, este ganado solo ha tenido el manejo de un animal salvaje, pues los hatos sólo eran visitados para sacar o cosechar los machos y las vacas viejas para el sacrificio o para la ceba. En la década de 1950, se estimaba alrededor de 1,000,000 los bovinos Criollos en Casanare pero, por el proceso de cruce absorbente con la raza Cebú Brahman, en la actualidad sólo queda un escaso número de animales con características de puro.

Esta raza puede ser la descendiente más directa del ganado español llevado y es el de mas parecido fenotípicamente a los de Argentina, Paraguay y Uruguay (Beteta Ortiz, 1999). Después de 450 años de adaptación en el trópico continúa reproduciéndose en forma extensiva en praderas de poca calidad con condiciones de sequía extrema y sin ninguna práctica sanitaria ni de manejo. Su capa más común es la "amarilla", variando desde el bayo claro hasta el amarillo claro (Beteta Ortiz, 1997).

Con cuernos grandes, línea dorsal recta y angosta con extremidades delgadas pero fuertes, es la única raza uniformada por color. Permanece aislada en regiones retiradas.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.2.5.4 Texas Longhorn: Se trata de una raza de ganado que se distingue sobre todo por sus cuernos, que pueden llegar a medir hasta dos metros, así como por sus cuartos traseros levemente alzados y sus manchas blancas diseminadas sobre la piel que, según los individuos, puede variar mucho en color. Su origen es discutido, pero se considera que se desarrolló producto de un cruzamiento entre la raza Retinta o Criolla, traída por los españoles, y razas traídas por los colonizadores en la década de 1820. Su número aumentó considerablemente durante la década de 1870, a consecuencia de las grandes matanzas de bisontes y el asentamiento de colonos en las praderas. De ésta época surge la figura del vaquero o cowboy, que eran los encargados de su cuidado y transporte a los mataderos.

Con el comienzo del cercamiento del terreno, la raza fue perdiendo popularidad hasta casi desaparecer en la década de 1920. Solo una pequeña manada logró sobrevivir en Oklahoma por iniciativa del Servicio Forestal de los Estados Unidos. Algunos rancheros de Texas manifestaron su interés en mantener la raza por su interés histórico y comenzaron a criarla en su estado, de allí su nombre Texas Longhorn, aunque su nombre original era solamente Longhorn.

2.2.6 Bovinos Criollos Panameños

2.2.6.1 Criollo Guaymí: se encuentra ubicado en el área que comprende la comarca indígena Ngöbe-bugle en la zona montañosa de la provincia Chiriquí y se ha identificado una diversidad de colores como berrendo en negro, berrendo colorado, cenizo, negro, negro cariblanco y presenta diversidad en el tamaño de pelo encontrada por el Dr. Jorge de Alba (comunicación personal) al evaluar estos animales durante el año 2006. El tamaño promedio es de 1.20 m a la altura de la cruz y 1.79 m de longitud corporal. Al nacer pueden llegar a pesar 27 y 28 kg hembras y machos respectivamente y un peso adulto de 465 kg. Se desconoce exactamente la población total ya que se encuentra ubicado en áreas de difícil acceso, sin caminos de penetración.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.2.6.2 Criollo Guabalá: la población bovina Guabalá fue recientemente identificada (2006) en manos de productores de la región de Remedios y Tolé provincia de Chiriquí y también en la zona de El Valle de Antón, en la provincia de Coclé y es objeto de estudio debido a su buena adaptación a estas regiones. El propio Jorge de Alba, estimó que contrariamente a lo que se pensaba, son poblaciones diferentes, por lo menos fenotípicamente, lo que ha originado este estudio ya que se pensaba que en el territorio panameño solo existía una sola población de bovinos criollos. Las características fenotípicas de la población Guabalá son: color rojo, berrendo en colorado y rubio. Aspecto robusto y cuartos traseros bien proporcionados, con cabeza grande y alargada. También orejas pequeñas con cornamenta larga y punta filosa. Poseen un pelo muy corto y lustroso, producto de un gen dominante denominado “Slick” muy frecuente en otras razas criollas como el Reyna de Nicaragua, Carora de Venezuela, el Blanco Orejinegro de Colombia y el N´Dama Africano, que le da propiedades de adaptación al clima tropical (Olson et al., 2003).

2.3 MICROSATÉLITES

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 (Fries *et al.*, 1990; Goldstein and Pollock, 1997; Mommens *et al.*, 1999). 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 más altas que en el resto del genoma (Jarne, 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

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

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.

2.3.1 CLASIFICACIÓN Y ORIGEN

Los microsatélites se clasifican según el tipo de repetición en las secuencias, como perfectos, imperfectos, interrumpidos o compuestos.

En los microsatélites denominados perfectos las secuencias repetidas no son interrumpidas por ninguna base que no pertenezcan a las mismas, como por ejemplo: GAGAGAGAGAGA. Los microsatélites imperfectos son reconocidos porque existe un par de bases entre las secuencias repetidas que no coincide con la misma, como el caso de la siguiente secuencia, TATATAT**GT**TATATATA. En el caso de los microsatélites interrumpidos, se observa una una pequeña secuencia que no corresponde a las repeticiones, CGCGCGCG**TAGCCG**. Finalmente, un microsatélite compuesto contiene dos secuencias distintivas adyacentes, **CGCGCGCGT**TATATATATA. (Oliveira *et al.*, 2006). El origen de los microsatélites aun no está claro; es posible que se deba a la ocurrencia inicial de una secuencia corta al azar u originada por mutaciones en la secuencia poli dA en el extremo 3' de una secuencia *Alu* adyacente. En este proceso se observa una prevalencia selectiva de (dC-dA), explicadas por la metilación de residuos dC en la secuencia 5'dGdC3' que se encuentra normalmente en el genoma. Los residuos dC metilados pueden ser deaminados produciendo una transición de dC a dT. Este proceso puede llevar hacia un incremento de la secuencia 5'dG-dT3' y su complementario 5'dC-dA3' y la subsecuente expansión de estas secuencias puede ser debida a un proceso en el ADN denominado "*strand lippage*" o deslizamiento

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

de la hebra, creando polimorfismos en la longitud, separados por algunas repeticiones en el tiempo (Koreth *et al.*, 1996).

2.3.2 APLICACIONES DE LOS MICROSATÉLITES EN GENÉTICA ANIMAL

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 y son una herramienta poderosa para determinar la diferenciación genética entre especies domésticas como los bovinos, caprino, ovino y cerdos (Buchanan *et al.*, 1994; Zamorano *et al.*, 1998; Díez-Tascón *et al.*, 2000; Gutiérrez Espeleta *et al.*, 2000; Martínez *et al.*, 2000; Arranz *et al.*, 2001; Casellas *et al.*, 2004)

2.3.2.1 Caracterización Genética

En el caso de los estudios de caracterización y diversidad genética, los índices que se han utilizado con mayor frecuencia son: Heterocigosis observada y esperada, frecuencias alélicas, contenido de información polimórfica, número medio de alelos y número efectivo de alelos.

2.3.2.1.1 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 (Sosa, 1991; Aranguren, 2002).

La H_e es la probabilidad que dos alelos seleccionados aleatoriamente sean diferentes en una población en equilibrio. Es calificada como una medida más

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

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:

$$H_e = 1 - \sum p_i^2$$

Donde p_i^2 es la homocigosis.

Los valores respectivos de H_e y H_o que se observan en publicaciones donde se realizan estudios de caracterización genética oscilan entre 0,755 y 0,895 en razas mexicanas, 0,461 y 0,694 en razas Argentinas, 0,750 y 0,756 en el criollo casanareño de Colombia. Por otra parte estudios hechos en seis razas autóctonas españolas mostraron valores de 0,564 y 0,570 (Menorquina), 0,590 y 0,512 (Lidia), 0,617 y 0,588 (Pirenaica), 0,681 0,666 (Asturiana). Igualmente se ha reportado en razas autóctonas de Portugal como la Alentejana, valores de 0,677 y 0,638, Mertolenga 0,696 y 0,747, Arauquesa 0,717 y 0,730; en razas de Hungría y Austria como la Carinthian blond Waldviertel blond se reportan valores de 0,674 y 0,662 y 0,654 y 0,634 respectivamente (Sastre et al., 2003; Mateus et al., 2004; Baumung et al., 2006; Quiroz-Valiente, 2006; Martinez, 2008)

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.3.2.1.2 Número medio de alelos por locus (N_a): es el promedio de alelos por *locus* presente en una población:

$$n = (1/K) \sum n_i \text{ (Con } i \text{ desde } 1 \text{ hasta } K)$$

Siendo K el número de *loci*, y n_i el número de alelos en cada *locus*. Gracias a esta medida obtenemos información complementaria a la que tenemos con el polimorfismo. Su cálculo sólo requiere contabilizar los alelos por *locus*, y hacer el promedio. Se reporta una gran diversidad de valores de este índice como 4,29 en el Criollo Uruguayo; 8,2 en razas italianas; 5,5 en el Criollo Romosinuano; 6,6 en la raza sintética Senepol; 7,0 en la razas Asturiana de los Valles y 6,4 en la Sayagüeza entre otras (Cañón *et al.*, 2001; Armstrong *et al.*, 2006; Brenneman *et al.*, 2007; Dalvit *et al.*, 2008)

2.3.2.1.3 Número efectivo de alelos (N_e): Esta medida indica el número de alelos esperados en cada *locus* de una determinada población y está afectada por la proporción de *loci* polimórficos, el número de alelos por *locus* polimórfico, y las frecuencias alélicas. El cálculo de este índice se realiza mediante la ecuación de Kimura y Crow (1964)

$$N_e = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Donde p_i es la frecuencia relativa del alelo i y n es el número total de alelos.

2.3.2.1.4 Frecuencias Alélicas: es el cociente que se obtiene del número de alelos iguales en una población dividido por el número total de alelos. 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.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.3.2.1.5 Contenido de Información Polimórfica (PIC): desde el punto de vista cualitativo, un marcador es denominado polimórfico si contiene por lo menos dos alelos y generalmente el criterio más utilizado es que un *locus* será polimórfico si el alelo más común presenta una frecuencia menor al 99% en la población que se encuentra bajo estudio (Shete *et al.*, 2000). 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 cálculo del Contenido de Información Polimórfica (PIC) de cada microsatélite se aplica una fórmula 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:

$$PIC = \left(1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 \right) - \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n p_i^2 p_j^2$$

Donde p_i es la frecuencia alélica del i -ésimo alelo y N el número de alelos observados

2.3.2.1.6 Equilibrio Hardy-Weinberg: El 10 de julio de 1908, Godfrey Harold Hardy en Inglaterra y Wilhelm Weinberg en Alemania demostraron que las frecuencias génicas de una población, bajo ciertas condiciones, permanecían esencialmente constantes de una generación a otra, constituyendo la denominada Ley de Hardy-Weinberg. La ley se cumple fundamentándose en las siguientes suposiciones: 1) Hay apareamientos aleatorios en la población. 2) No actúan fuerzas de selección. 3) No existe migración. 4) No hay mutación. Consideradas, en conjunto, estas condiciones son suficientes para que la población esté en equilibrio, sin embargo se debe tener en cuenta que no implica que se cumplan todas las condiciones enumeradas anteriormente. De hecho, alguna o varias de

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

estas condiciones pueden ser violadas y las frecuencias genotípicas seguir presentando las proporciones predichas por la ley. Por otro lado, existen ciertas condiciones que por sí mismas son capaces de variar las frecuencias esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg. Una de las condiciones que afecta las proporciones esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg es el cruzamiento no al azar de los gametos en una población, como el caso de la de la selección artificial por parte de la acción humana.

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 esté 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).

El procedimiento común de calcular si existen desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg es la de comparar los genotipos observados con los esperados dentro de una muestra. Se usa la prueba de χ^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 χ^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 χ^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 χ^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).

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.3.2.1.7 Probabilidad de Fisher: Consiste en observar todos los posibles lotes de frecuencias genotípicas para un determinado lote de frecuencias alélicas y rechazar la hipótesis de HWE si las frecuencias genotípicas resultan ser inusuales. Si hay más de cuatro alelos para un *locus*, se realiza un cálculo no sesgado de la probabilidad de HWE usando el método de Monte Carlo basado en cadenas de Markov, con miles de iteraciones (Guo y Thompson 1992).

2.3.2.1.8 Probabilidad de verosimilitud: Se basa en el uso de un test de proporción de verosimilitud que detecta la discordancia de cada frecuencia genotípica con el valor esperado y el significado empírico de cada test, L , se calcula con el mismo método de permutación de flujo de alelos descrito en el apartado anterior (Weir, 1990).

2.3.2.2 Estructura y distancias entre poblaciones

Existe una serie de cálculos que son de mucha utilidad para determinar, tanto la estructura de las poblaciones que se están estudiando, como para establecer si existe alguna relación entre las mismas. A continuación se listará una serie de metodologías que son de utilidad para este efecto el cual serán desarrolladas seguidamente. Estos métodos son: Estadísticos F de Wright (1965) o Weir y Cockerman (1984), el análisis de varianza molecular o AMOVA, matrices de distancia, árboles de distancias genéticas, las redes filogenéticas o *Phylogenetic Networks* (Klopper and Huson, 2008), análisis multivariado como el factorial de correspondencias (Belkhir *et al.*, 2003) y modelos basados en técnicas bayesianas (Pritchard *et al.*, 2000).

2.3.2.2.1 Estadísticos F : La estructura de las poblaciones consiste en dos partes distintas pero relacionadas: la estructura poblacional y la genética. La estructura de poblaciones las determinan los procesos asociados al nacimiento, muerte y dispersión, incluyendo el sistema de apareamiento y la historia de vida. La

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

estructura genética está determinada por la estructura de la población, los procesos genéticos como la selección, la recombinación y la mutación.

De los tres pioneros de la teoría de la genética de poblaciones (Fisher, Haldane y Wright), este último se interesó en la estructura de las poblaciones y su papel en la evolución. Gran parte del trabajo teórico de Wright puede ser considerado como una demostración de cómo la estructura poblacional determina la estructura genética. Wright propone tres parámetros: F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} para medir las desviaciones de frecuencias genotípicas en poblaciones subdivididas.

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_{IS} es la correlación entre dos alelos, relativa a la subpoblación o el exceso o déficit de heterocigotos que podría ser 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 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 varía de 0 a 1 y a diferencia del F_{IS} y el F_{IT} , 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, 1943; Wright, 1978; Montoya et al., 2005)

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Los tres parámetros están relacionados mediante la siguiente ecuación:

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

Cabe destacar que la idea inicial de Wright se aplicaba al análisis de un solo *locus* y un par de alelos neutrales y número infinito de subpoblaciones aunque existe controversia en la forma de calcularlos, de ahí que Weir y Cockerham (1984) incluyen los parámetros F , θ y f que corresponden con los estadísticos F de Wright: $F = F_{IT}$, $\theta = F_{ST}$ y $f = F_{IS}$.

De la misma forma que los estadísticos de Wright se pueden relacionar, los estadísticos propuestos por Weir y Cockerham se relacionan mediante la siguiente ecuación.

$$f = (F - \theta) / (1 - \theta)$$

Por otro lado, la diferenciación genética se ve condicionada por la tasa de migración (Nm) de manera que cuando hay un mayor flujo genético entre dos poblaciones, menor será la diferenciación entre ellas. Existe una relación entre la F_{ST} y el Nm expresada mediante la siguiente ecuación descrita por Wright (1969):

$$Nm = 1 - F_{ST} / 4F_{ST}$$

De esta manera un flujo que supera el valor de 1 sería suficiente para que no se considere como poblaciones diferentes, según Wright (1931) y valores por encima de 2 serían suficientes para contrarrestar los efectos de la deriva. Si el valor de Nm es muy bajo, predomina el efecto de la deriva y la mayoría de las poblaciones estarán fijadas. Si Nm es grande, la deriva genética será poco importante y contrarrestada por la migración; por tanto, las subpoblaciones tenderán a mantener las mismas frecuencias génicas.

Otro método para estimar Nm es el de alelos privados (Slatkin, 1981), en el que con base en muestras de distintas localidades se obtiene un valor $p(1)$, que es la

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

media de frecuencia de alelos que están en una muestra. Encontró que para el modelo de islas y el de *stepping stone* $\log_{10} [p(1)]$ está linealmente relacionado con $\log_{10} (Nm)$, por lo que:

$$\log_{10} [p(1)] = a \log_{10} (Nm) + b$$

Donde $p(1)$ es la frecuencia promedio de los alelos privados y a y b son constantes que dependen del número de individuos muestreados en cada subpoblación y son determinadas por datos simulados (Slatkin, 1985). Este método y la estimación de Nm a partir de F_{st} son parecidos, al basarse en la distribución de las frecuencias alélicas entre poblaciones. Sin embargo, simulaciones han demostrado que el método de alelos privados es más sensible a errores en la colección de datos (Slatkin, 1994).

2.3.2.2 Cuello de Botella: el cuello de botella es una grave reducción en el tamaño de la población y ocurre debido a una presión interna o calamidad, como el caso de enfermedades o pérdidas del hábitat. Pese a que logren sobrevivir un número moderado de individuos a dicho cuello de botella, las frecuencias de los alelos resultarán modificadas aleatoriamente (Starr and Taggart, 2004). El cuello de botella es un proceso que puede causar una pérdida más rápida de heterocigosis bajo equilibrio de mutación y deriva, que la pérdida de heterocigosis bajo equilibrio de Hardy-Weinberg. Por lo tanto, poblaciones que han experimentado recientes reducciones en su tamaño efectivo, presentan mayor diversidad alélica (Heterocigosis esperada, H_e , bajo equilibrio de Hardy-Weinberg) que H_e bajo equilibrio de mutación y deriva en un número determinado de alelos en una población (Cornuet and Luikart, 1996; Luikart *et al.*, 1998). La distribución de H_e bajo el modelo de mutación y deriva para cada *locus* y población fue obtenida mediante la simulación de un proceso de coalescencia. Existen dos métodos para estimar si la población ha sido afectada por una disminución en su tamaño y la generación de un cuello de botella. El primer método está basado en tres pruebas que son: la de signos, de diferencias estandarizadas y de rangos de

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Wilcoxon, que se utilizan para determinar el exceso de Heterocigosis (Cornuet and Luikart, 1996). El otro método, es una representación gráfica del indicador de cambio de moda (Luikart *et al.*, 1998). Este consiste en agrupar alelos de una muestra con un mínimo de 5 *loci* polimórficos en un histograma de frecuencias de 10 clases. La conclusión que una población ha sufrido cuello de botella se basa en que pocos alelos se encuentren en la frecuencia más baja en relación a las frecuencias medias y altas (Luikart, Allendorf, Cornuet and Sherwin, 1998). El exceso de Heterocigosis producido por el cuello de botella es temporal y se detecta por un periodo, que oscila entre 0,2-4,0 N_e generaciones, posteriormente se alcanza nuevamente el equilibrio entre mutación y deriva con el nuevo N_e . Este lapso es aproximado y depende de N_e , de la tasa de mutación y el modelo de mutación de los *loci* (Ramey *et al.*, 2000). Debido a que un microsatélite puede evolucionar a través de mutaciones, se utilizan tres modelos: El modelo de alelos infinitos (IAM) que asume que cada mutación produce un alelo nuevo, diferente a los que previamente existían (Kimura and Crow, 1964). El modelo de mutación por pasos SMM, es un modelo estricto en el cual los cambios se realizan un paso hacia delante o hacia atrás, con igual probabilidad (Ota and Kimura, 1973). Ambos modelos, el IAM y SMM son modelos extremos dentro del rango de posibles modelos de mutación. El IAM es más utilizado cuando se están analizando aloenzimas, en el que cada mutación genera un nuevo alelo no existente y el SMM presenta un modelo evolutivo similar a los microsatélites en que el proceso de mutación consistiría en ganar o perder una unidad de repetición (Luikart and Cornuet, 1998). El modelo de mutación de dos fases TPM (Di Rienzo *et al.*, 1994), es un modelo intermedio entre ambos IAM y SMM. Dada una mutación, existe la probabilidad p exista mutación de un solo paso y la probabilidad $1-p$ que exista mutación de múltiples pasos. En la primera, los alelos de los descendientes tienen igual probabilidad de ser una unidad repetitiva más grande o más pequeña que su ancestro. En la fase de múltiples pasos, el cambio en el número de unidades repetitivas se obtiene de una distribución específica que permite grandes cambios en el número de repeticiones. Los microsatélites de repeticiones de 3-5 pb parece

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

que sí siguen el SMM, mientras que los de 1-2 pb siguen el IAM o el TPM (Tautz and Schlötterer, 1994; Vanhala *et al.*, 1998).

2.3.2.2.3 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA): El análisis de varianza molecular (AMOVA) fue concebido inicialmente, como una extensión del análisis de frecuencias génicas (Cockerham, 1973; Weir and Cockerham, 1984), particularmente en sistemas haploides.

La entrada de datos en AMOVA, consiste en una matriz con pares de distancias de tipo Euclidianas entre múltiples haplotipos y archivos que contienen las frecuencias de esos haplotipos entre cada población. Este mismo sistema puede ser utilizado para organismos diploides. Bajo la particular definición de distancias entre haplotipos, el AMOVA también puede ser aplicado en datos de microsatélites (Michalakis and Excoffier, 1996) para obtener un estadístico análogo al R_{st} de Slatkin, (Slatkin, 1995). El AMOVA, también provee el marco general para el análisis de la estructura genética de una población, bajo el supuesto de que la evolución de un polimorfismo se encuentra dentro de la definición de una distancia Euclidiana sin afectar la estructura del análisis.

Puede existir diferenciación genética, cuando hay un fraccionamiento de una población original en subpoblaciones aisladas. La heterocigosis de éstas subpoblaciones, disminuye respecto a la población inicial y con un tamaño menor y la erosión genética empujaría hacia una fijación más rápida de alelos diferentes que las que podrían ocurrir en una población más grande. Este pudo ser el caso de las poblaciones criollas en América.

El AMOVA trata cualquier tipo de dato como un vector booleano \mathbf{p}_i , que es una matriz $1 \times n$ de 1's y 0's, siendo 1 presencia de marcador y 0 ausencia de marcador (Excoffier *et al.*, 1992). Se calculan las distancias Euclidianas entre todos los pares de vectores sustrayendo los vectores booleanos de un alelo a otro de acuerdo a la fórmula $(\mathbf{p}_i - \mathbf{p}_k)$ y luego se construyen matrices y submatrices correspondientes a la subdivisión dentro de la población (Excoffier *et al.*, 1992a).

Estas matrices presentan un arreglo tal que la submatriz de la diagonal de la matriz mayor son pares de individuos de la misma población mientras que

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

aquellas fuera de la diagonal representan pares de individuos de poblaciones diferentes. La suma de las diagonales de las matrices y submatrices produce una suma de cuadrados de varios niveles jerárquicos de la población. Esta suma de cuadrados puede ser entonces analizada en un análisis de varianza anidado. Un ANOVA anidado difiere del ANOVA simple en que los datos son arreglados jerárquicamente y los cuadrados medios son calculados, agrupándolos en todos los niveles de la jerarquía. Esto permite a la prueba de hipótesis, entre grupos y dentro de grupos diferenciar, los distintos niveles de las jerarquías.

En el estudio de variabilidad entre genotipos, los estadísticos F se pueden calcular según Fct, Fst y Fsc de la siguiente manera:

$F_{ct} = \sigma^2_a / \sigma^2$ permutaciones dentro de grupos.

$F_{sc} = \sigma^2_b / \sigma^2_b + \sigma^2_c$ permutaciones entre poblaciones y dentro de grupos

$F_{st} = \sigma^2_a + \sigma^2_b / \sigma^2$ permutaciones entre poblaciones y entre grupos.

A continuación se presenta la tabla 1 de AMOVA.

Tabla. 1 AMOVA para análisis de grupos de poblaciones

Fuente de Variación	g.l.	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio
Entre grupos	G-1	(entre grupos)	$\sigma^2_c + n' + \sigma^2_b + n'' + \sigma^2_a$
Entre poblaciones dentro de grupos	p-G	(entre poblaciones/dentro de grupos)	$\sigma^2_c + n' + \sigma^2_b$
Entre individuos dentro de poblaciones	2N-p	(entre individuos dentro de poblaciones)	σ^2_c
Total	2N-1	(Total)	

En la columna de g.l. (grados de libertad), G es número de grupos; p total de poblaciones; N cantidad de individuos.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

2.3.2.2.4 Distancias Genéticas: la distancia genética entre pares de poblaciones muestra un valor estimado del tiempo que ha pasado desde el momento que se inicio la diferenciación entre las mismas. Distancias pequeñas pueden indicar que existe flujo genético entre las poblaciones o también un completo aislamiento de las mismas pero que la separación haya sido reciente. Cuando están aisladas genéticamente, los procesos de mutación, selección y deriva llevan a la diferenciación en las frecuencias alélicas; conforme se incrementa el tiempo de separación, las frecuencias alélicas también se diferencian. Algunas distancias se basan en el modelo de deriva exclusivamente y otras incluyen en los algoritmos de cálculo los procesos de mutación. A su vez pueden presuponer que cualquier alelo tiene la misma oportunidad de surgir como las distancias de Nei (1972), Nei (1973) y Nei (1977), Reynolds (1983) y Cavalli-Sforza y Edwards (1967), o bien que éstos sigan un orden en su aparición como los algoritmos propuestos por Slatkin (1995) y Goldstein (1995).

En estudios de distancia genética, la distancia estándar o D_s de Nei (Nei 1972) era la medida más utilizada. También la medida de Cavalli-Sforza original, D_C (Cavalli Sforza 1969), que está influenciada por la existencia de alelos raros y disminuye a medida que aumenta el tamaño de la muestra. La distancia de Cavalli-Sforza modificada (Nei *et al.*, 1983) es aplicada para poblaciones relacionadas donde la deriva genética es la principal determinante de la diferenciación evolutiva. Nei y col. (1983), modificaron esta medida para corregir esta deficiencia e introdujeron la distancia D_A . Desde el punto de vista de la evolución, en periodos de tiempo cortos la D_A es lineal con el tiempo astronómico, pero esta relación se rompe a medida que aumenta la distancia genética por encima de un determinado nivel. Este problema es particularmente agudo con datos de microsatélites de poblaciones divergentes debido a una alta tasa de mutación y un elevado número de alelos. Por otro lado, el estadístico de F_{st} de Wright (1969), puede ser utilizado como medida de distancias genética ya que considera, a diferencia de las distancias convencionales, la tasa de migración entre poblaciones (Slatkin and Voelm, 1991). Los modelos de distancias más comúnmente utilizados son los que se muestran a continuación tomados de (Takezaki and Nei, 2008):

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Distancia D_A de Nei (Nei *et al.*, 1983): Mediante el proceso de mutación de alelos infinitos (IAM), Nei simuló esta distancia y llegó a la conclusión que era más eficiente que la distancia estándar (D_s), distancia media (D_m), distancia de Reynold (D_R) y la de Cavalli-Sforza (D_C):

$$D_A = 1 - (1/r) \sum_j^r \sum_i^{m_j} (X_{ij}Y_{ij})^{1/2},$$

Donde: X_{ij} y Y_{ij} son las frecuencias de los i -ésimos alelos en el j -ésimo *locus* en la población X e Y y m_j es número de alelos del j -ésimo *locus*.

Distancia mínima D_m de Nei (Nei, 1973)

$$D_m = (J_x + J_y) / 2 - J_{xy}$$

Donde: J_x y J_y son la homocigosis promedio sobre *loci* en la población x e y respectivamente

Distancia estándar D_s , de Nei (Nei, 1972)

$$D_s = -\ln [J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}]$$

Donde: J_x y J_y son la homocigosis promedio sobre *loci* en la población x e y respectivamente

Cavalli-Sforza y Edwards en el año 1967, proponen la distancia de cuerda o D_c definida por:

$$D_c = 2/\pi \sum_j^r [2(1 - \sum_i^{m_j} (X_{ij}Y_{ij})^{1/2})],$$

Donde: X_{ij} y Y_{ij} son las frecuencias de los i -ésimos alelos en el j -ésimo *locus* en la población X e Y y m_j es número de alelos del j -ésimo *locus*.

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

De los métodos de distancias mostrados, los que mayor probabilidad de obtener el árbol correcto fueron D_a y D_c , y entre ambos, el D_a se desempeñó ligeramente mejor que D_c (Takezaki and Nei, 1996).

2.3.2.2.5 Árboles Filogenéticos: para construir árboles filogenéticos, hay una diversidad de métodos de los cuales destacan dos, que son: el Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages (UPGMA) y Neighbor-Joining (NJ).

El UPGMA es el método más simple de construcción de árboles, y fue originalmente desarrollado en la construcción de fenogramas (representación gráfica de una semimatriz de índices de distancia en los procedimientos feneticistas). En el fenograma, los taxones se agrupan en función de su similitud global, por ejemplo árboles que reflejan las similitudes fenotípicas entre Unidades Operacionales Taxonómicas (OTU's), pero son útiles para construir árboles filogenéticos si la tasa de evolución se mantiene constante entre las diferentes líneas estudiadas. El UPGMA utiliza sucesivos agrupamientos con el criterio de distancias promedios, asumiendo una tasa de evolución constante. En un inicio se utilizó para representar el grado de similitud fenotípica en un grupo de especies. Sin embargo puede utilizarse para reconstruir filogenias a partir de datos moleculares, particularmente de frecuencias génicas. Este modelo produce árboles relativamente buenos pero produce mayores errores cuando la cantidad de alelos es pequeña (Takezaki y Nei, 1996).

El método de Neighbor-Joining (Saitou and Nei, 1987), es un método que identifica los pares más próximos de OTU's, de forma que se minimice la longitud total de un árbol. Es importante definir el concepto de "vecino" como dos poblaciones que están conectadas por un nodo en un árbol sin raíz con dos ramas que se unen en un nodo interior. 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 se repite hasta que sólo quedan tres unidades. Así se obtiene un árbol sin raíz. Saitou et al (1987)

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

establecen que con este método se consigue el árbol correcto para datos puramente aditivos, en donde la distancia entre cada par de unidades (OTU'S) es la suma de las longitudes de las ramas que las unen en el árbol. Este método es el más eficiente en la medida que todos los supuestos se cumplen (Tateno *et al.*, 1994).

Para poder tener valores fiables se utilizan las técnicas de remuestreo. El más utilizado es el bootstrap, que permite la evaluación de la topología mediante la técnica de Monte Carlo. Dado que los datos consisten en n observaciones, un bootstrap genera una muestra de n dibujos al azar, realizado por medio del reemplazamiento de los valores iniciales. De esta manera, todas las observaciones originales tienen la misma probabilidad de ser reemplazadas, y al final el valor de los nuevos datos será el promedio para el parámetro muestreado (Tivang *et al.*, 1994). El proceso se realiza repetidamente, en cientos hasta miles de veces, creando una gran cantidad de datos, pudiendo calcular promedios y desviaciones estándares (Felsenstein, 1988).

2.3.2.2.6 Red filogenética (“Phylogenetic network”): la distancia genética entre pares de poblaciones muestra un valor estimado del tiempo que ha pasado desde el momento que se inicio la diferenciación entre las mismas. Distancias pequeñas pueden que existe flujo genético entre las poblaciones o también un completo de aislamiento de las mismas pero que la separación ha sido reciente. Cuando 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.

Las redes filogenéticas son gráficos que son utilizados para representar relaciones filogenéticas entre diferentes poblaciones y son usualmente empleados cuando las representaciones mediante árboles no son suficientes. Se distinguen dos tipos de redes filogenéticas, las redes implícitas y las explícitas: las implícitas proveen herramientas para visualizar y analizar señales filogenéticas incompatibles tales como los “split Networks”. Las explícitas proveen escenarios para estudios de evolución tales como hibridación y recombinación (Klopper and Huson, 2008).

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

Si un árbol filogenético se define comúnmente como un árbol que posee diferentes ramas y que representan la historia evolutiva de un conjunto de taxones. El concepto de una red filogenética o “phylogenetic network” no está claramente definido, y existen diferentes aplicaciones al término. Sobre este tema, se ha propuesto definir el concepto de “phylogenetic Network” como cualquier red en la cual, cada taxa es representada por nodos y sus relaciones evolutivas son representadas por bordes o paralelas. Para los árboles filogenéticos, las paralelas se los denominan ramas. Bajo este concepto general, se puede distinguir entre distintos números de redes. Los árboles filogenéticos constituirían un tipo de red y los “splits network” son un segundo tipo de red que se obtiene como una generalización combinatoria de árboles filogenéticos y está diseñado para representar las incompatibilidades previstas dentro y entre los grupos de datos (Huson and Bryant, 2006).

Un tercer tipo de red, el “reticulate network” representa historias evolutivas en la presencia de eventos como hibridación, transferencia horizontal de genes, o recombinación. Existen otros tipos adicionales de redes (Posada and Crandall, 2001), como por ejemplo, las que se utilizan para representar la duplicación de genes y filogenias (Durand *et al.*, 2005).

Una de las mayores confusiones que surgen del término “phylogenetic network” es que diversos autores lo definen de una forma genérica y en casos muy particulares en sus estudios.

Las redes reticulares o “reticulate Networks” proveen una representación explícita de la historia evolutiva, generalmente como un árbol filogenético con líneas paralelas adicionales. Los nodos internos en estas redes representan especies ancestrales y los nodos con más de dos parientes corresponden a eventos tales como hibridación o recombinación (Huson and Bryant, 2006).

“Split Network”: Los “splits network” se utilizan para representar señales incompatibles y ambiguas en un conjunto de datos. En dicha red, existen líneas paralelas, en lugar de ramas individuales y se utilizan para representar las diferencias calculadas a partir de los datos. Para poder resolver esta divergencia en los datos, es necesario que estos “splits Networks” contengan nodos que no

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

representen especies ancestrales de esta manera proporcionan un perfil implícito de la historia evolutiva.

En un “split network”, cada extremo de la rama está asociado con uno de los taxones, pero puede haber una serie de paralelas relacionadas con cada división. Todas las paralelas correspondientes a una división se destacan, así como todos los taxones en un lado de la división. Si los bordes asociados con una división concreta fuera suprimido, entonces se divide la red precisamente con los componentes que corresponden a las dos partes de la división.

La interpretación de los “split network” y los análisis estadísticos que se realizan, se basan en el conjunto subyacente de las divisiones. Una excepción es el uso de las “split network” para visualizar matrices de distancia. La distancia “fenética” entre dos taxones en un “split network” se define como la suma de los pesos longitudes de las paralelas a lo largo del camino más corto entre los taxones (Bryant y Moulton, 2004). Esta distancia puede ser calculada directamente de las divisiones y los pesos asociados y no cambia con las diferentes representaciones de los “split network”. El “split network”, es una representación gráfica de una colección de divisiones con sus respectivas ponderaciones. La interpretación de esta red depende exactamente de cómo las divisiones fueron construidas y se asignaron los pesos y varía considerablemente entre los métodos y sus diferentes aplicaciones.

“NeighborNet”: debido que se ha hecho más evidente la importancia de procesos evolutivos complejos tales como recombinación, hibridación, transferencia lateral de genes y conversión de genes, los biólogos han mostrado un interés creciente en el uso de redes (networks) como herramienta auxiliar en el análisis filogenético. En muchos casos, un solo árbol no es la imagen más exacta para representar las relaciones subyacentes de la evolución. Las redes pueden ofrecer una mejor alternativa que los árboles, ya que pueden permitir la representación simultánea de múltiples árboles, o al menos nos dan una visión adicional en la estructura interna de los datos a examinar. El “NeighborNet” es un método que selecciona y agrupa pares de taxones de forma iterativa. Sin embargo, no aglomera los datos inmediatamente como en la construcción de los árboles, sino que lo hace en una

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

etapa posterior cuando asocia pares que comparten un nodo en común. De esta manera, "NeighborNet" genera un sistema (ponderado) o "circular split system" en vez de crear un árbol, que posteriormente puede ser representado por un gráfico denominado "split graph". En estos gráficos se muestran biparticiones de los taxones o "splits" que son representados por líneas paralelas y de señales conflictivas o incompatibilidades que se observan como cajones. Una ventaja importante del enfoque de aglomeración es que "NeighborNet" tiende a producir "Networks" con mejor resolución que los producidos por otros métodos, especialmente cuando el número de taxones crece.

2.3.2.2.7 Análisis Factorial de Correspondencias (AFC): El análisis Multivariante es un conjunto de métodos estadísticos cuya finalidad es analizar simultáneamente grupos de datos en el sentido de que hay variables medidas para cada individuo u objeto estudiado. Debido a que las variables se consideran simultáneamente, estas permiten realizar interpretaciones más complejas que en los métodos univariados. El análisis multivariado utiliza las relaciones entre las variables o entre los objetos que el método univariado no considera directamente. El AFC es una técnica multivariante que analiza las relaciones de interdependencia entre variables. El AFC permite descubrir similitudes entre conjuntos de variables, presentando matrices o tablas de contingencia de frecuencias y valores promedios. Es el equivalente del procedimiento de Componentes Principales para variables cualitativas e intenta explicar una variable hipotética denominada factor, mediante un modelo lineal en el que uno o varios factores es la función de un grupo de variables perceptibles. La técnica es descriptiva para representar tablas en donde se recoge la frecuencia de ocurrencia de dos o más variables cualitativas en un conjunto de elementos. El Análisis de Componentes Principales y el Análisis Factorial de Correspondencia tienen como objetivo encontrar la estructura más sencilla reduciendo la dimensionalidad de las variables sin perder información importante. Para realizar esta reducción se simplifica el número de variables a un pequeño número de índices. Cuando trabajamos con microsatélites se cuenta con el programa Genetix v.4.05 (Belkhir

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

et al., 2003), donde elabora un cuadro que corresponde a una codificación más conveniente para los datos de la genética de los organismos diploides tal como fue propuesto por (She et al., 1987). 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 y la longitud de las cuales es la inercia. 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 contribución mayor a la inercia total. Para utilizar los datos genotípicos individuales, cada individuo está representado por su resultado para cada modalidad de cada variable categórica, asignando 0 para la ausencia, 1 para la presencia del alelo en el estado heterocigoto y 2 para el estado homocigoto. 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 variables y el cluster de cada población se representa gráficamente (Li et al., 2005).

2.3.2.2.8 Asignación de Individuos a una Población: Se ha descrito una variedad de procedimientos para obtener la correcta asignación de individuos a una población a la que podría pertenecer. Originalmente se utilizaban metodologías descritas por (Paetkau *et al.*, 1995; Rannala and Mountain, 1997; Cornuet *et al.*, 1999). Posteriormente se han utilizado otras metodologías basadas en modelos Bayesianos (Pritchard, *et al.*, 2000; Corander *et al.*, 2008) donde se considera el área geográfica, que han resultado más precisos. Otros trabajos exploran la utilización de coordenadas geográficas basadas en mosaicos de Voronoi (Durand *et al.*, 2005; Guillot, 2008; Gillot *et al.*, 2009).

Los dos métodos más utilizados para asignar individuos a poblaciones son: basados en distancias genéticas y modelos probabilísticos.

2.3.2.2.8.1 Modelos Basados en Distancias: Se han descrito anteriormente y consisten en establecer una distancia entre el individuo y la población. Se han definido numerosos métodos de distancias genéticas: las distancias entre

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

poblaciones (Cavalli-Sforza and Edwards, 1967; Nei, 1972) y las distancias entre individuos (Bowcock *et al.*, 1994). Se construye una matriz entre pares de individuos, se crea una representación gráfica con apariencia de un árbol y los grupos son identificados visualmente. La presencia de alelos nulos, patrón de mutación, y la homoplasia (similitud no debida a parentesco), pueden ser factores de error que afectan la utilidad de estas herramientas.

2.3.2.2.8.2 Métodos Probabilísticos: Funcionan con dos supuestos que deben cumplirse: que no haya desequilibrio de ligamiento y que las frecuencias alélicas se encuentren en equilibrio Hardy-Weinberg.

Método de frecuencias: Descrito originalmente por Paetkau *et al.* (1995), consiste en asignar un individuo a una población basándose en el valor de probabilidad de su genotipo individual de pertenecer a ella. La asignación por este método se realiza en tres etapas: Las frecuencias alélicas de todas las poblaciones potenciales se calculan luego, la probabilidad de ocurrencia de cada genotipo y finalmente asigna el individuo a la población en la cual el genotipo obtuvo la mayor probabilidad.

Métodos Bayesianos: (Pritchard *et al.*, 2000) introdujeron un método para identificar poblaciones diferentes considerando dos modelos: el primero es un “no admixture model” o modelo de individuos no mezclados, en el que se asume que los individuos son puros provenientes de alguna de las k poblaciones y el “admixture model” o modelo mezclado, en el que se supone que han existido cruzamientos de los ancestros; es decir, una fracción q_k del genoma de un individuo viene de la subpoblación K ($\sum_k q_k = 1$) en el que se asume que no hay ligamiento dando información propia de los ancestros. Posteriormente se incluyó en el modelo la existencia de ligamiento entre marcadores, en el modelo combinado, que contabiliza la correlación entre los marcadores ligados que surgen del resultado de esa mezcla. 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 (Falush *et al.*, 2003). Los principales supuestos para estos modelos son que las frecuencias alélicas están en equilibrio

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

de ligamiento y que existe equilibrio Hardy-Weinberg dentro de las poblaciones, por tanto, la similitud del genotipo del individuo está condicionada por las frecuencias alélicas en su población de origen (Pritchard *et al.*, 2000).

Inferencia de la Estructura Espacial de datos de una población: con el reciente mejoramiento de las técnicas moleculares combinadas con las nuevas herramientas estadísticas como la geoestadística, la máxima verosimilitud y las estimaciones Bayesianas, además de contar con ordenadores más veloces y con mayor capacidad, ha surgido un campo novedoso, la genética paisajista, que es la combinación de la genética de poblaciones y la ecología paisajista. Se define como ecología paisajista, al estudio de la interacción entre patrones espaciales y los procesos ecológicos. La genética paisajista tiene como objetivo proveer información acerca de la interacción entre el paisaje natural y los procesos microevolucionarios, tales como flujo genético, erosión genética y selección. También ayuda a la identificación de fronteras ocultas que provocan rupturas en el flujo genético a través de una población, sin causa evidente. Las dos claves de la genética paisajista son: la detección de discontinuidades genéticas y correlacionarlas con el paisaje y características del ambiente tales como, montañas o gradientes de humedad. Este enfoque es de gran utilidad para diversas disciplinas, como es el caso de biólogos evolucionistas y ecologistas para entender cómo el movimiento de individuos o gametos influyen sobre la estructura genética de una población (Manel *et al.*, 2003). Los métodos de agrupamiento y similitud tienen el potencial de congregar individuos en unidades poblacionales y detectar migrantes sin necesitar una definición a priori de establecer los límites (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003), pero no toman en cuenta la naturaleza espacial del problema de localizar discontinuidades genéticas. En otros términos, están basados sobre la suposición de que la asignación a una población es *a priori*, independiente e idénticamente distribuida entre individuos. Como consecuencia no utilizan coordenadas espaciales de los individuos muestreados, excepto en algunos esquemas *ad hoc* postproceso como los gráficos espaciales convexos sobre cada una de las poblaciones inferidas

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

(Guillot *et al.*, 2005a). El modelo propuesto por Guillot *et al.* (2005) asume que existen frecuentemente, dependencias de espacio entre individuos. Sobre la base de este supuesto se desarrollan modelos jerárquicos en que se inyecta información *a priori* sobre cómo los individuos están organizados espacialmente. Además de la detección de discontinuidades genéticas, el modelo toma en cuenta los siguientes puntos:

Eliminar coordenadas confusas de la muestra individual, estimar el número de la población en el área de estudio, cuantificar la dependencia espacial en los datos asignar el individuo a su población de origen y detectar migrantes entre poblaciones.

El conjunto de individuos muestreados es visto como la representación de una o varias poblaciones panmícticas separadas por fronteras geográficas a lo largo del espacio. Primero se especifica cómo la población está espacialmente organizada y luego se especifican las propiedades genéticas estadísticas de cada población condicionada su organización espacial.

En el modelo oculto de organización espacial mediante mosaicos de Voronoi, se toma Δ como la región geográfica en estudio. Se denota por $z = (z_1, \dots, z_n)$ al vector de genotipos de n individuos diploides observados en L loci, siendo z_i una colección de pares de alelos $z_{i,l} = \{a_{i,l}, b_{i,l}\}$, con $l = 1, \dots, L$ y se denota por $t = (t_1, \dots, t_n)$ al vector de coordenadas bidimensionales de estos individuos. Se considera que existen K diferentes poblaciones presentes en el dominio espacial bajo estudio y que estas poblaciones ocupan algún subdominio $\Delta_1, \dots, \Delta_k$. La Δ_k forma una partición de Δ , denominada $\Delta = \Delta_1 \cup \dots \cup \Delta_k$, con $\Delta_k \cap \Delta_l$, para $k \neq l$. se considera este escenario bajo el desconocimiento de la forma y localización de estos subdominios. También se asume que cada subdominio pueden ser unidos mediante polígonos convexos. Tales polígonos se localizan como variables aleatorias con distribución uniforme sobre todo el dominio espacial.

Se considera que existe un proceso de puntos aleatorios en el dominio espacial denotados como núcleos (u_1, \dots, u_m) . Cada u_i delimita un juego de A_i a su alrededor definido como $A_i = \{s, \text{dist}(s, u_i) \leq \text{dist}(s, u_j), \forall j = 1, \dots, m\}$. Se establece, A_i como al sitio geográfico más cercano a u_i que cualquier otro punto entre (u_1, \dots, u_m) . Cada

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

A_i es un polígono convexo y el conjunto de (A_1, \dots, A_m) se denomina mosaico de Voronoi de Δ . Se asume que cada una de estas A_i contiene individuos de una subpoblación solamente. Cada A_i se puede numerar entre 1 y K denotados por c (u_i). La pertenencia de cualquier punto del dominio a la población puede ser considerada como un color muchas veces referido como mosaico de Voronoi coloreado.

En este modelo, la probabilidad de que dos individuos pertenezcan a la misma población disminuye con el incremento de la distancia geográfica que hay entre ambos. Modelos de mezcla como los de Pritchard *et al.* (2000) ponen igual importancia a todas las particiones, mientras que este modelo tiende a favorecer las particiones que se encuentran organizados espacialmente.

Por otro lado tiene la ventaja que posibilita una mejor clasificación con pocos datos debido a una información previa y una inferencia directa acerca de los rangos y sus límites máximos. Sin embargo con grandes cantidades de datos para una K dada, la asignación posterior de los individuos debe ser la misma bajo ambos modelos. El parámetro λ controla el número de polígonos en Δ y por lo tanto la depende de agrupamientos ocultos espaciales. Valores bajos de λ corresponden a una partición de Δ y por lo tanto una fuerte dependencia de organizaciones espaciales ocultas de las poblaciones, mientras que altos valores de λ corresponden a una alta fragmentación y una débil dependencia espacial. Cuando el número de puntos es muy grande, cada mosaico contiene solamente una muestra individual y el modelo de mosaico se comporta de forma similar a los modelos de Pritchard *et al.* (2000) o Corander *et al.* (2003).

Diversos autores han señalado que diferentes algoritmos de agrupamiento pueden inferir diferentes soluciones de la partición óptima de un set de datos. Se han encontrado incongruencias entre BAPS, GENELAND Y STRUCTURE cuando se analizaron datos genéticos de sapos en Inglaterra (Rowe and Beebee, 2007). Este fenómeno se debe a diferencias en los modelos subyacentes, en los estimadores estadísticos o en los algoritmos utilizados para calcular los estimadores. Es importante considerar que todos los programas mencionados anteriormente se basan en metodología Monte Carlo por cadenas de Markov (MCMC) y por lo tanto

2. REVISIÓN DE BIBLIOGRAFÍA

propenso a la convergencia. Esto significa que las salidas de los programas no pueden ser en muchos casos la solución exacta sino una aproximación en que ciertas categorías permanecen desconocidas. Una estrategia eficiente es realizar un gran número de corridas y revisar aquellas que tienen resultados similares. Debido a que estas diferencias en los algoritmos pueden producir diferencias en las soluciones, sería buena práctica analizar datos genéticos con más de un método. Si las salidas coinciden, sugiere la presencia de una fuerte señal genética. Si una o varias salidas no coinciden, se podría especular que las suposiciones de las que uno parte interaccionan con el usual flujo de convergencia de MCMC. Es importante no ignorar los síntomas de convergencia evitando seleccionar el agrupamiento de manera a priori (Frantz *et al.*, 2009). En un trabajo donde se estudiaba la influencia de cinco variables sobre el agrupamiento de individuos con marcadores, tales como número de *loci*, tamaño de la muestra, número de grupos, dispersión geográfica de la muestra y suposiciones acerca de la correlación de la frecuencia alélicas (Rosenberg *et al.*, 2005) se observó que cada una de estas variables tuvo efecto sobre el “clustering” o agrupamiento. Cuando tomaban la variable dispersión geográfica, tomando las demás variables constantes, ésta tenía un efecto muy pequeño sobre la capacidad de agrupar o “clusteredness” (Helmer *et al.*, 2003). A diferencia de la dispersión geográfica, el número de *loci* y el tamaño de la muestra mostraron una fuerte correlación con la capacidad de agrupar.

Con el incremento de la cantidad de modelos y programas se consolida la necesidad de herramientas para seleccionar los modelos. Es un problema notorio en estadística y en el caso de los modelos genéticos y ecológicos ya que son esencialmente descriptivos y no hay una selección obvia sobre qué criterios deben ser utilizados para comparar modelos.



3. MATERIALES Y MÉTODOS

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Localización de las poblaciones Guaymí y Guabalá y Poblaciones en Estudio

Se obtuvieron aleatoriamente, sesenta y una (61) muestras de pelo de dos (2) poblaciones bovinas criollas Guaymí (**GY**) y Guabalá (**GUA**). Las muestras de Guaymí (36) se obtienen en la región occidental de la república de Panamá en una zona montañosa dentro de la Comarca Ngöbe-Bugle (8.433750° de latitud Norte y -81.862026° longitud Oeste >900 m.s.n.m.). Las muestras de Guabalá (25) se toman en la zona de Remedios (8.222396° de latitud Norte y -81.754001° de longitud oeste y 20 m.s.n.m.) (Figuras 1 y 2). Se incluyen muestras de poblaciones tipificadas en el Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del Grupo de Investigación AGR-218 de la Universidad de Córdoba, España. Diez razas autóctonas españolas: Berrenda en colorado, **BC** (40); Berrenda en Negro, **BN** (30); Mostrenca, **MOS** (38); Pajuna, **PAJ** (38); Retinta, **RET** (22); Negra andaluza, **NAN** (21); Toro de lidia, **LID** (17); Rubia Gallega, **RG** (43); Vaca canaria, **VCA** (44) y Palmera, **PAL** (43). Muestras de las poblaciones criollas de Latinoamérica: Texas Longhorn, **LH** (42); Criollo Poblano, **CPO** (43); Criollo de Baja California, **CBC** (21); Criollo de Chihuahua, **CHU** (19); Criollo de Nayarit, **CNY** (24); Criollo de Chiapas, **CHI** (30); Criollo Casanaré, **CC** (35); Criollo Ecuatoriano, **EC** (35); Criollo Uruguayo, **CUR** (43); Pampa Chaqueño, **PA** (50); Criollo Pilcomayo, **PGY** (36), Criollo Argentino, **CARG** (50), Criollo Patagónico, **PAT** (35). Cinco razas cebuínas: Gyr, **GYR** (23), Brahman, **BRH** (36), Red Sindhi, **SIN** (11), Guzerat, **GUZ** (15), Nelore, **NEL** (28). Tres razas exóticas: Holstein, **FRI** (23); Hereford, **HER** (28); Pardo Suizo, **SPA** (29).

3. MATERIALES Y MÉTODOS



Figura 1. Mapa de la República de Panamá



Figura 2. Área de Provincia de Chiriquí

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2 Procesamiento y Análisis de Las Muestras

Se utilizó un panel de 27 microsatélites seleccionados a partir de las recomendaciones hechas por la FAO/ISAG (Food and Agriculture Organization/ International Society of Animal Genetics) para realizar estudios de biodiversidad genética bovina (FAO, 2004). La tabla 2 muestra los datos generales de los microsatélites utilizados.

Tabla 2 Nombre del microsatélite, número cromosoma, rango, secuencia de cebador y referencia bibliográfica

Microsatélite	Cro	Rango	Cebadores	Referencia
BM1824	1	134-165	GAGCAAGGTGTTTTTCCAATC CATTCTCCAACCTGCTTCCTTG	Bishop y col., 1994
BM2113	2	104-130	GCTGCCTTCTACCAAATACCC CTTCCTGAGAGAAGCAACACC	Bishop y col., 1994
INRA23	3	75-107	GAGTAGAGCTACAAGATAAACTTC TAACTACAGGGTGTTAGATGAACTC	Vaiman y col., 1994
ETH10	5	160-195	GTTCAGGACTGGCCCTGCTAACA CCTCCAGCCCACCTTCTCTTCTC	Solinas Toldo y col., 1993
ILSTS6	7	141-182	TGTCTGTATTTCTGCTGTGG ACACGGAAGCGATCTAAACG	Brezinsky y col., 1993b
HEL9	8	102-136	CCCATTCACTCTTCAGAGGT CACATCCATGTTCTCACCAC	Kaukinen y Varvio, 1993
ETH225	9	240-260	GATCACCTTGCCACTATTTCTCCT ACATGACAGCCAGCTGCTACT	Steffen y col., 1993
MM12	9	190-225	CAAGACAGGTGTTTCAATCT ATCGACTCTGGGGATGATGT	Mommens y col., 1994
CSRM60	10	180-200	AAGATGTGATCCAAGAGAGAGGCA AGGACCAGATCGTGAAAGGCATAG	Moore y col., 1994
INRA37	10	180-200	GATCCTGCTTATATTTAACCAC AAAATTCCATGGAGAGAGAAAC	Vaiman y col., 1994
HEL13	11	215-240	TAAGGACTTGAGATAAGGAG CCATCTACCTCCATCTTAAC	Kaukinen y Varvio, 1993
INRA32	11	100-122	AAACTGTATTCTCTAATAGCTAC GCAAGACATATCTCCATTCTTT	Vaiman y col., 1994
CSSM66	14	282-315	ACACAAATCCTTTCTGCCAGCTGA AATTTAATGCACTGAGGAGCTTGG	Barendse y col., 1994
ILSTS11	14	150-170	GCTTGCTACATGGAAAGTGC CTAAAATGCAGAGCCCTACC	Brezinsky y col., 1993a
SPS115	15	100-130	AAAGTGACACAACAGCTTCTCCAG AACGAGTGCCTAGTTTGGCTGTG	Moore y col., 1994
INRA35	16	153-173	ATCCTTTGCAGCCTCCACATTG TTGTGCTTTATGACACTATCCG	Vaiman y col., 1994
TGLA53	16	150-180	GCTTTCAGAAATAGTTTGCATTCA ATCTTCACATGATATTACAGCAGA	Kappes y col., 1997

3. MATERIALES Y MÉTODOS

BM8125	17	128-157	CTCTATCTGTGGAAAAGGTGGG GGGGGTTAGACTTCAACATACG	Bishop y col., 1994
ETH185	17	105-145	TGCATGGACAGAGCAGCCTGGC GCACCCCAACGAAAGCTCCCAG	Steffen y col., 1993
INRA63	18	265-285	ATTTGCACAAGCTAAATCTAACC AAACCACAGAAATGCTTGGAAG	Vaiman y col., 1994
TGLA227	18	171-191	CGAATTCCAAATCTGTTAATTTGCT ACAGACAGAAACTCAATGAAAGCA	Kappes y col., 1997
ETH3	19	254-290	GAACCTGCCTCTCCTGCATTGG ACTCTGCCTGTGGCCAAGTAGG	Solinas Toldo y col., 1993
TGLA122	21	120-145	CCCTCCTCCAGGTAAATCAGC AATCACATGGCAAATAAGTACATAC	Barendse y col., 1994
HAUT24	22	120-146	CTCTCTGCCTTTGTCCCTGT AATACACTTTAGGAGAAAAATA	Thieven y col., 1997
BM1818	23	90-110	AGCTGGGAATATAACCAAAGG AGTGCTTCAAGGTCCATGC	Bishop y col., 1994
BM1314	26	173-203	TTCTCCTCTTCTCTCCAAAC ATCTCAAACGCCAGTGTGG	Bishop y col., 1994
HAUT27	27	203-232	TTTTATGTTTCAATTTTTTGACTGG AACTGCTGAAATCTCCATCTTA	Thieven y col., 1997

Se extrajo el ADN del pelo de la zona caudal de los animales muestreados tomando 10 hebras de pelo con folículo piloso. Se procedió a agregar a la muestra de pelo bovino 100 microlitros de una resina (BLOODCLEAN de Biotoools-Biotechnological & Medical Laboratorios, S.A). Posteriormente se somete a 95°C por 5 minutos y posteriormente se congeló a -20°C. En el caso de las muestras de sangre, se mezclaron 3 microlitros de sangre total con 100 ml de resina, se incubó a 95 °C durante 5 minutos y se conservó a -20 °C. Para llevar a cabo la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se tomaron 5 microlitros de cada muestra. Los microsátélites fueron amplificados en PCR múltiple (multiplex) según las condiciones de la Tabla 3. En el tubo de reacción hay que añadir un tampón de reacción adecuado, con una concentración de Mg²⁺ óptima para el funcionamiento enzimático, en este caso 2,5 mM, los cebadores específicos (aprox. 0,4 µM de cada uno), los desoxinucleótidos trifosfato (dATP, dTTP, dGTP y dCTP; 200 µM de cada uno), la DNA polimerasa (1 U). El uso de DNA polimerasas termoestables permite que la enzima no se desnaturalice en la etapa de calentamiento.

Debido a la elevada sensibilidad de la PCR es esencial evitar contaminaciones por DNA extraño; para ello se separan físicamente las zonas de preparación de

3. MATERIALES Y MÉTODOS

muestras, preparación de reactivos, amplificación y detección; además, es conveniente el uso de puntas de pipeta con filtros, guantes desechables y pipetas diferenciadas para manipular muestras con DNA y reactivos. Es obligado el uso de patrones alélicos en cada tanda de reacciones.

Tabla 3 Condiciones de amplificación de los microsátélites

Microsatélite	Rango	Múltiplex	TA °C	GEL	Fluorocromo	Color
HAUT27	203-232	M1	55	G1	FAM	Azul
ILSTS6	141-182	M1	55	G1	FAM	Azul
INRA35	153-173	M1	55	G1	HEX	Verde
INRA37	180-200	M1	55	G1	HEX	Verde
TGLA122	120-145	M1	55	G1	HEX	Verde
ETH10	160-195	M2	55	G1	NED	Amarillo
ETH185	105-145	M2	55	G1	NED	Amarillo
ETH3	254-290	M2	55	G1	FAM	Azul
INRA32	100-122	M2	55	G1	FAM	Azul
BM1818	90-110	M3	55	G2	NED	Amarillo
CSSM66	282-315	M3	55	G2	NED	Amarillo
ILSTS11	150-170	M3	55	G2	FAM	Azul
INRA23	75-107	M3	55	G2	FAM	Azul
TGLA227	171-191	M3	55	G2	HEX	Verde
ETH225	240-260	M4	60	G2	NED	Amarillo
HAUT24	120-146	M4	60	G2	FAM	Azul
HEL13	215-240	M4	60	G2	FAM	Azul
BM8125	128-157	M5	55	G2	NED	Amarillo
CSRM60	180-200	M5	55	G2	NED	Amarillo
MM12	190-225	M5	55	G2	HEX	Verde
BM1314	173-203	M6	55	G3	NED	Amarillo
BM1824	134-165	M6	55	G3	NED	Amarillo
INRA63	265-285	M6	55	G3	HEX	Verde
SPS115	100-130	M6	55	G3	HEX	Verde
BM2113	104-130	M7	55	G3	NED	Amarillo
HEL9	102-136	M7	55	G3	FAM	Azul
TGLA53	150-180	M7	55	G3	HEX	Verde

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Los fragmentos obtenidos de la PCR se separaron por medio de una electroforesis en un gel de poliacrilamida utilizando un secuenciador automático ABI Prism 377XL (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Se utilizó el reactivo comercial Reprogel™ 377 (Amersham Pharmacia Biotech) de acrilamida/bisacrilamida con una concentración final de 6%, que contiene un desnaturalizante a base de Urea, un iniciador para luz ultravioleta y TBE. El gel fue adherido a cristales de 28 cm de largo y 22 cm de ancho con separadores de 0,4 mm de espesor y se utilizó un peine con capacidad para 50 muestras. Para preparar el gel se tomaron 1,5 ml de la mezcla correspondiente y se le agregó 3 ml del tampón de carga (1000 ml de formamida desionizada, 200 ml de azul dextrano y 100 ml del estándar de tamaños Genescan 400HD-ROX). Se desnaturalizaron las muestras calentando a 95 °C durante 2 minutos y se cargaron 3,5 ml de las mismas en el gel. Este método de elaboración se realizó de acuerdo a las recomendaciones del fabricante y verificando que la correcta limpieza de los cristales para lectura de la fluorescencia óptima. La visualización de los geles en que se distribuye la electroforesis se puede apreciar en la siguiente figura 3.

Ya preparado el gel con las muestras de la PCR, se colocó en el secuenciador y se ajustaron las condiciones eléctricas según la casa comercial que fabricó el secuenciador. La electroforesis duró aproximadamente 2 horas y una vez pasado el tiempo se procedió a la tipificación de las muestras.

Con el programa Genescan Analysis (Genescan 672 v.3.1.2) se analizaron los datos obtenidos del secuenciador automático que proporciona información del tamaño de los fragmentos estudiados. El empleo del secuenciador automático y de las aplicaciones informáticas, ofrecen la posibilidad de marcar los cebadores de ADN con fluorocromos de tres colores diferentes (amarillo, azul y verde), usando un cuarto color (rojo) se marca un estándar de tamaños. Los fluorocromos son sustancias que al ser excitadas por un rayo láser de longitud de onda apropiada, emiten fluorescencia. Cada fluorocromo tiene un máximo de emisión dentro de un rango de longitudes de onda.

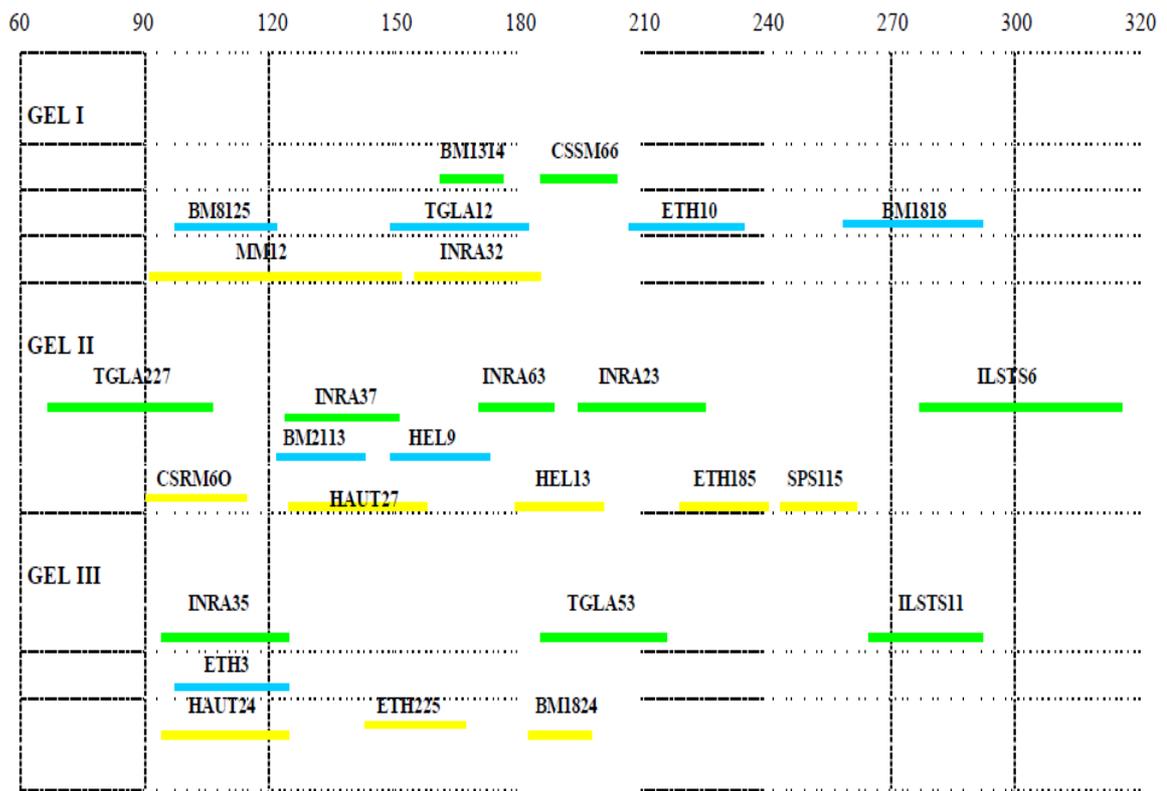


Figura 3. Distribución de los microsatélites en los geles utilizados en el secuenciador

El estándar de tamaños utilizado es Genescan 400HD-ROX, se utiliza para calcular el tamaños de los fragmentos que van desde 35 hasta 400 nucleótidos en tamaños de 50, 60, 90, 100, 120, 150, 160, 180, 190, 200, 220, 240, 260, 280, 290, 300, 320, 340, 360, 400 marcados con ROX.

Una vez que se calculado el tamaño de cada banda se seleccionan aquellas que representen un alelo y las demás, (bandas sombras o tartamudas) se descartan y procede a enviar al programa Genotyper 3.7 NT.

El programa Genotyper, analiza las gráficas de las bandas obtenidas con el programa Genescan e identifica los diferentes alelos presentes en cada uno de los microsatélites.

Se aconseja emplear una denominación alélica y no el tamaño del fragmento calculado por el programa ya que se producen errores. El protocolo que se usa para asignar el tamaño es el de construir dos curvas de regresión alrededor de cada pico detectado. Una de ellas incluye las dos bandas del estándar de tamaños

3. MATERIALES Y MÉTODOS

inmediatamente superiores y la inmediata inferior; la otra se calcula tomando como referencia las dos inferiores y la primera superior. A continuación se asigna el tamaño medio de los obtenidos en cada caso. Para no tener que trabajar con decimales, sabiendo que el número de nucleótidos es absoluto, la solución es asignar a cada alelo una denominación numérica o alfanumérica, que además facilitará el trabajo posterior de tratamiento estadístico de los datos obtenidos. La otra fuente de error se produce al comparar los resultados de electroforesis distintas. Con mucha frecuencia se observan pequeñas variaciones que pueden originar con el tiempo un error en los cálculos que, cuando se aproxima a un par de bases origina una duda severa en la identificación alélica. Este error se corrige disponiendo en todos los geles una o dos muestras de control. Las muestras de control no sólo se usan para la electroforesis sino que se amplifican con cada grupo de 46 muestras con lo que se tiene un control de la amplificación en cada caso. La ventaja de utilizar dos muestras de control, en vez de una, es que se abarcan más alelos de un mismo microsatélite y se disminuye la probabilidad de que un fallo en la amplificación o carga del gel recaiga

3.3 Análisis Estadístico

3.3.1 Variabilidad intrapoblacional: Para evaluar la variabilidad genética dentro de cada población, se calcularon los siguientes parámetros: la heterocigosis observada y esperada (H_e , H_o), total de alelos por población (A_p), número medio de alelos por población (N_a), número efectivo de alelos (N_e), Alelos únicos por población (A_u), el contenido de información polimórfica (PIC) y las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg por población. Para calcular las frecuencias alélicas, las heterocigosis y el valor de F_{is} (Wright, 1965; Weir and Cockerham, 1984)) se utilizó el programa GENETIX v. 4.02 (Belkhir et al., 2003). Para el cálculo del equilibrio Hardy-Weinberg (HW) se utilizó el programa GENEPOP v.3.1c (Raymond and Rousset, 1995) mediante la aplicación del test exacto de Fisher usando el método en cadena de Monte Carlo Markov, dememorización = 5000, 100 lotes y 10000 iteraciones por lote (Guo and Thompson, 1992). Para el cálculo

3. MATERIALES Y MÉTODOS

del Contenido de Información Polimórfica (PIC) de cada microsatélite se aplicó la fórmula propuesta por (Botstein *et al.*, 1980) empleando el complemento THE EXCEL MICROSATELLITE TOOLKIT (Park, 2001), utilizando el programa MS EXCEL® 2003. Se practicó un análisis factorial de correspondencias, mediante el programa GENETIX v. 4.02 (Belkhir *et al.*, 2003).

3.3.2 Estructura y distancia entre poblaciones: Para determinar la estructura genética de las poblaciones se practicó un análisis de varianza molecular (AMOVA), estimando los componentes de varianza entre grupos ($F_{ST}=\sigma_a+\sigma_b/\sigma_t$), entre poblaciones entre grupos ($F_{SC}=\sigma_b/\sigma_b+\sigma_c$) y total de población entre grupos ($F_{CT}=\sigma_a/\sigma_t$), mediante el paquete ARLEQUIN 3.01 (Weir and Cockerham, 1984; Excoffier, et al., 1992; Weir, 1996; Excoffier et al., 2005). También se calcularon el número medio de migrantes por población Nm y estadísticos F de Wright (1969) y Weir y Cockerham (1984) que corresponden con los estadísticos F de Wright: $F=F_{IT}$, $\theta = F_{ST}$ y $f=F_{IS}$ mediante el programa GENETIX v. 4.02 (Belkhir *et al.*, 2003). Se calcularon las matrices de distancias genéticas (Nei *et al.*, 1983) utilizando el programa POPULATIONS 1.2.28 (Olivier Langella, www.cnrsqif.fr/pge/bioinfo/populations/). Con los valores obtenidos se trazaron árboles de distancias. Para graficar los árboles de distancia se empleó el programa TREEVIEW (Page, 1996) y con la matriz de distancias D_a de Nei se construyeron “splits graph” mediante el algoritmo “NeighborNet” con el programa SPLITS TREE v 4.10 (Bryant and Moulton, 2004; Huson and Bryant, 2006).

Se utilizó la versión 2.2.3 del programa STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000), para identificar la estructura de las K poblaciones utilizadas y al mismo tiempo calcular las proporciones de mezcla (*Admixture*). El programa también permite la detección de individuos puros de los grupos formados, así como el potencial de individuos mezclados entre los diferentes K. Se aplicó un modelo Bayesiano Monte Carlo Cadena de Markov (MCMC) que utiliza modelos basados en *clusters* o agrupamiento de individuos. Los criterios de agrupación de los individuos fueron el de reducir al mínimo el equilibrio Hardy-Weinberg y la fase de desequilibrio entre *loci* dentro de los grupos. El programa DISTRUCT (Rosenberg, 2004) también fue

3. MATERIALES Y MÉTODOS

empleado en la representación gráfica de la estructura de la población, por tener una mayor variedad de colores disponibles. Se evaluó la estructura de la población utilizando todo el conjunto de la muestra ($n = 1011$), y suponiendo que estos pertenecen a un número desconocido de K grupos diferentes genéticamente. El valor de probabilidad posterior de K (log likelihood; LnL) se asignó de 2 a 33, a 1.000.000 de repeticiones MCMC y un periodo de calentamiento (burn-in period) de 200.000 sin información previa. Para estimar K , el análisis se llevó a cabo dos veces para cada valor probable. Se calculó la proporción de mezcla con la información de las poblaciones una vez obtenido el valor óptimo de K . Se determinó el promedio de asignación individual (q) definida como la proporción media de cada genotipo que se infiere y que procede de cada uno de los K ($K = 2-33$) grupos. Los coeficientes de las poblaciones muestreadas a la K ($K = 2-33$) también fueron evaluados, según lo descrito por Pritchard *et al.* (2000). Se tomó como valor umbral $q \geq 0,75$. Indicaría que los animales con $q \geq 0,75$ podrían ser asignados como representantes puros de la raza correspondiente o que pueden ser utilizados como rescatables en programas de conservación. Los individuos con $q < 0,75$ para cada grupo fueron considerados como mezclados. Del mismo modo, un grupo de la muestra fue asignado a otro grupo si su promedio q era más de 0,75, o conjuntamente, perteneciente a más de un grupo, si la q de cada grupo era inferior a 0,75.

También se utilizó un modelo Bayesiano con algoritmos de agrupamiento utilizados en estudios genéticos de población donde se incluye la distribución geográfica mediante coordenadas, para localizar discontinuidades genéticas (Guillot *et al.*, 2005; Francois *et al.*, 2006). El método se basa en un modelo jerárquico de proporciones de mezcla donde la distribución a priori de los grupos es definida como "Campos Ocultos de Distribución Aleatoria Gaussiana" (Hidden Gaussian Random Field) ubicadas sobre una red de distribución espacial o mosaico. El programa utilizado para tal fin es TESS (Chen *et al.*, 2007; Durand *et al.*, 2009a; Durand *et al.*, 2009b). Este programa busca la estructura de la población de genotipos multilocus individuales muestreados en distintas regiones geográficas en las que no se asume ninguna población predefinida. El programa

3. MATERIALES Y MÉTODOS

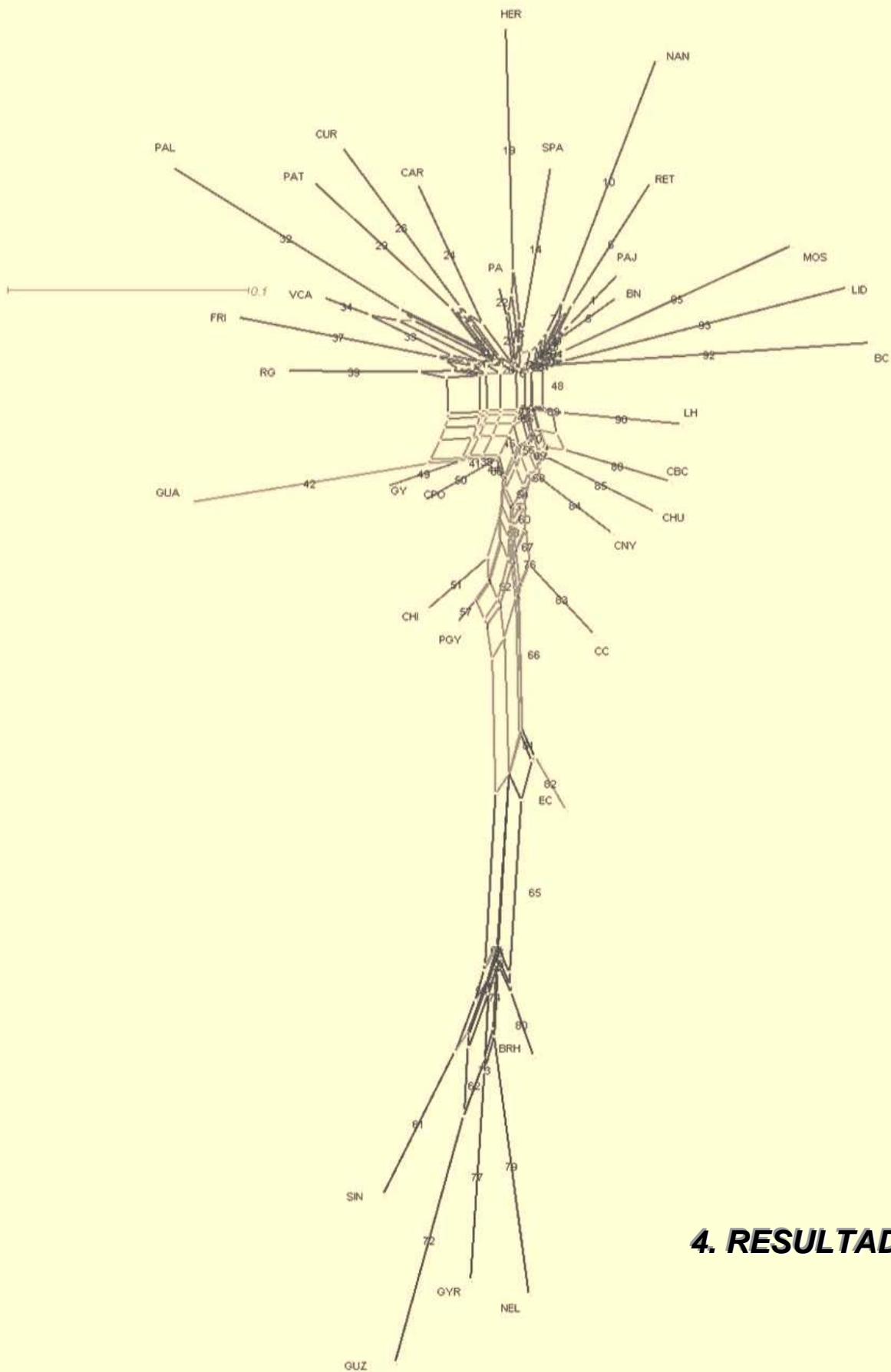
devuelve probabilidades de membresía y agrupamientos geográficos de los individuos. Para determinar la K óptima se utilizó el valor Kmax y el Criterio de Desviación de Información (DIC), que se obtuvo con una primera ronda de análisis para determinar en primera instancia los valores K en que se encuentra la población óptima con los valores más bajos de DIC y posteriormente se realizó una segunda ronda de análisis para encontrar la K óptima, de forma similar que STRUCTURE.

Los archivos resultantes de STRUCTURE y TESS se procesaron en el programa CLUMPP para estimar el valor G, Coeficiente de Similaridad Simétrica (SSC) de alineamiento entre ambas matrices $Q_{(\text{structure})}$ vs $Q_{(\text{tess})}$ y posteriormente se graficaron en DISTRUCT (Jacobson and Rosenberg, 2007).

3.3.3 Análisis de cuello de botella: Para estimar si la población ha sido afectada por una disminución en su tamaño y la generación de un cuello de botella, se utilizaron dos métodos. El primer método está basado en tres pruebas que son: la de signos, de diferencias estandarizadas y de rangos de Wilcoxon, que se utilizan para determinar el exceso de Heterocigosis (Cornuet and Luikart, 1996). El otro método, es una representación gráfica del indicador de cambio de moda (Luikart *et al.*, 1998). La distribución de H_e bajo el modelo de mutación y deriva para cada *locus* y población fue obtenida mediante la simulación de un proceso de coalescencia. Debido a que un microsatélite puede evolucionar a través de mutaciones, se utilizaron tres modelos: El modelo de alelos infinitos (IAM) que asume que cada mutación produce un alelo nuevo, diferente a los que previamente existían modelos extremos dentro del rango de posibles modelos de mutación. El IAM es más utilizado cuando se están analizando aloenzimas y el SMM presenta un modelo evolutivo similar a los microsatélites (Luikart and Cornuet, 1998). El modelo de mutación de dos fases TPM (Di Rienzo *et al.*, 1994), es un modelo intermedio entre ambos IAM y SMM, se aplicó combinando 70% SMM y 30% TPM (Luikart *et al.*, 1998). Aunque el modelo SMM presenta un modelo similar al de los microsatélites, en investigaciones hechas por Di Rienzo *et al.* (1994) concluyen que los microsatélites dinucleotícos mutan ajustándose

3. MATERIALES Y MÉTODOS

mejor al modelo IAM, por lo tanto este último sería el modelo de referencia en este estudio. Para analizar los tres modelos se utilizó el programa informático BOTTLENECK v1.2.02, <http://www.ensam.inra.fr/URLB> (Piry *et al.*, 1999).



4. RESULTADOS

4. RESULTADOS

4.1 Variabilidad genética y cuello de botella de las Poblaciones Panameñas Guabalá y Guaymí

4.1.1 Variabilidad intrarracial de poblaciones Guaymí y Guabalá

En la población Guaymí se encontró mayor polimorfismo en el *locus* TGLA227 (0,854) y el menor se encontró en el *locus* ETH225 (0,111). En la población Guabalá se observó un polimorfismo similar en el *locus* TGLA227 (0,853) sin embargo el menor valor se encontró en el *locus* INRA35 (0,406). Se observó también, un número mayor de alelos en el *loci* CSSM66, MM12 y ETH225 (10) de la población Guaymí y el menor número de alelos se encontró en el *locus* INRA35 de la población Guabalá (2), Tabla 4.

Tabla 4. Valores de N_a , N_e , H_o , H_e y PIC por *locus* y por población

Locus	N_a		N_e		H_o		H_e		PIC	
	GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY
BM 8125	5	8	3,55	3,74	0,60	0,84	0,73	0,74	0,68	0,71
BM1314	6	8	3,17	5,29	0,67	0,75	0,70	0,82	0,65	0,78
BM1818	4	5	3,56	2,90	0,83	0,72	0,73	0,66	0,67	0,59
CSSM66	5	10	3,47	6,01	0,74	0,81	0,73	0,85	0,66	0,82
ETH10	4	6	1,30	3,41	0,25	0,69	0,23	0,72	0,22	0,68
INRA32	6	7	2,98	4,45	0,71	0,69	0,68	0,79	0,61	0,74
INRA37	5	6	2,37	2,73	0,50	0,64	0,59	0,64	0,49	0,59
MM12	4*	10	2,80	5,18	0,76	0,80	0,66	0,82	0,58	0,78
TGLA122	5	9*	3,61	4,46	1,00	0,81	0,74	0,79	0,68	0,74
BM2113	7	9	6,04	5,86	0,88	0,86	0,85	0,84	0,81	0,81
CRSM60	5	6	2,28	2,73	0,48	0,67	0,57	0,64	0,48	0,57
ETH185	6*	8	3,28	3,59	0,60	0,69	0,71	0,73	0,64	0,68
HAUT27	9*	7	4,81	3,41	0,60	0,67	0,81	0,72	0,76	0,68
HEL13	6*	6*	4,34	1,95	0,62	0,55	0,79	0,49	0,74	0,45
HEL9	9*	9	6,01	5,39	0,72	0,75	0,85	0,83	0,81	0,79
ILSTS6	7	7	4,60	3,90	0,58	0,73	0,80	0,76	0,75	0,71
INRA23	8	9	6,26	5,40	0,71	0,75	0,86	0,83	0,82	0,79
INRA63	4*	6	2,69	3,55	0,50	0,69	0,64	0,73	0,55	0,67
SPS115	5	8	2,21	2,39	0,50	0,53	0,56	0,59	0,52	0,55
TGLA227	10*	9	7,58	7,54	0,76	0,83	0,89	0,88	0,85	0,85
BM1824	4*	5	2,51	4,11	0,48	0,78	0,61	0,77	0,55	0,71

4. RESULTADOS

ETH225	3	10	1,13	4,01	0,12	0,67	0,12	0,76	0,11	0,72
ETH3	6	8	3,73	3,10	0,88	0,72	0,75	0,69	0,69	0,65
HAUT24	4*	7*	3,13	3,73	0,80	0,56	0,70	0,74	0,62	0,69
ILSTS011	5	6	3,64	3,42	0,86	0,66	0,74	0,72	0,67	0,67
INRA35	2	4	1,27	1,91	0,24	0,47	0,22	0,48	0,19	0,41
TGLA53	7	9	2,53	5,00	0,56	0,86	0,62	0,81	0,56	0,78

*Microsatélites en desequilibrio HW ($p < 0,05$)

Se compararon los alelos exclusivos de cada población y se encontró que la Guaymí presenta un total de 67 alelos exclusivos frente a los 16 que posee la población Guabalá y 135 alelos que son compartidos por ambas. La utilidad de estos resultados radica en su uso potencial para trabajos de depuración de las dos poblaciones, pero siempre y cuando se hayan tomado las previsiones de lograr la identificación correcta de ejemplares representativos de las poblaciones y que éstas sean homogéneas. Las evaluaciones fenotípicas no garantizan siempre una clara estimación de este hecho. Pero esta afirmación solo puede hacerse cuando se ha analizado toda la población. Además se debe garantizar que ninguno de la otra lo posee. Por otro lado, tiene el inconveniente que no todos los ejemplares tienen forzosamente el alelo. La mejor herramienta para hacer asignación de un individuo a una población es emplear la fórmula genética compuesta por un número de marcadores entre 20 y 30. Si realmente las poblaciones son diferentes y homogéneas la asignación es segura.

En la tabla 5 se muestran los datos comparativos de la heterocigosis observada y esperada, el PIC, el número medio de alelos, el F_{IS} y el total de alelos, que son mayores en la población Guaymí que en la población Guabalá.

Tabla 5. Valores medios y desviaciones estándar (entre paréntesis) de Heterocigosis, PIC, N_e , N_a , F_{IS} y Total de alelos de poblaciones Guabalá y Guaymí

Población	H_e	H_o	PIC	N_e	N_a	A_p	F_{IS}^*
Guabalá	0,648 (0,19)	0,628 (0,21)	0,606 (0,18)	3.51 (1.6)	5.6 (1.9)	151	0,053
Guaymí	0,724 (0,09)	0,710 (0,10)	0,690 (0,11)	4.04 (1.3)	7.5 (1.7)	202	0,033

* F_{IS} calculados en 1000 bootstraps; A_p : total de alelos por población

4. RESULTADOS

El valor de F_{IS} en ambas razas indica que los niveles de endogamia son considerados bajos en la Guaymí y de bajo a moderados en Guabalá (Wright, 1943). Respecto a los estadísticos F de Wright para los 27 microsatélites en las 2 poblaciones, los valores promedio y su respectivo intervalo de confianza fueron: $F_{IS}= 0,041$ (0,0108 - 0,0711), $F_{IT}= 0,107$ (0,0762 - 0,138) y $F_{ST}= 0,0686$ (0,0455 - 0,096).

Ambas poblaciones se sometieron a un análisis factorial de correspondencias y se observó que el eje horizontal explica el 6.00% de la variación y el vertical explica el 5.24% de la variación, dando un total de 11.24% entre ambos grupos (Figura 4).

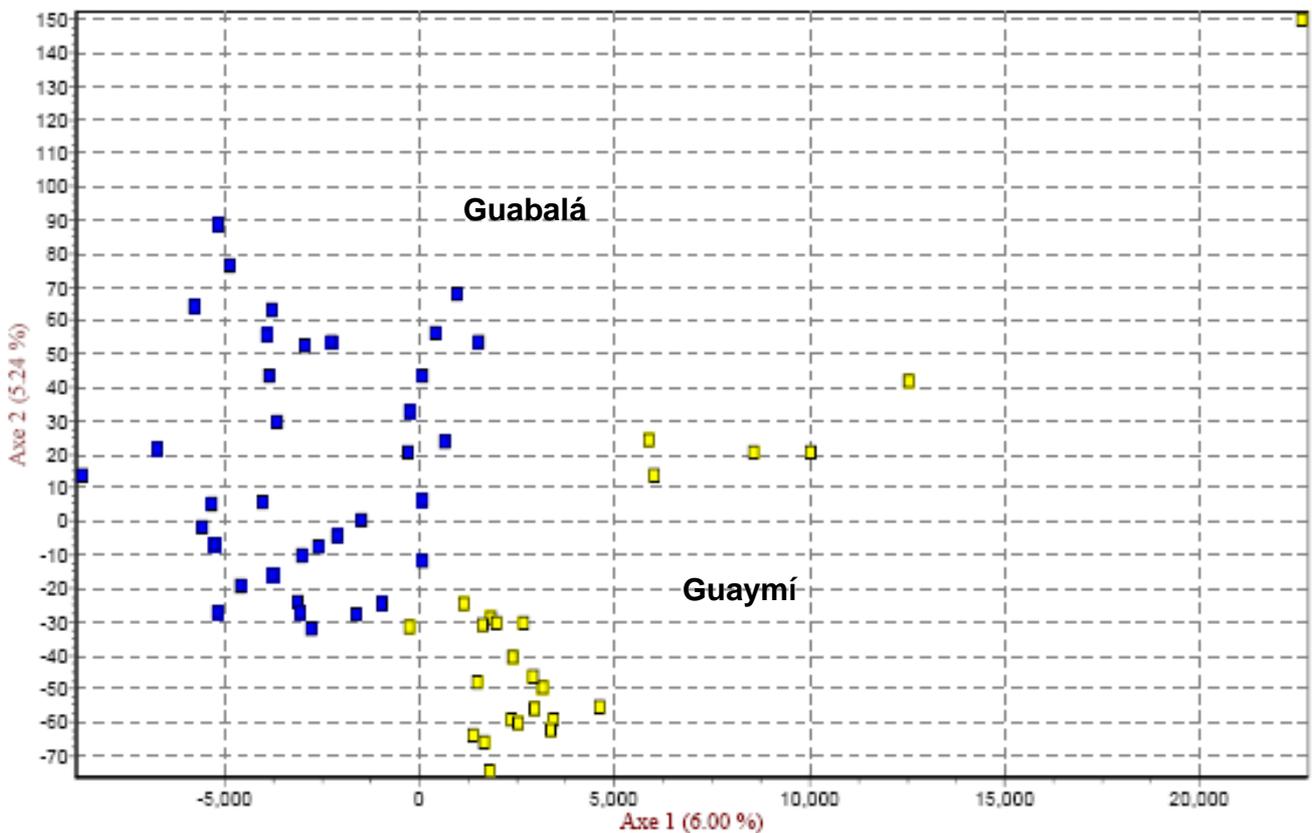


Figura 4. Análisis factorial de correspondencias de poblaciones Guabalá y Guaymí

4. RESULTADOS

Cabe destacar sobre este análisis la mayor dispersión de los puntos de la Guaymí en comparación con Guabalá.

4.1.2 Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guabalá (GUA)

Se encontró que la desviación de equilibrio de Hardy-Weinberg fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$) para los *loci* TGLA122, HAUT27, HEL13, HEL9, ILSTS6, INRA63, TGLA227, BM1824, HAUT24, (9/27) con lo cual indica que la población Guabalá ha estado bajo fuerzas que han cambiado la frecuencia genotípica también el tamaño efectivo de la población pudo afectar este equilibrio (Cañón *et al.*, 2000). La importancia del equilibrio radica en que es una condición previa para realizar evaluaciones posteriores, como el uso de modelos bayesianos para determinar su estructura genética (Pritchard *et al.*, 2000). El número medio de alelos es de 5,63 y la media del contenido de PIC de 0,604; el *locus* con mayor valor fue TGLA227 con 0,856 y el menor valor se encontró en ETH225 con 0,107. Cabe destacar que la mayoría de los marcadores empleados estuvieron en la categoría de altamente informativos, a excepción de SPS115, CRSM60 e INRA37 quienes mostraron valores medianamente informativos de 0,5031, 0,4916 y 0,4824 respectivamente y los *loci* ETH10, INRA35 y ETH225 mostraron valores poco informativos de 0,211, 0,200 y 0,107 respectivamente (Botstein *et al.*, 1980; Martínez *et al.*, 2005).

Tabla 6. Media de valores de variabilidad genética de bovino criollo Guabalá (GUA)

Población	Loci	H _e	H _o	PIC	N _a	F _{IS}
Guabalá	27	0,646	0,627	0,604	5,630	0,050

Los resultados de los análisis de cuello de botella, muestran diferencias en cuanto a las probabilidades en las pruebas y modelos. En el caso de la prueba de signos, el número esperado de *loci* con exceso de heterocigosis (Het) y las respectivas probabilidades fueron de 15,65, 15,85 y 15,97 y 0,009, 0,150 y 0,577 para los

4. RESULTADOS

modelos IAM, TPM y SMM respectivamente. En este caso solo se rechaza la hipótesis nula en el modelo IAM. En cuanto a la prueba de diferencias estandarizadas, se observa que se rechaza la hipótesis nula en los modelos IAM y SMM (0,0005 y 0,043) pero no en el TPM (0,073). La prueba de rangos de Wilcoxon mostró rechazo en la hipótesis nula en los modelos IAM (0,0007) y TPM (0,029) y no se mostró rechazo en el modelo SMM (0,727) ver Tabla 7.

Tabla 7. Pruebas de hipótesis nula con tres modelos de evolución de microsatélites de criollo Guabalá

Prueba/Modelo	IAM		TPM		SMM	
Prueba de signos: número de <i>loci</i> con exceso de heterocigosis (probabilidad)	15,67	0,009*	15,85	0,150	15,97	0,577
Prueba de diferencias estandarizadas: T ₂ Valores (probabilidad)	3,32	0,0005*	1,45	0,073	-1,71	0,043*
Prueba de rangos de Wilcoxon		0,0007*		0,029*		0,727

*Rechazo de hipótesis nula

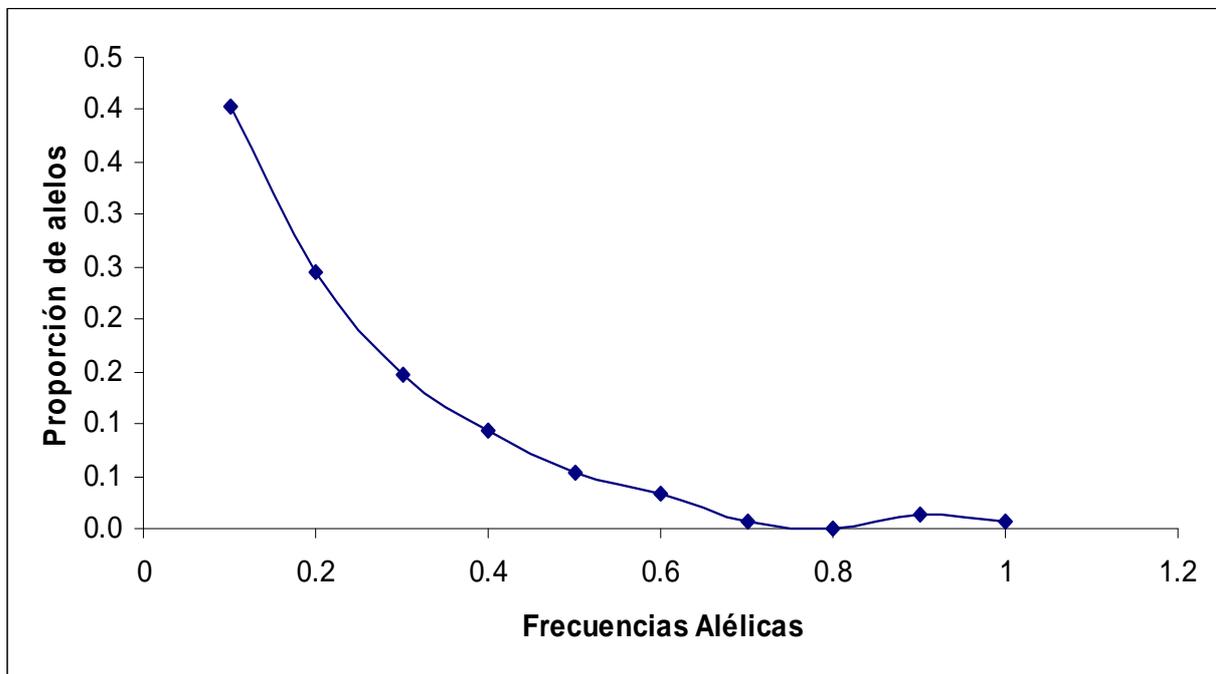


Figura 5. Análisis de cambio de moda para prueba de cuello de botella en bovino criollo Guabalá

4.1.3 Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guaymí (GY)

Se encontró que la desviación de equilibrio de Hardy-Weinberg fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$) para los *loci* BM2113, HEL9 y HAUT24 (3/27) con lo cual estaríamos estimando que la población Guaymí tiene menos microsatélites desequilibrados que los encontrados en la población Guabalá (Villalobos *et al.*, 2009). El número medio de alelos obtenidos fue de 7,4 y un total de alelos en la población de 202. La media del contenido de PIC fue de 0,6899; el *locus* con mayor valor fue TGLA227 con 0,8553 y el menor valor se encontró en INRA35 con 0,4048. Todos los marcadores empleados estuvieron en la categoría de altamente informativos, a excepción de HEL13 e INRA35 quienes mostraron valores medianamente informativos de 0,455 y 0,405 respectivamente. Los valores de heterocigosis media esperada y observada fueron de 0,735 y 0,709 respectivamente. En la Tabla 8 se incluyen los resultados de variabilidad genética obtenidos en diferentes trabajos

Tabla 8. Media de valores de variabilidad genética de bovino criollo Guaymí y otras poblaciones autóctonas criollas y exóticas

Población	Loci	He	Ho	Na	Fis	Ref.
Guaymí	27	0,735	0,709	7.40	0,036	Este trabajo
Guabalá	27	0,646	0,6265	5,63	0,050	Villalobos, <i>et al</i> 2009
Argentino	27	0,651	0,6663	5,93	0,066	Martínez, 2008
Patagónico	27	0,611	0,5795	5,04	-0,009	Martínez, 2008
Hereford	27	0,589	0,559	4,93	0,073	Quiroz-valiente, 2007
Pajuna	27	0,706	0,683	7,24	0,046	Quiroz-valiente, 2007
Mostrenca	27	0,593	0,606	5,26	-0,010	Quiroz-valiente, 2007
Romosinuano	12	0,780	0,590	5,50	0,25	Barrera et al., 2006
Costeño	12	0,770	0,640	5,50	0,16	Barrera et al., 2006
Blanco orejinegro	12	0,800	0,720	5,80	0,10	Barrera et al., 2006

Los resultados de los análisis de cuello de botella (Tabla 9) muestran diferencias en cuanto a las probabilidades en las pruebas y modelos que fueron utilizados. En

4. RESULTADOS

el caso de la prueba de signos, el número esperado de *loci* con exceso de heterocigosis (Het) y las respectivas probabilidades fue de 16,01, 16,21 y 16,01 y 0,0037, 0,4397 y 0,0000 para los modelos IAM, TPM y SMM respectivamente. En este caso, al igual que la población Guabalá, también se rechaza la hipótesis nula en el modelo IAM y SMM. En cuanto a la prueba de diferencias estandarizadas, se observa que se rechaza la hipótesis nula en los modelos IAM y SMM (0,0006 y 0,0000) pero no en el TPM (0,3252). La prueba de rangos de Wilcoxon mostró rechazo en la hipótesis nula en el modelo IAM (0,0005) y no se mostró rechazo en el modelo TPM (0,1010) y SMM (0,9995).

Tabla 9. Pruebas de hipótesis nula con tres modelos de evolución de microsatélites de criollo Guaymí.

Prueba/Modelo	IAM		TPM		SMM	
1. Prueba de signos: número de <i>loci</i> con exceso de heterocigosis (probabilidad)	16,01	0,0037*	16,21	0,4397	16,01	0,0000*
2. Prueba de diferencias estandarizadas: T ₂ Valores (probabilidad)	3,25	0,0006*	0,45	0,3252	-4,75	0,0000*
3. Prueba de rangos de Wilcoxon		0,00005*		0,10107		0,9995

*Rechazo de hipótesis nula

Como el modelo IAM muestra rechazo en la hipótesis nula ($p > 0,05$), se concluye que el equilibrio de mutación y deriva no se cumple. Di Rienzo y col. (1994) observaron que el modelo IAM se ajusta mejor que el SMM cuando se trata de microsatélites dinucleotídicos por lo que los resultados que obtenemos con este modelo son más creíbles que los otros.

En lo que se refiere al análisis de cambio de moda, se observan contradicciones con el modelo anterior ya que mostró la existencia de una alta proporción de alelos en las frecuencias alélicas más bajas, por lo que según el mismo, las poblaciones bovinas Guabalá y Guaymí no han sufrido cuello de botella en el pasado reciente (Figuras 5 y 6)

4. RESULTADOS

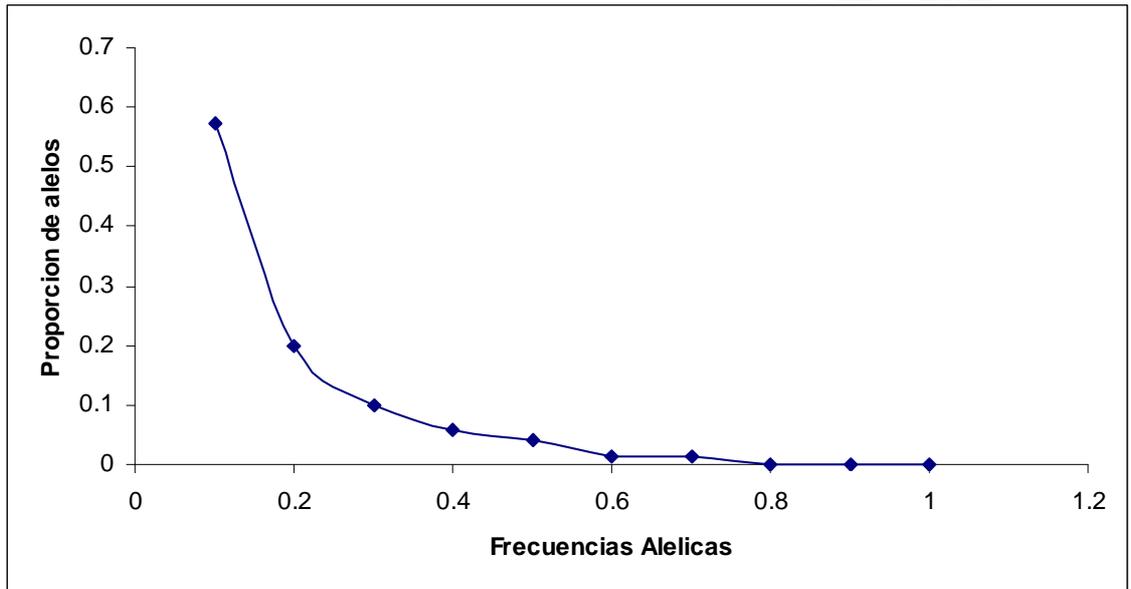


Figura 6. Análisis de cambio de moda para prueba de cuello de botella en bovino criollo Guaymí

4.2 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y algunas razas Autóctonas Españolas

4.2.1 Diversidad Genética

La Tabla 10 muestra los valores de A_p , N_a , N_e , H_o , H_e y F_{IS} para cada población. Los mayores A_p , N_a , y N_e se encontraron en la población Guaymí con 203, 7,48 y 3,96 respectivamente. La población con menores A_p y N_a fue en Toro de Lidia con 123 y 4,56 respectivamente y Palmera con N_e 2,768. El conteo de A_u mostró que la raza Negra Andaluza obtuvo mayor cantidad (13) mientras que Toro de Lidia obtuvo un alelo exclusivo. Los resultados de A_p para los microsatélites estudiados mostraron que el TGLA53 y TGLA227 mostraron los valores más altos con 113 y 105 respectivamente; el ILSTS011 mostró el valor más bajo con 39. Por otro lado los microsatélites INRA37, INRA32, CSRM60 y TGLA53, obtuvieron los valores más altos de alelos privados con 6, 4, 4 y 4 respectivamente. Resultados similares se han encontrado en INRA37, INRA32 y CSRM60 con valores de 5, 5 y 2 respectivamente (Quiroz-Valiente, 2007). Los valores de H_e tuvieron un rango mínimo de 0,566 (Palmera) y máximo de 0,740 (Berrenda en Colorado). La H_o obtuvo un rango mínimo de 0,552 (Berrenda en Negro) y máximo de 0,710 (Guaymí y Retinta). Los valores de H_e , H_o , A_p y N_a son similares a los reportados por Quiroz-Valiente (2007) en las poblaciones Berrenda en Colorado, Berrenda en Negro, Mostrenca, Pajuna, Vaca Canaria y Pampa Chaqueño; valores más altos de H_e y H_o y más bajos de N_a en la raza Retinta (Cañón *et al.*, 2001) y los valores más bajos de H_e , H_o y N_a en la Mostrenca (Martínez *et al.*, 2005). Se obtuvo un mínimo de dos alelos en GA, Berrenda en Negro, Toro de Lidia y Palmera y el número máximo de alelos se observó en la Vaca Canaria con trece. Se obtuvieron valores de $F_{IS} < 0,10$, reflejando consanguinidades de bajas a moderadas (Arora and Bhatia, 2004; Barrera, 2006). Los valores de H_o fueron mayores que H_e en las poblaciones Mostrenca y Palmera, reflejando F_{IS} negativo en cada caso. Valores negativos de F_{IS} podrían indicarían mayores niveles de heterocigosis observada que los esperados bajo equilibrio, lo que puede ser consecuencia del

4. RESULTADOS

denominado efecto Wahlund si las poblaciones en este estudio son resultado de apareamientos recientes entre animales pertenecientes a líneas o ganaderías genéticamente distantes del mismo encaste (Cañón, 2007).

Tabla 10. Valores de Heterocigosis esperada y observada (H_e y H_o), número medio y efectivo de alelos (N_a , N_e), alelos únicos (Au), total de alelos (Ap) y F_{IS} de poblaciones criollas panameñas y autóctonas españolas

POP	Tamaño	# Loci	H_e	H_o	N_a	N_e	Au	Ap	F_{IS}
Berrenda en Colorado	40	24	0,740	0,690	7,375	3,915	6	178	0,081
Berrenda en Negro	30	27	0,600	0,552	4,889	2,774	2	132	0,098
Mostrenca	38	27	0,591	0,605	5,222	2,686	2	141	-0,010
Pajuna	38	25	0,707	0,681	7,160	3,601	3	180	0,049
Retinta	22	27	0,710	0,710	6,074	3,914	2	166	0,024
Negra Andaluza	21	27	0,668	0,632	5,963	3,437	10	164	0,078
Lidia	17	27	0,584	0,575	4,556	2,774	1	123	0,046
Rubia Gallega	43	27	0,689	0,685	6,481	3,787	3	178	0,017
Vaca Canaria	44	27	0,696	0,666	7,037	3,889	8	191	0,055
Palmera	43	27	0,566	0,591	5,074	2,768	2	137	-0,032
Guabalá	25	27	0,648	0,628	5,593	3,799	2	151	0,052
Guaymí	36	27	0,724	0,710	7,481	3,965	6	203	0,033

* F_{IS} calculados en 1000 bootstraps

Los valores de equilibrio Hardy-Weinberg por *locus* y por población (Tabla 11) muestran que la población que presenta mayor cantidad de *loci* en desequilibrio es Berrenda en Negro con 10, lo que representa un 22% del total de *loci* en el estudio (BM1818, CSSM66, BM2113, HAUT27, HEL9, SPS115, TGLA227, ETH3, HAUT24, INRA35) la población con menor cantidad *loci* en desequilibrio fue Toro de Lidia con 2 en los microsatélites HEL9 y ETH3 (4%). La raza Mostrenca y Pajuna no mostró ningún microsatélite desequilibrado. El desbalance de microsatélites en múltiples poblaciones, puede ocurrir por amplificación diferenciada o bien por fallas de criterio en la tipificación de alelos, particularmente cuando la muestra es de baja calidad o de tipo no invasiva como las muestras de heces (Bradley and Vigilant, 2002; Hoffman and Amos, 2005; Quiroz *et al.*, 2007).

4. RESULTADOS

Cuando existen varios microsatélites desbalanceados en una población, revela que están operando fuerzas que cambian las frecuencias genotípicas ya sea por deriva genética, selección o migración (Pepin *et al.*, 1995; Quiroz-Valiente, 2006; Quiroz *et al.*, 2007). En el caso particular de la población Guabalá que presenta 7 microsatélites en desequilibrio, se puede atribuir a un proceso de selección empírico por parte de los propietarios de los primeros núcleos, de los cuales se originó el fenotipo actual.

Tabla 11. Equilibrio Hardy-Weinberg por *loci* y población

Locus	BC	BN	MOS	PAJ	RET	NAN	LID	RG	VCA	PAL	GUA	GY	Total
BM 8125													0
BM1314													0
BM1818		*											1
CSSM66		*										*	2
ETH10	*				*								2
INRA32													0
INRA37	*				*				*				3
MM12													0
TGLA122											*		1
BM2113		*			*							*	3
CRSM60										*			1
ETH185										*			1
HAUT27		*							*		*		3
HEL13	*										*		2
HEL9	*	*			*		*	*			*	*	7
ILSTS6						*							1
INRA23					*								1
INRA63	*										*		2
SPS115		*											1
TGLA227		*						*			*		3
BM1824													0
ETH225													0
ETH3		*					*		*				3
HAUT24		*									*	*	3
ILSTS011													0
INRA35		*			*	*		*					4
TGLA53								*		*			2
	5	10	0	0	3	5	2	4	3	3	7	4	

*Microsatélites en desequilibrio HW ($p < 0,05$)

El análisis factorial de correspondencias en la figura 7 mostró tres agrupamientos: las poblaciones insulares en el cuadrante superior izquierdo, las panameñas en el

4. RESULTADOS

superior derecho y las españolas peninsulares en el inferior derecho. El eje 1 explica el 17,88% y el eje 2 explica el 13,76%.

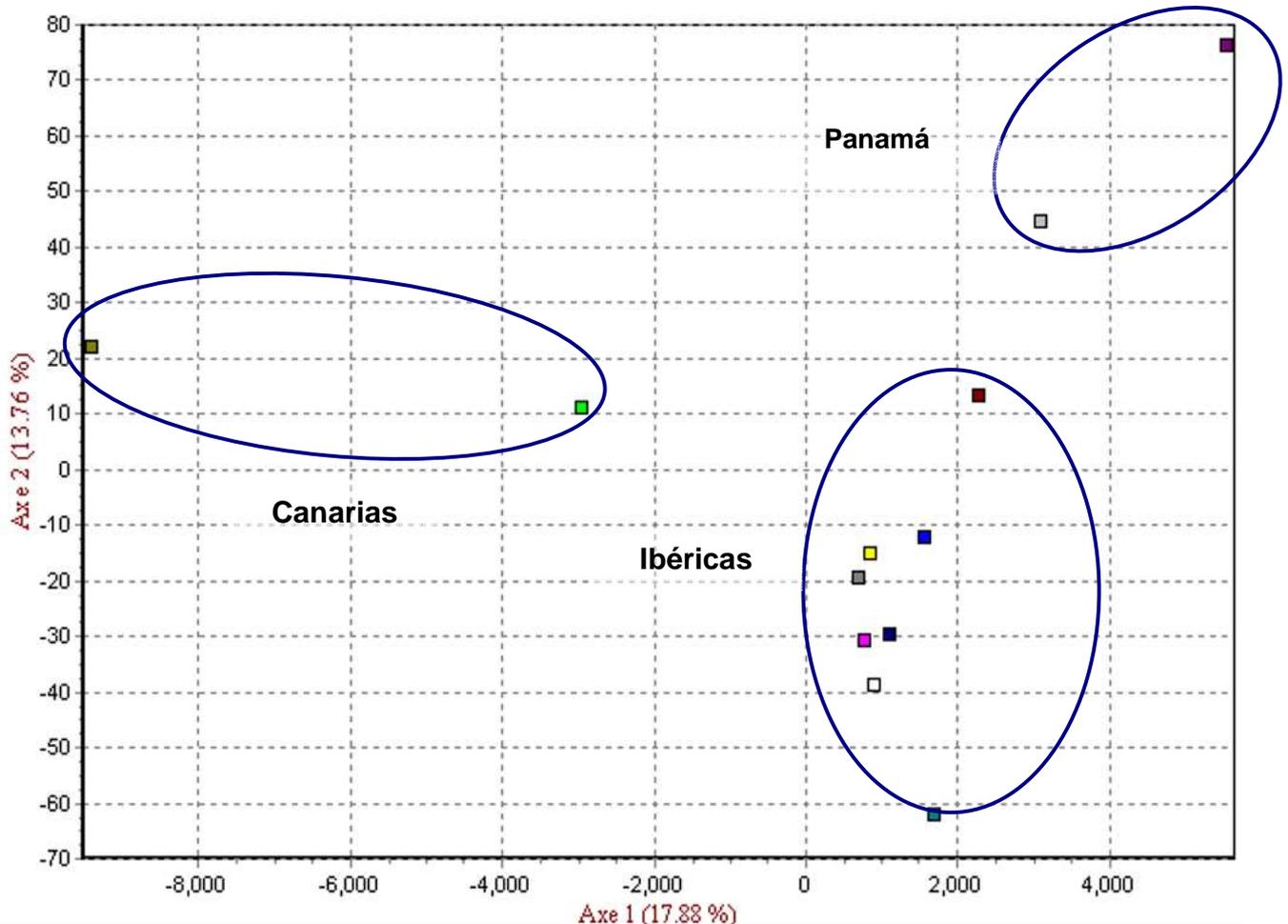


Figura 7. Análisis Factorial de correspondencias de poblaciones Españolas Canarias, españolas peninsulares y panameñas

La tabla 12 muestra el análisis de AMOVA e índices de fijación F_{ST} , con la finalidad de cuantificar el grado de diferenciación genética entre las 2 poblaciones criollas panameñas, 2 españolas insulares (Canarias) y las 8 españolas peninsulares.

Se observa que existe una mayor diferenciación genética entre las poblaciones criollas panameñas y las españolas insulares con 4,69, ($p < 0,01$) seguida de las poblaciones peninsulares con 1,67, ($p < 0,01$). Las diferencias entre las poblaciones dentro de grupo fue ligeramente mayor en las insulares (9,00).

Tabla 12. Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, españolas insulares y españolas ibéricas, F_{ST} y N_m (Barton and Slatkin, 1986)

Población	Fuente de Variación	% variación	Índice de fijación F_{ST}
Panameñas y españolas insulares	Entre grupos	4,69*	0,1369
	Entre poblaciones dentro de grupos	9,00	
Panameñas y españolas peninsulares	Entre grupos	1,67*	0,1034
	Entre poblaciones dentro de grupos	8,67	

* $P < 0,01$

Estos resultados son similares a los encontrados por Quiróz-Valiente (2007) al comparar la diferenciación genética entre poblaciones criollas mexicanas con españolas insulares y españolas peninsulares encontrando un porcentaje de diferenciación de 3,59 y 1,53% respectivamente. La tabla 13, muestra el N_m de las diferentes poblaciones españolas y panameñas para la estimación del flujo genético según Wright (1969). Se observa que los valores más altos de N_m para los Guaymí fue **BC:GY** seguido de **RG:GY** con 7,05 y 5,03 respectivamente y para Guabalá, **BC:GUA** y **RG:GUA** con 2,21 y 2,17 en el orden acostumbrado. Los valores más bajos de N_m fueron para Guaymí, **BN:GY** y **PAL:GY** con 1,90 y 1,39 respectivamente y para Guabalá, **LID:GUA** y **PAL:GUA** con 1,17 y 0,85 correspondientemente, por lo que existiría un mayor flujo de genes entre las poblaciones Guaymí con Berrenda en Negro, Pajuna y Rubia Gallega respectivamente que el existente entre Guabalá y Guaymí.

4. RESULTADOS

Tabla 13. Valor de Nm de diferentes poblaciones panameñas y españolas (Wright, 1969)

	BC	MOS	PAJ	RET	NAN	LH	RG	VCA	PAL	GUA	GY
BC	2,11	2,77	17,73	6,51	3,47	2,84	5,28	8,03	1,84	2,21	7,05
BC	-	1,04	1,87	1,59	1,47	1,17	1,85	1,65	0,91	1,24	1,90
MOS	-	-	2,41	1,75	1,21	1,28	1,60	1,84	0,94	1,18	2,03
PAJ	-	-	-	6,21	3,25	2,15	4,72	5,33	1,63	1,83	5,06
RET	-	-	-	-	2,74	2,31	3,10	3,08	1,33	1,62	3,20
NAN	-	-	-	-	-	1,47	2,76	2,12	1,04	1,43	2,29
LID	-	-	-	-	-	-	1,83	2,03	0,89	1,17	2,12
RG	-	-	-	-	-	-	-	3,55	1,24	2,17	5,03
VCA	-	-	-	-	-	-	-	-	2,02	1,81	4,14
PAL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,85	1,39
GUA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,40

La tabla 14 (debajo de la diagonal) muestra los valores F_{st} entre las poblaciones panameñas y las españolas. En el caso de la población Guaymí, los menores valores se observan entre **GY:BC** (0,0342), **GY:RG** (0,0474). La mayor diferenciación se observa entre **GY:PAL** (0,1521) y **GY:LID** (0,1090). Por otro lado, en la población Guabalá los menores valores se observan entre **GUA:BC** (0,1039) y **GUA:RG** (0,1153) y la mayor diferenciación **GUA:LID** (0,1932) y **GUA:MOS** (0,1882), la diferencia entre **GY:GUA** (0,0709), relación mucho mayor que la encontrada con **GY:BC** y **GY:RG**.

Estos valores son coherentes y correspondientes con los valores encontrados en la tabla anterior donde se compara los valores de Nm y se establecería una relación entre las poblaciones panameñas y españolas.

4. RESULTADOS

Tabla 14. Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones pareadas (debajo de la diagonal)

	BC	BN	MOS	PAJ	RET	NAN	LID	RG	VCA	PAL	GUA	GY
BC	-	0,196	0,156	0,066	0,121	0,180	0,182	0,135	0,116	0,213	0,213	0,124
BN	0,086	-	0,273	0,199	0,245	0,249	0,265	0,217	0,226	0,310	0,291	0,226
MOS	0,090	0,177	-	0,159	0,209	0,279	0,240	0,214	0,203	0,290	0,290	0,207
PAJ	0,015	0,102	0,100	-	0,117	0,183	0,202	0,134	0,130	0,222	0,236	0,137
RET	0,031	0,127	0,136	0,034	-	0,195	0,226	0,171	0,177	0,269	0,273	0,208
NAN	0,051	0,122	0,172	0,057	0,072	-	0,262	0,219	0,229	0,307	0,316	0,244
LID	0,085	0,196	0,174	0,106	0,095	0,135	-	0,234	0,221	0,316	0,318	0,227
RG	0,042	0,113	0,130	0,051	0,061	0,067	0,126	-	0,137	0,267	0,208	0,142
VCA	0,030	0,114	0,114	0,046	0,058	0,078	0,114	0,054	-	0,163	0,244	0,166
PAL	0,125	0,209	0,207	0,138	0,142	0,192	0,223	0,170	0,099	-	0,353	0,257
GUA	0,103	0,156	0,188	0,124	0,141	0,152	0,193	0,115	0,126	0,244	-	0,152
GY	0,034	0,103	0,099	0,049	0,067	0,078	0,109	0,047	0,048	0,152	0,070	-

La figura 8 muestra el árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining. En esta figura, el árbol está formado por cinco ramales principales (rojo, azul, verde, café y turquesa): en el ramal rojo, las poblaciones panameñas Guaymí y Guabalá se agrupan con 98% de remuestreo (bootstrap), seguida de la raza Rubia Gallega con 74% de remuestreo. En el ramal café se observan las poblaciones Palmera y Vaca Canaria con 99% de remuestreo. Los otros tres ramales principales están compuestos por las poblaciones, Berrenda en Negro y la Negra Andaluza (azul); Mostrenca y Toro de Lidia (verde) y Berrenda en Colorado, Pajuna y Retinta (turquesa).

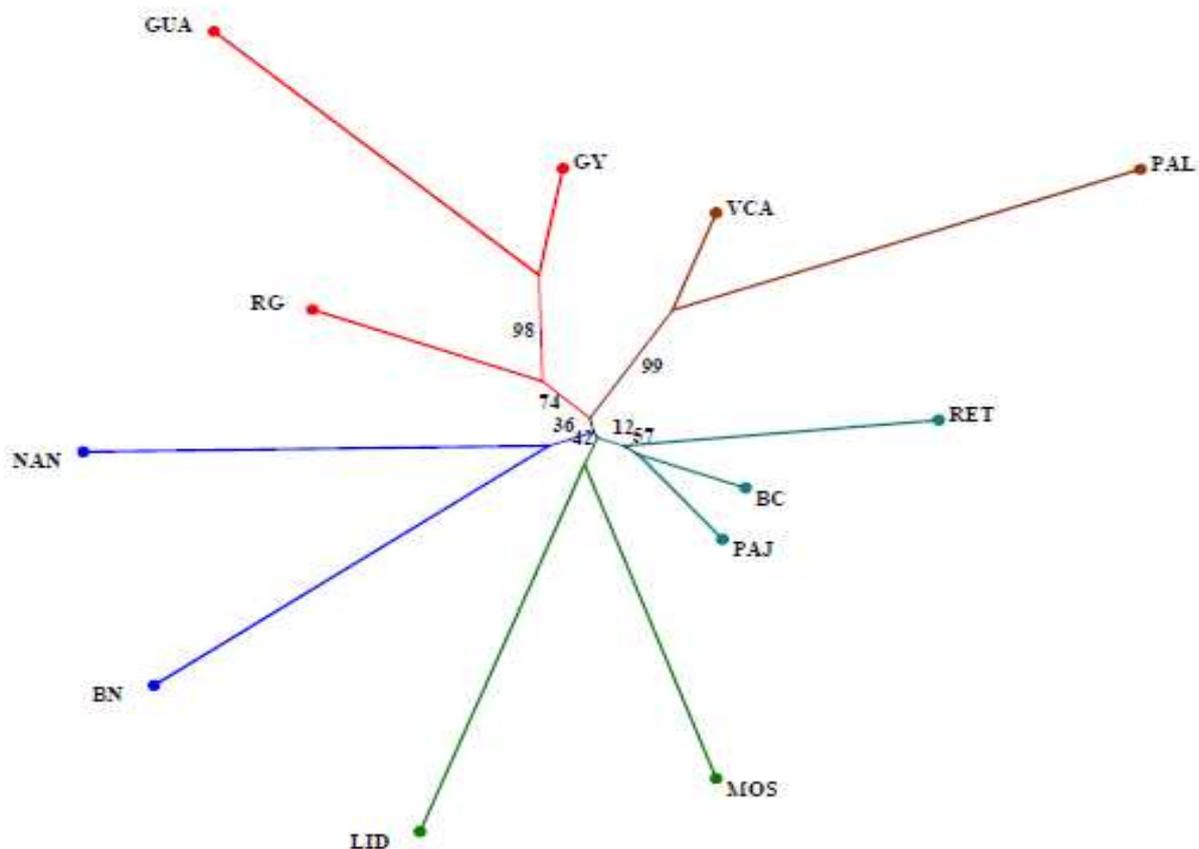


Figura 8. Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining

Al comparar las poblaciones mediante las distancias de Nei (Tabla 13 encima de la diagonal) se observa diferencias, en cuanto al orden de distancias. Valores mínimos entre **GY:BC** (0,1244), seguido de **GY:PAJ** (0,1374). La mayor diferenciación se observa entre **GY: PAL** (0,2574) y **GY:NAN** (0,2441). Por otro lado, en la población Guabalá los menores valores se observan entre **GUA:BC** (0,2136) y **GUA:RG** (0,2089) y la mayor diferenciación **GUA:PAL** (0,3536) y **GUA:LID** (0,3183); la diferencia entre **GY:GUA** (0,1529) es mayor que entre las otras poblaciones, tomando en cuenta que están localizadas dentro de la misma provincia, pero en diferentes zonas agroecológicas: la Guaymí se encuentra en zona de montaña y la Guabalá en la zona de bajura tropical.

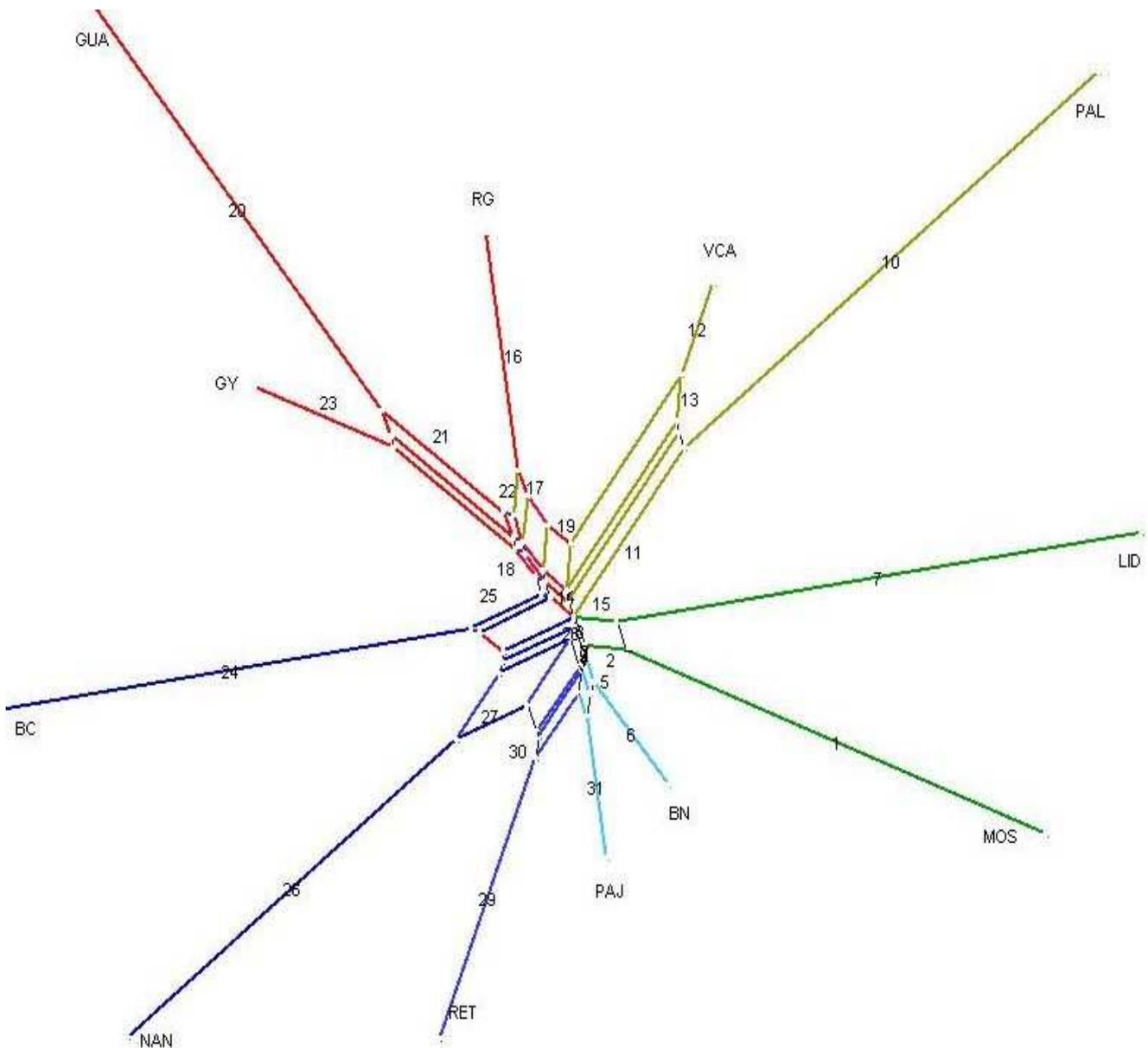


Figura 9. Split graph con el método de NeighborNet de poblaciones panameñas y españolas

La figura 9 muestra el *splits graph* obtenido a partir de la matriz de distancias de Nei en la cual muestra una mejor resolución en la representación de las relaciones entre las poblaciones panameñas y españolas. En este sistema circular, las relaciones de distancia son iguales a la suma de los pesos de los *splits* que los separan (Bryant and Moulton, 2004). En esta representación se observan 31 *splits*

4. RESULTADOS

que asocian las poblaciones mediante diferentes pesos asignados a un respectivo *split* y cuya suma crea una matriz de distancias que se puede leer de forma lineal. En el caso de las poblaciones panameñas, existen *splits* que relacionan las poblaciones de forma similar a los árboles filogenéticos, pero existen otras relaciones que estos árboles no pudieron resolver. En este caso hay *splits* que relacionan las poblaciones panameñas con mejor resolución. El *split* 17 **GUA:RG** y *splits* 18 **GY:GUA:RG**. Existe un tercer *split* (19) donde se relacionan **BC:GY:GUA:RG** y finalmente, *split* 15 relaciona **GY:GUA:RG:VCA**. (El orden en que están posicionadas las poblaciones es representativo de las distancias).

Se observa además que, aunque la población Guabalá está relacionada con Rubia Gallega y Vaca Canaria, no se observa relación entre Rubia Gallega y Vaca Canaria, por lo que se puede determinar que las relaciones entre las poblaciones es mas compleja que la representación en un árbol de relaciones filogenéticas. Además esta herramienta permite tomar decisiones sobre el uso de procedimientos mas avanzados para determinar con mayor precisión, la relación que existente entre pares de poblaciones en la aplicación de hipotéticos cruzamientos absorbentes, sobre la base de la conservación y recuperación de especies amenazadas.

4.3 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas algunas de Latinoamérica

4.3.1 Diversidad Genética

La Tabla 15 muestra los valores de **Ap, Na, Ne, Ho, He, y Fis**, comparando las poblaciones panameñas y latinoamericanas. Se observó que los mayores valores de Ap fue la obtuvo el criollo Criollo Baja California con 182; el mayor Na lo obtuvo el Pampa Chaqueño con 8,85; el mayor Ne se encontró en la población Paraguayo con 4,57. La población con menor valor de Ap fue Criollo Casanaré con 136, de Na y Ne se observó en Criollo Patagónico con 4,96 y 2,889 respectivamente. El mayor valor de Au se observó en Criollo poblano con 8 mientras que el valor mínimo de Au lo comparten Criollo de Nayarit, Chihuahua, Ecuatoriano y Criollo Patagónico con 1. Los resultados de Ap para los microsatélites estudiados mostraron que el TGLA53 y HEL 9 mostraron los valores más altos con 136 y 135 respectivamente; el BM1824 mostró el valor más bajo con 69. Por otro lado el microsatélites INRA32, obtuvo el valor más alto de alelos privados con 4, cuando se compara estas poblaciones. Resultados similares se han encontrado en INRA32 con un valor de 5 (Quiroz-Valiente, 2007). Los valores de He tuvieron un rango mínimo de 0,619 (Criollo Patagónico) y máximo de 0,7796 (Ecuatoriano). La Ho se obtuvo un rango mínimo de 0,5803 (Criollo Patagónico) y máximo de 0,7412 (Paraguayo). Los valores de He, Ho, Ap y Na son similares a los reportados por Quiroz-Valiente (2007) en las poblaciones mexicanas, Criollo poblano, Criollo Baja California, Chihuahua, Criollo Nayarit y Criollo de Chiapas. Valores similares de He y Ho reportó Ulloa-Arvizú, (2008), en las poblaciones mexicanas Criollo Nayarit y Criollo de Chiapas, pero los valores de Ap resultaron menores, posiblemente atribuido al menor número de marcadores (8) que utilizaron en ese estudio. Se obtuvo un mínimo de dos alelos en Guabalá, Uruguayo, y el número máximo de alelos se observó en la Pampa Chaqueño Y Criollo poblano con trece. Se obtuvieron valores de Fis <0,10, reflejando consanguinidades de bajas a moderadas (Arora and Bhatia, 2004; Barrera, 2006;

4. RESULTADOS

Martínez, 2008). Los valores de H_o fueron mayores que H_e en las población Criollo Argentino, reflejando F_{IS} negativo, por lo que es posible que haya ocurrido un efecto Walhund o apareamientos para compensar rasgos no deseables (Cañón, 2007). Valores negativos de F_{IS} también fueron reportados por (Quiroz-Valiente, 2007; Martínez, 2008) en el Criollo Argentino.

Tabla 15. Valores de Heterocigosis, N_a , N_e , A_u , A_p , y F_{IS} de poblaciones criollas panameñas y latinoamericanas (en negrita, valores mínimos y máximos dentro de cada columna)

POP	Tamaño	# Loci	H_e	H_o	N_a	N_e	A_u	A_p	F_{IS}
Guabalá	25	27	0,6617	0,6277	5,59	3,512	2	151	0,0525
Guaymí	36	27	0,7344	0,7102	7,48	4,043	4	202	0,0334
Texas Longhorn	42	27	0,7067	0,6645	6,85	3,732	3	158	0,0604
Criollo poblano	43	27	0,7410	0,6409	8,11	4,208	8	138	0,1366
Criollo Baja California	21	27	0,7197	0,6904	6,74	3,804	3	182	0,0418
Chihuahua	19	27	0,7494	0,6882	6,56	4,031	1	177	0,0846
Criollo Nayarit	24	27	0,7556	0,7323	7,59	4,347	1	178	0,0315
Criollo de Chiapas	30	27	0,7702	0,7377	7,56	4,540	6	177	0,0430
Criollo Casanaré	35	20	0,7521	0,7135	7,80	3,110	3	136	0,0520
Ecuatoriano	12	27	0,7796	0,7393	6,59	4,421	1	151	0,0539
Uruguayo	43	27	0,6642	0,6467	5,41	3,162	4	173	0,0268
Pampa Chaqueño	95	27	0,7511	0,7202	8,85	4,350	6	158	0,0413
Paraguayo	36	27	0,7635	0,7412	7,85	4,572	4	158	0,0296
Criollo Argentino	41	27	0,6609	0,6685	5,81	3,203	2	157	-0,0117
Criollo Patagónico	35	27	0,6190	0,5803	4,96	2,889	1	161	0,0634

* F_{IS} calculados en 1000 bootstraps; A_p : total de alelos por población

Los valores de equilibrio Hardy-Weinberg por *locus* y por población (Tabla 16) muestran que la población que presenta mayor cantidad de *loci* en desequilibrio es Criollo poblano con 10, lo que representa un 22% del total de *loci* en el estudio (BM1314, INRA37, ETH185, HEL13, HEL9, ILSTS6, INRA23, ETH3, INRA35, TGLA53) la población con menor cantidad *loci* en desequilibrio fue el criollo Ecuatoriano con 1 en los microsatélites ETH185 (4%).

4. RESULTADOS

Tabla 16. Rango del microsatélite y equilibrio Hardy-Weinberg por loci y población

Locus	GUA	GY	LH	CPO	CBC	CHU	CNY	CHI	CC	EC	CUR	PA	PGY	CARG	PAT
BM 8125				*										*	1
BM1314				*											1
BM1818							*								1
CSSM66					*			*					*		0
ETH10					*			*					*		3
INRA32												*			1
INRA37				*										*	2
MM12			*			*									2
TGLA122	*					*	*	*							4
BM2113		*						*							2
CRSM60			*												1
ETH185			*	*		*				*		*			5
HAUT27	*		*		*			*	*		*		*		7
HEL13	*			*				*						*	4
HEL9	*	*		*											3
ILSTS6	*			*				*							4
INRA23				*											2
INRA63	*				*				*						3
SPS115					*										1
TGLA227	*							*			*				3
BM1824	*														1
ETH225						*									1
ETH3				*										*	3
HAUT24	*	*				*	*								4
ILSTS011												*	*	*	3
INRA35			*	*			*				*	*	*		7
TGLA53				*		*									3
Total	9	3	5	10	4	6	4	7	2	1	3	4	4	5	5

*Microsatélites en desequilibrio HW ($p < 0,05$)

El análisis factorial de correspondencias en la figura 10 mostró, aunque en general con cierta dispersión, tres agrupamientos: en el cuadrante superior izquierdo (I), las poblaciones las Guabalá, Guaymí, Texas Longhorn, Criollo poblano, Criollo Baja California, Chihuahua y Criollo Nayarit que corresponden en su mayoría a los bovinos criollos de la región mesoamericana, a excepción de Criollo de Chiapas que se agrupó con las poblaciones de América del sur Criollo Casanaré, Ecuatoriano y Paraguayo en el cuadrante inferior derecho (II), que se encuentran en su mayoría en la región noroeste del cono suramericano. En el cuadrante inferior izquierdo (III) se agruparon las poblaciones de criollo Uruguayo, Pampa Chaqueño, Criollo Argentino y Criollo Patagónico, que se encuentran hacia la

4. RESULTADOS

región sureste del cono suramericano. El eje 1 explica el 11,11% y el eje 2 explica el 14,62% sumando un total de 25.73% de la varianza total.

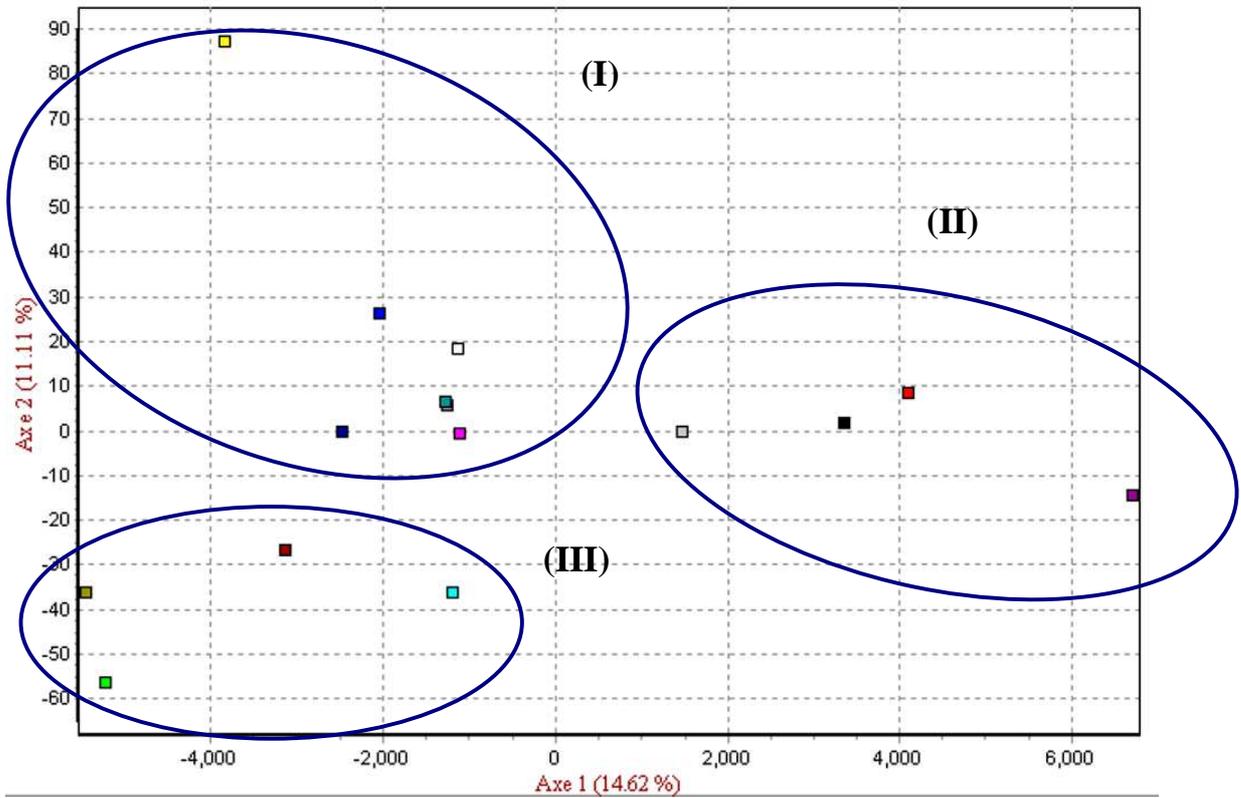


Figura 10, Análisis Factorial de correspondencias de poblaciones panameñas y algunas de Latinoamérica

4. RESULTADOS

La tabla 17 muestra el análisis de AMOVA e índices de fijación F_{ST} , con la finalidad de cuantificar el grado de diferenciación genética entre las 2 poblaciones criollas panameñas, las 6 poblaciones de la región del norte de América (Texas Longhorn, Criollo poblano, Criollo Baja California, Chihuahua, Criollo Nayarit y Criollo de Chiapas) y las 7 poblaciones del sur de América (Criollo Casanaré, Ecuatoriano, Uruguayo, Pampa Chaqueño, Paraguayo, Criollo Argentino y Criollo Patagónico). Se observa que existe una mayor diferenciación genética entre las poblaciones criollas panameñas y las del norte de panamá con 2,63, ($p < 0,01$) seguida de las poblaciones del sur de América con 1,84, ($p < 0,01$). Aunque existe una mayor variación entre las poblaciones dentro de los grupos.

Tabla 17. Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, del norte y sur e índices de fijación

Población	Fuente de Variación	% variación	Índice de fijación F_{ST}
Panameñas criollas del norte	y Entre grupos	2,63*	0,0726
	Entre poblaciones dentro de grupos	4,64	
Panameñas criollas del sur	y Entre grupos	1,84*	0,0938
	Entre poblaciones dentro de grupos	7,55	

* $p < 0,01$

La tabla 18, muestra el N_m de las diferentes poblaciones de Latinoamérica y panameñas para la estimación del flujo genético según Wright (1969). Se observa que los valores más altos de N_m para los Guaymí fue **CPO:GY** seguido de **CC:GY** con 6,01 y 5,75 respectivamente y para Guabalá, **CC:GUA** y **CNY:GUA** con 2,43 y 2,38 en el orden acostumbrado. Los valores más bajos de N_m fueron para Guaymí, **PAT:GY** y **CUR:GY** con 2,41 y 2,23 respectivamente y para Guabalá, **PAT:GY** y **CUR:GY** con 1,38 y 1,20 correspondientemente, por lo que existiría un mayor flujo de genes entre las poblaciones Guaymí con Criollo poblano y Criollo Casanaré que el existente con Guabalá. Se observó un menor flujo de genes entre Guabalá con Criollo Casanaré y Criollo Nayarit que con Guabalá y Cuaymí.

4. RESULTADOS

Tabla 18. Valor de Nm (Wright, 1969) de diferentes poblaciones panameñas y latinoamericanas

	GY	LH	CPO	CBC	CHU	CNY	CHI	CC	EC	CUR	PA	PGY	CARG	PAT
GUA	3,40	2,23	2,07	1,76	1,99	2,38	2,31	2,43	1,80	1,20	2,24	1,94	1,37	1,38
GY	-	5,10	6,01	3,67	4,97	5,52	4,01	5,75	3,76	2,23	4,99	5,25	2,49	2,41
LH	-	-	6,21	5,59	6,83	6,48	3,65	4,00	2,42	2,09	460	3,84	2,77	2,09
CPO	-	-	-	9,04	12,37	7,95	5,40	5,64	3,30	2,49	5,40	4,91	2,95	2,44
CBC	-	-	-	-	11,90	6,99	4,60	4,64	3,06	2,19	4,77	4,32	2,74	2,08
CHU	-	-	-	-	-	13,07	6,19	5,22	3,51	2,37	5,84	5,19	3,00	2,10
CNY	-	-	-	-	-	-	6,46	5,87	3,54	2,29	5,06	5,65	2,70	2,15
CHI	-	-	-	-	-	-	-	4,61	4,95	2,43	4,87	5,60	2,51	1,95
CC	-	-	-	-	-	-	-	-	3,74	1,88	4,40	5,92	2,42	2,33
EC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,88	3,11	6,90	1,71	1,39
CUR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,22	3,10	2,20	1,85
PA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,82	3,31	2,44
PGY	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,57	2,60
CARG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,93

La tabla 19 (debajo de la diagonal) muestra los valores F_{ST} entre las poblaciones panameñas y las latinoamericanas y se observa que los menores valores en el caso de la población Guaymí se observan entre **GY:CBC** (0,0218), **GY:CHU** (0,0249). La mayor diferenciación se observa entre **GY:CUR** (0,1778) y **GY:CHI** (0,0765). Por otro lado, en la población Guabalá los menores valores se observan entre **GUA:CNY** (0,0849) y **GUA:LH** (0,0898) y la mayor diferenciación **GUA:CUR** (0,1778) y **GUA:EC** (0,1311), la diferencia entre **GY:GUA** fue de 0,0567.

4. RESULTADOS

Tabla 19. Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones pareadas (debajo de la diagonal)

	GUA	GY	LH	CPO	CBC	CHU	CNY	CHI	CC	EC	CUR	PA	PGY	CARG	PAT
GUA	-	0,153	0,223	0,219	0,248	0,243	0,223	0,234	0,244	0,281	0,307	0,210	0,252	0,260	0,272
GY	0,056	-	0,140	0,130	0,163	0,155	0,141	0,169	0,156	0,192	0,205	0,126	0,147	0,187	0,216
LH	0,089	0,044	-	0,108	0,118	0,121	0,127	0,175	0,163	0,260	0,211	0,134	0,176	0,152	0,197
CPO	0,113	0,047	0,042	-	0,11	0,100	0,105	0,132	0,143	0,220	0,201	0,110	0,146	0,156	0,187
CBC	0,093	0,021	0,024	0,028	-	0,121	0,123	0,148	0,166	0,226	0,215	0,129	0,164	0,181	0,214
CHU	0,091	0,024	0,024	0,028	0,026	-	0,112	0,163	0,175	0,243	0,228	0,132	0,166	0,177	0,220
CNY	0,084	0,039	0,037	0,041	0,025	0,010	-	0,135	0,146	0,230	0,219	0,130	0,137	0,185	0,215
CHI	0,099	0,076	0,073	0,070	0,067	0,038	0,037	-	0,148	0,190	0,236	0,134	0,146	0,198	0,245
CC	0,108	0,041	0,061	0,043	0,026	0,032	0,045	0,060	-	0,212	0,258	0,142	0,126	0,196	0,206
EC	0,131	0,069	0,099	0,091	0,067	0,055	0,060	0,054	0,068	-	0,316	0,199	0,172	0,291	0,337
CUR	0,177	0,111	0,128	0,121	0,114	0,103	0,109	0,109	0,127	0,113	-	0,161	0,197	0,166	0,180
PA	0,107	0,057	0,061	0,058	0,024	0,030	0,045	0,055	0,052	0,080	0,084	-	0,121	0,136	0,175
PGY	0,132	0,583	0,704	0,070	0,050	0,036	0,045	0,054	0,049	0,028	0,069	0,058	-	0,157	0,196
CARG	0,154	0,093	0,091	0,095	0,071	0,070	0,083	0,090	0,093	0,117	0,103	0,054	0,064	-	0,167

La figura 11 muestra el árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining. En esta figura, el árbol está formado por cuatro ramales principales (azul, verde, rojo y café): en el ramal azul, las poblaciones Texas Longhorn, Criollo Baja California, Chihuahua, Criollo Nayarit y Criollo poblano, se agrupan con 43% de remuestreo,

En el ramal verde se observan las poblaciones Guaymí y Guabalá con 97% de remuestreo. El ramal rojo las poblaciones Criollo de Chiapas, Criollo Casanaré, Ecuatoriano y Paraguayo con 26% de remuestreo y el ramal café las poblaciones Criollo Patagónico, Uruguayo, Criollo Argentino y Pampa Chaqueño, con 84%. Cabe destacar la similitud en cuanto a la distribución de las poblaciones en relación con el análisis factorial de correspondencias donde se mantiene la relación entre las poblaciones Criollo de Chiapas, Criollo Casanaré, Ecuatoriano y Paraguayo.

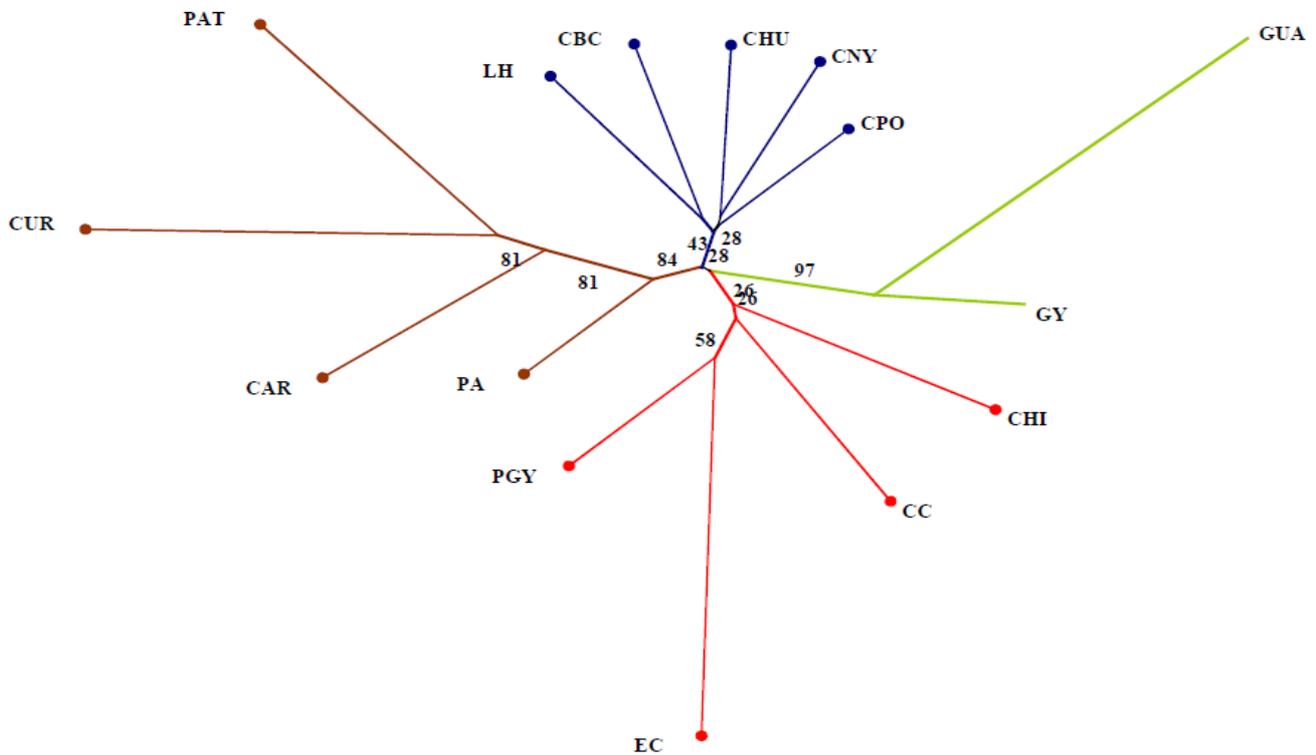


Figura 11. Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining

Al comparar las poblaciones mediante las distancias de Nei (Tabla 19 encima de la diagonal) se observa diferencias, en cuanto al orden de distancias. Valores mínimos entre **GY:CPO** (0,130), seguido de **GY:LH** (0,140). La mayor diferenciación se observa entre **GY:CUR** (0,205) y **GY:CHI** (0,169). Por otro lado, en la población Guabalá los menores valores se observan entre **GUA:PA** (0,210) y **GUA:CPO** (0,219) y la mayor diferenciación **GUA:CUR** (0,307) y **GUA:EC** (0,281); la diferencia entre **GY:GUA** (0,153) es mayor que entre las otras poblaciones.

4. RESULTADOS

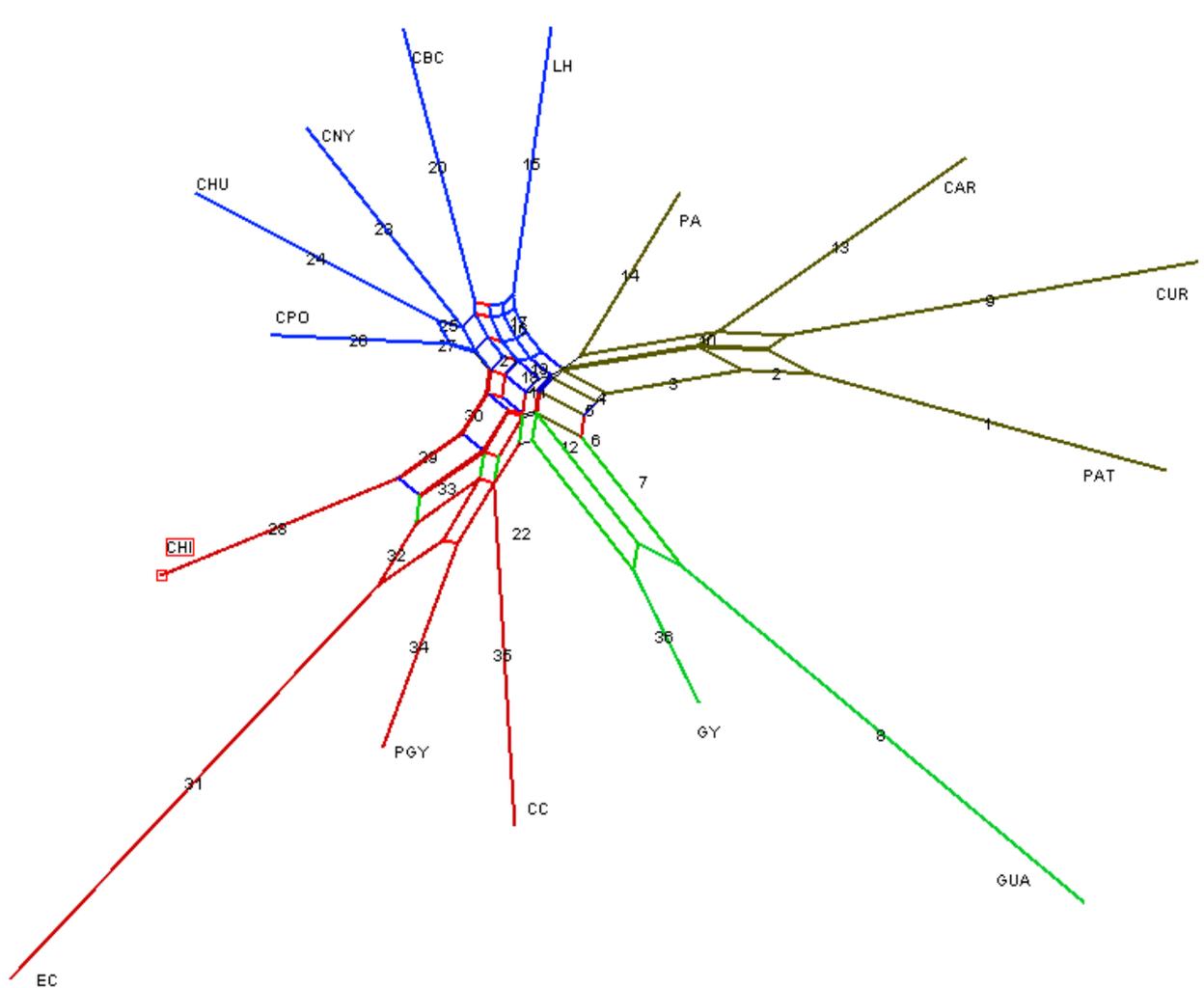


Figura 12. *Split graph* con el método de NeighborNet poblaciones panameñas y latinoamericanas

La figura 12 muestra la representación de las relaciones entre las poblaciones panameñas y latinoamericanas. En esta se observan 36 *splits* y la complejidad de las relaciones entre las diferentes poblaciones es más notoria. El *split 7* relaciona **GY:GUA**; el *split 12* relaciona exclusivamente **GUA:PAT**; *splits 33* relaciona **EC:PA:CC:GY**; *split 6* **CHI:EC:PA:CC:GY:GUA** y finalmente *splits 22* relaciona **GY:GUA:PAT:CUR:CARG:PA:LH** (El orden en que están posicionadas las poblaciones es representativo de las distancias)

4. RESULTADOS

Bajo la perspectiva de esta representación, las poblaciones Criollo poblano, Chihuahua, Criollo Nayarit y Criollo Baja California, no se relacionaron con Guaymí y Guabalá, a excepción de Criollo de Chiapas que se asocia con las poblaciones que se encuentran más hacia las regiones ecuatoriales como Criollo Casanaré Paraguayo y Ecuatoriano.

4.4 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y razas cebuína y exóticas

El análisis factorial de correspondencias muestra claramente que se generan cuatro grupos (Figura 13). En cuadrante de la derecha se observan las poblaciones *Bos indicus* (Brahman, Guzerart, Nelore, Sindi) aportando un 35,55% de la varianza total. En el cuadrante derecho con una varianza de 14% se observa en la parte superior del cuadrante, las poblaciones (Guabalá y Guaymí), hacia el centro del cuadrante, se observan las poblaciones Holstein, Pardo Suizo y hacia la parte inferior del cuadrante se aprecia la Hereford. El total de la varianza de ambos ejes sumo el 49,55%. Cabe destacar que las poblaciones taurinas forman agrupamientos delimitados entre las poblaciones, mostrando una estructura definida, también se observa un individuo de la población Guaymí agrupado en el cluster de la Frisona. La figura 11 muestra el análisis factorial respectivo.

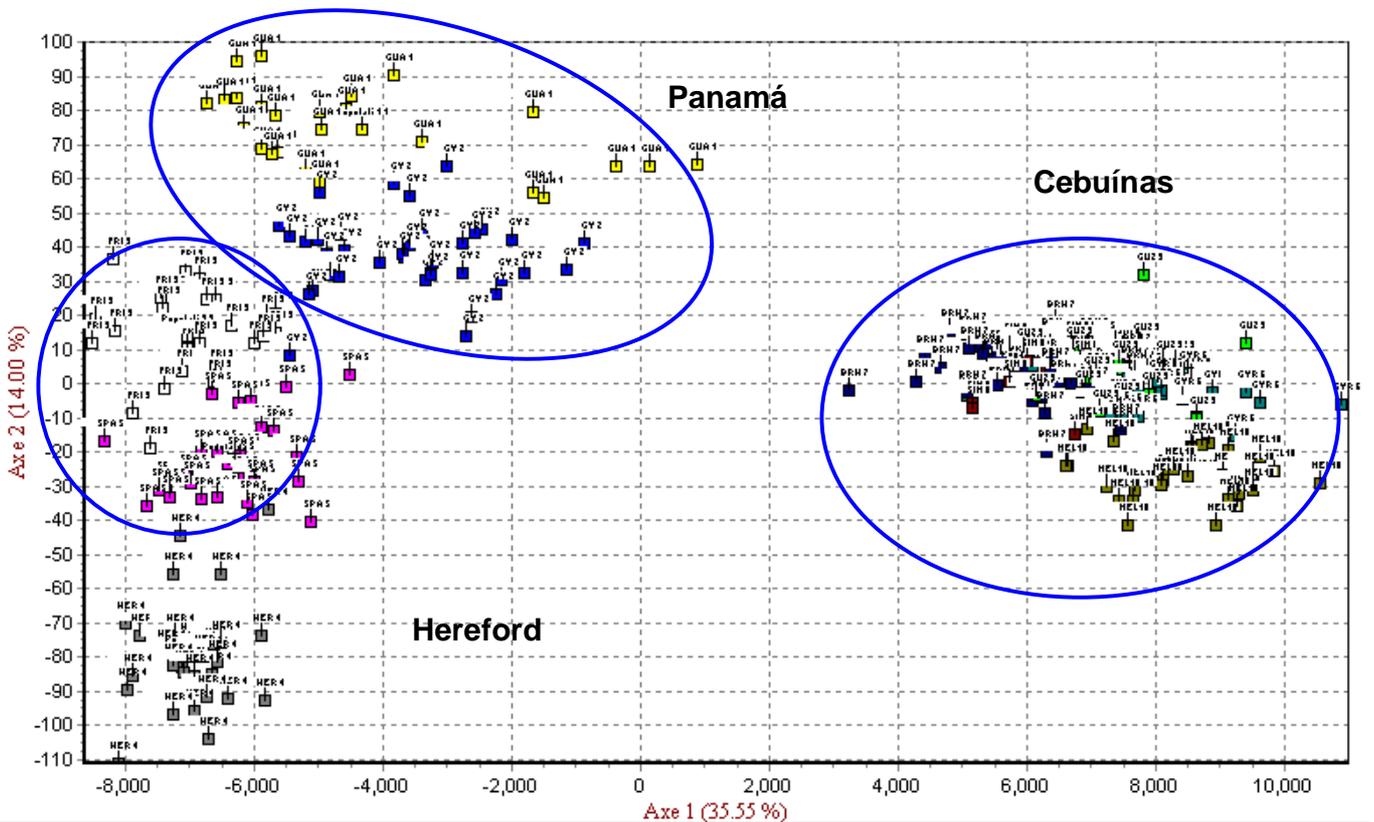


Figura 13. Análisis Factorial de correspondencias de razas exóticas, Cebuínas, y panameñas

4. RESULTADOS

Las poblaciones taurinas se agrupan hacia el lado izquierdo de la gráfica manteniendo su estructura diferenciada, mientras que las Cebuínas se agrupan hacia el otro extremo derecho de la gráfica.

Se practicó el análisis de varianza molecular respectivo y el porcentaje de variación observado entre las poblaciones panameñas y las Cebuínas resultó de 15,83% y un índice F_{ST} de 0,2142. Resultados similares fueron reportados por Quirós (2007) con ganado criollo Mexicano y Mackay (2008) con la raza autóctona Black Japanese, quienes comparando poblaciones *Bos indicus* y *Bos taurus* establecieron diferencias genéticas entre sus respectivas poblaciones con los cebús. Este valor resultó el más alto en todas las comparaciones realizadas con las diferentes poblaciones, dentro de este trabajo de investigación (Tabla 20) con lo cual se muestra una clara diferenciación genética entre estas dos poblaciones.

Tabla 20. Variación genética entre grupos y poblaciones dentro de grupos en poblaciones criollas panameñas, exóticas y cebuínas e índices de fijación.

Población	Fuente de Variación	% variación	Índice de fijación F_{ST}
Panameñas Exóticas	y Entre grupos	2,89*	0,1063
	Entre poblaciones dentro de grupos	7,74	
Panameñas Cebuinas	Entre grupos	15,89*	0,2142
	Entre poblaciones dentro de grupos	3,78	

* $p < 0,01$

La tabla 21, muestra el Nm de las diferentes poblaciones de exóticas, Cebuínas y panameñas para la estimación del flujo genético según Wright (1969). Se observa que los valores más altos en el caso de las razas exóticas de Nm para los Guaymí fue de **FRI:GY** seguido de **SPA:GY** con 4,35 y 2,89 respectivamente y para Guabalá, **FRI:GUA** y **SPA:GUA** con 1,88 y 1,62 en el orden acostumbrado. Los valores más bajos de Nm fue para Guaymí, **HER:GY** con 2,03 y para Guabalá, **HER:GUA** 1,29, por lo que existiría un mayor flujo de genes entre las poblaciones Guaymí con Holstein que el existente con Guabalá. Se observó un menor flujo de genes entre Guabalá con las otras dos poblaciones exóticas que con Guaymí.

4. RESULTADOS

En el caso de las poblaciones cebuínas se observa que los valores más altos de Nm para los Guaymí fue de **BRH:GY** seguido de **SIN:GY** con 1,66 y 1,41 respectivamente y para Guabalá, **BRH:GUA** y **SIN:GUA** con 1,08 y 0,97 en el orden acostumbrado. Los valores más bajos de Nm fue para Guaymí, **NEL:GY** y **GUZ:GY** con 1,08 y 0,97 respectivamente y para Guabalá, **NEL:GY** y **GUZ:GY** con 0,71 y 0,76 respectivamente.

Tabla 21. Valor de Nm (Wright, 1969) de diferentes poblaciones panameñas y latinoamericanas

	Guaymí	Holstein	Hereford	Pardo Suizo	Gyr	Brahman	Sindi	Guzerart	Nelore
Guabalá	3,40	1,88	1,29	1,62	0,86	1,08	0,97	0,76	0,71
Guaymí	-	4,35	2,03	2,89	1,09	1,66	1,41	1,08	0,97
Holstein	-	-	2,03	3,33	0,75	1,05	0,90	0,71	0,68
Hereford	-	-	-	2,28	0,81	1,04	0,91	0,76	0,71
Pardo Suizo	-	-	-	-	0,84	1,08	0,98	0,76	0,74
Gyr	-	-	-	-	-	3,93	2,55	2,24	2,00
Brahman	-	-	-	-	-	-	5,94	2,80	2,40
Sindi	-	-	-	-	-	-	-	2,71	1,82
Guzerart	-	-	-	-	-	-	-	-	1,54

La tabla 22 (debajo de la diagonal) muestra los valores F_{ST} entre las poblaciones panameñas y las exóticas y cebuínas. Se observa, en lo que se refiere a las poblaciones exóticas los menores valores en el caso de Guaymí, **FRI:GY** (0,047) y **SPA:GY** (0,057). La mayor diferenciación se observa entre **HER:GY** (0,116). Por otro lado, los menores valores de Guabalá, **FRI:GUA** (0,104) y **SPA:GUA** (0,123) y la mayor diferenciación, **HER:GUA** (0,188) y la diferencia entre **GY:GUA** (0,069). Estos valores son coherentes y correspondientes con los valores encontrados en la tabla anterior donde se compara los valores de Nm y se establecería una relación relativamente menor comparada con las poblaciones criollas y autóctonas. En cuanto las poblaciones Cebuínas, son las que se encuentran más distantes de las poblaciones panameñas respecto a las demás poblaciones estudiadas como se observa en la misma tabla 23. Los valores F_{ST} observados

4. RESULTADOS

muestran distancias mínimas de Guaymí, **BRH:GY** (0,135) y **SIN:GY** (0,158) y la mayor distancia, fue entre **NEL:GY** (0,221). En cuanto a Guabalá se aprecian mucho más estas distancias. La menor distancia encontrada fue para **BRH:GUA** con 0,242, seguido de **GYR:GUA** con 0,262. la distancia máxima encontrada fue de **NEL:GUA** CON 0,327, seguida de **GUZ:GUA** con 0,317.

Tabla 22. Distancia D_A de Nei (arriba de la diagonal) y F_{ST} por poblaciones pareadas (debajo de la diagonal) en poblaciones panameñas, exóticas y cebuinas.

	GUA	GY	FRI	HER	SPA	GYR	BRH	SIN	GUZ	NEL
GUA	-	0,153	0,268	0,316	0,273	0,449	0,379	0,426	0,493	0,472
GY	0,069	-	0,178	0,257	0,203	0,392	0,281	0,348	0,415	0,414
FRI	0,104	0,047	-	0,240	0,178	0,568	0,439	0,524	0,610	0,573
HER	0,188	0,116	0,130	-	0,210	0,572	0,473	0,530	0,594	0,571
SPA	0,123	0,057	0,052	0,090	-	0,502	0,412	0,462	0,558	0,505
GYR	0,262	0,171	0,245	0,221	0,216	-	0,163	0,237	0,232	0,224
BRH	0,242	0,135	0,212	0,201	0,190	0,067	-	0,171	0,229	0,206
SIN	0,279	0,158	0,249	0,246	0,227	0,112	0,048	-	0,232	0,271
GUZ	0,317	0,199	0,289	0,272	0,264	0,135	0,084	0,083	-	0,267
NEL	0,327	0,221	0,304	0,294	0,264	0,096	0,100	0,143	0,163	-

Al comparar las poblaciones mediante las distancias de Nei (Tabla 22 encima de la diagonal) se observa diferencias, en cuanto al orden de distancias. En relación de las poblaciones exóticas, los valores mínimos se encontraron entre **FRI:GY** (0,178), seguido de **SPA:GY** (0,203). La mayor diferenciación se observa entre **HER:GY** (0,257). Por otro lado, en la población Guabalá los menores valores se observan entre **FRI:GUA** (0,268) y **SPA:GUA** (0,273) y la mayor diferenciación **HER:GUA** (0,316); la diferencia entre **GY:GUA** (0,1529) es menor que las determinada para las poblaciones criollas y autóctonas. Los valores de distancias observadas con las poblaciones cebuinas fueron los siguientes: valores menores para Guaymí fue en **BRH:GY** (0,281) y **SIN:GY** (0,348) y mayores en **GUZ:GY** (0,415) y **NEL:GY** (0,414). En la Guabalá, valores menores **BRH:GUA** (0,379) Y **SIN:GUA** (0,426).

4. RESULTADOS

La figura 14 muestra el árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining. En esta figura, el árbol se observan agrupadas las poblaciones Cebuínas y exóticas con ramales largos y muy separados las poblaciones panameñas. Cabe destacar que en este árbol las poblaciones exóticas se encuentran a menor distancia que las cebuinas por efecto de que ambas son especies *Bos taurus*.

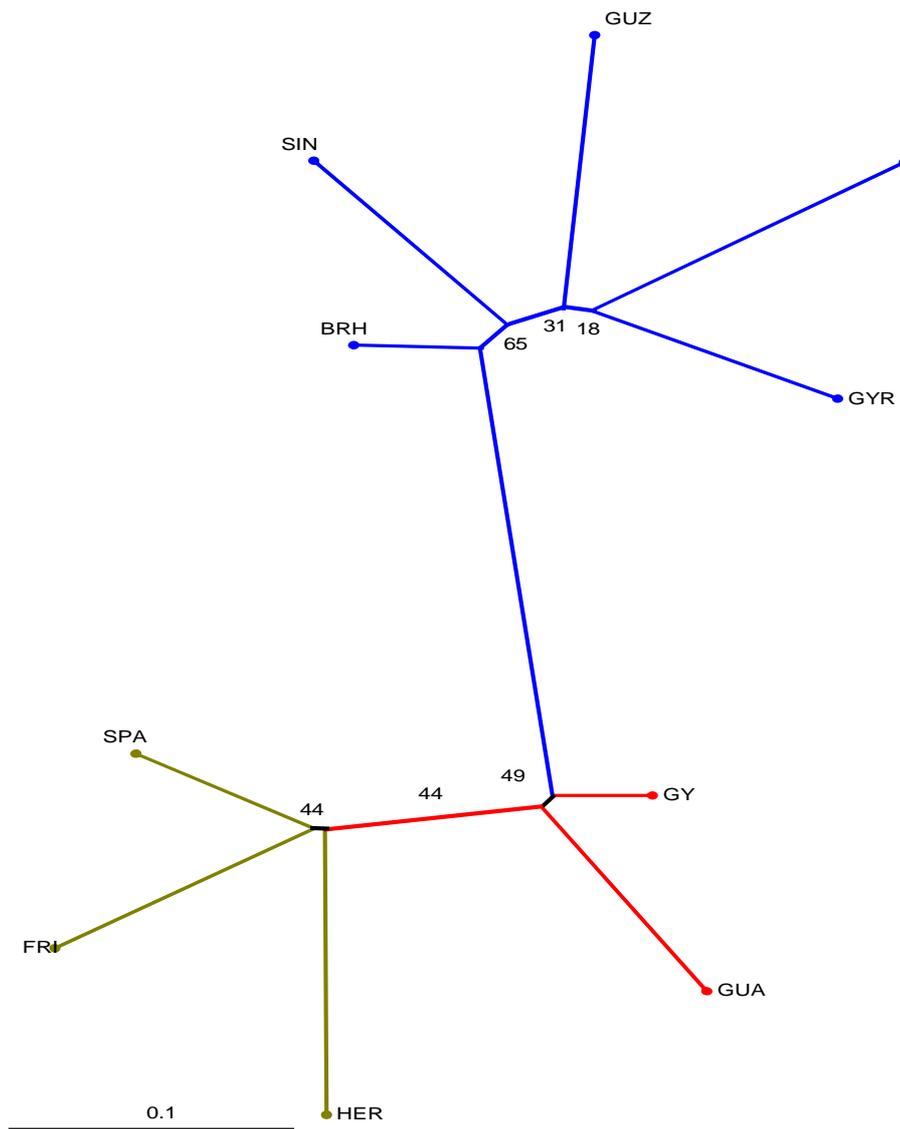


Figura 14. Árbol de distancias D_A de Nei con el método de neighbor-joining

4. RESULTADOS

En la evaluación de las poblaciones mediante NeighborNet se encontraron 25 *splits*. El *split graph* muestra a las poblaciones panameñas separadas de los dos grupos (razas exóticas y cebuínas) aunque se aprecia que existen splits que relacionan a las poblaciones panameñas con uno y otro grupo de forma indirecta. En los splits 7, 12, 8 y 3 se relacionan GY:SPA:FRI, BR:GY y BR:GY:SPA:FRI y BRH:GY:SPA:FRI:HER respectivamente por lo que indica que estas poblaciones comparten algunos alelos debido probablemente a un ancestro común. En el caso de la Guabalá, se observa que los splits 13 y 10 se relaciona GUA:HER:FRI y GUA:HER:FRI:SPA respectivamente. El splits 4 relaciona GYR:GUZ:SIN:GUA en este caso no se observaron líneas directas o ancestrales que relacionaran las poblaciones Guabalá y Guaymí salvo el splits 17 en los que abarca los cinco grupos *Bos taurus*. Tampoco se observaron relaciones entre Guabalá Y Nelore y Brahman ni Guaymí con Gyr, Guzerat y Sindi. En la figura 15 se observa el *split graph* donde se comparan las poblaciones antes mencionadas.

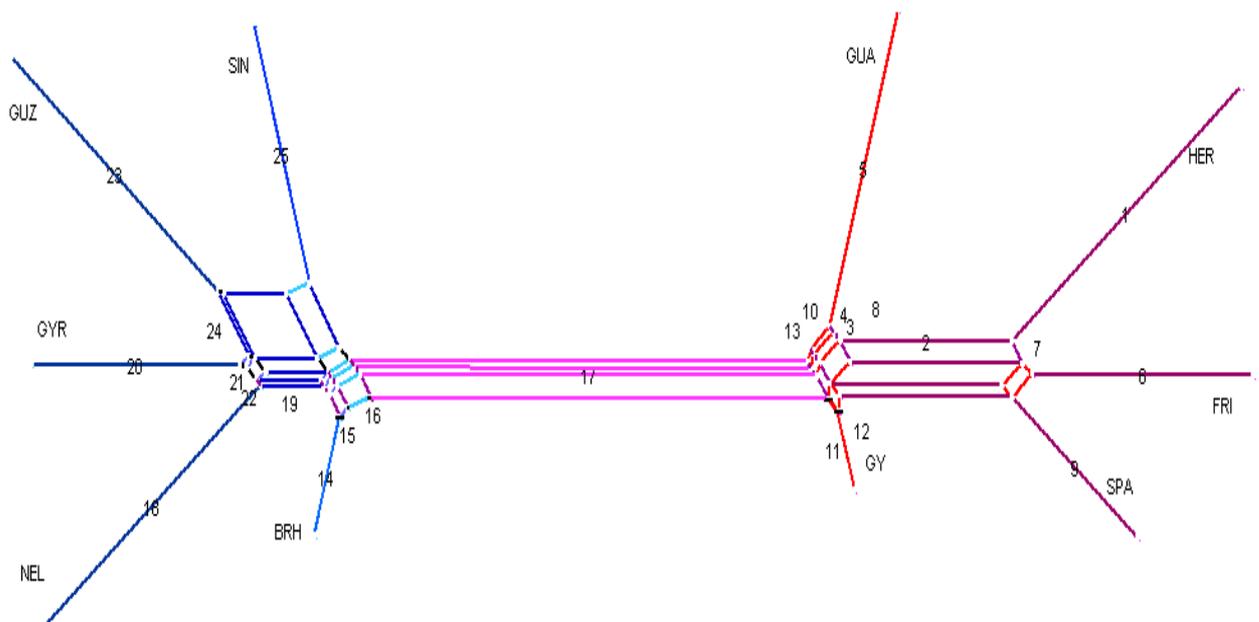


Figura 15. *Split graph* con el método de NeighborNet poblaciones panameñas, cebuínas y exóticas

4.5 Análisis General de las Poblaciones

En la tabla 23 se muestra en orden descendente, todos los AMOVA e índices de fijación F_{ST} practicados a las poblaciones panameñas con las diferentes razas. Se observa que el porcentaje de variación más bajo se obtuvo con las poblaciones autóctonas Españolas y del sur de América (1.67 y 1.84) y el mayor porcentaje de variación se observó en las poblaciones cebuínas (15.83), cerca de 10 veces más del porcentaje de variación de las poblaciones antes mencionadas.

Tabla 23. Porcentaje de variación e índice de fijación F_{ST} de poblaciones cebuínas, canarias, exóticas, criollas del norte, del sur y españolas peninsulares respecto a las panameñas

Población	%Variación	F_{ST}
Cebuínas	15,83	0,2142
Canarias	4,69	0,1368
Exóticas	2,89	0,1063
Criollas del Norte	2,63	0,0726
Criollas del sur	1,84	0,0938
Españolas peninsulares	1,67	0,1034

El *split graph* de la figura 16 muestra una representación de las tres poblaciones. Se destacan dos splits que separan en tres grandes grupos que hemos denominado Europeas, Americanas e Indicas (cebuinas). Entre las poblaciones europeas y americanas existe un *split* (48) que las separa claramente y tiene un tamaño más corto expresado como peso o *weight* de 0,01606 (David and Vincent, 2002; Bryant and Moulton, 2004; Huson and Bryant, 2006) que el valor que separa las poblaciones americanas de las índicas en el splits 65 con 0,0763, tomando en cuenta la población criolla más proximal al grupo de cebuinos que es la Ecuatoriano se observa otro *split* (66) con un peso de 0,0602 que sumados muestran que la relación entre poblaciones cebuinas y criollas americanas todavía mantienen una distancia (excepto la Ecuatoriano) que les permite mantener una identidad propia.

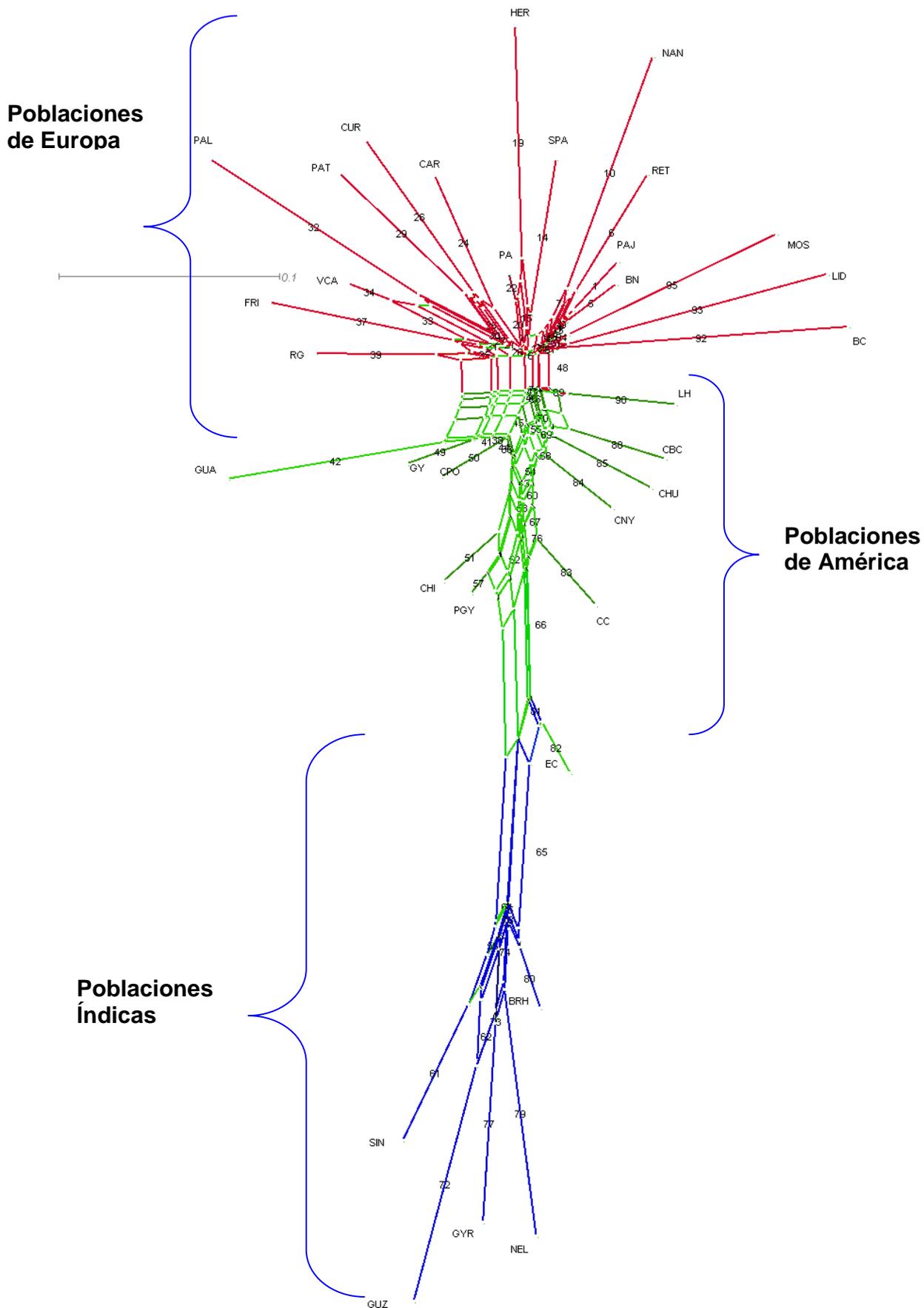


Figura 16. *Split graph* de poblaciones Europeas, Americanas y Cebuinas

4.6 Estructura Genética de las poblaciones:

La tabla 24 muestra los valores de probabilidad de mezcla (q) para las 33 poblaciones evaluadas. Se observa que las poblaciones que mostraron mayor homogeneidad en este $K=2$ ($q>0,95$) fueron, en el cluster 1: Hereford, Holstein, Berrenda en Negro, Criollo Patagónico, Mostrenca, Palmera, Toro de Lidia, Vaca Canaria, Uruguayo, Pajuna, Criollo Argentino, Negra Andaluza, Rubia Gallega, Berrenda en Colorado, Retinta, Pardo Suizo y Texas Longhorn y en el cluster 2 las poblaciones Nelore, Guzerart, Gyr, Brahman y Sindi. En este K se pueden apreciar la división entre las dos especies *Bos indicus* y *Bos taurus*. Además se ven poblaciones que mantienen una alta influencia del cebú: Ecuatoriano ($q=0,58$); Criollo de Chiapas ($q=0,32$); Paraguayo ($q=0,31$) y Criollo Casanaré ($q=0,31$). Las poblaciones que manifestaron influencias bajas de Cebú fueron Guaymí ($q=0,17$), Criollo Nayarit ($q=0,16$), Guabalá ($q=0,14$), Chihuahua ($q=0,12$), Criollo poblano ($q=0,11$), Pampa Chaqueño ($q=0,11$) y Criollo Baja California ($q=0,10$). En cluster $K=6$ se observa una mayor disminución de q en las poblaciones panameñas particularmente en la población Guaymí con un 58% de proporción de mezcla, siendo un 12,8% atribuido a la influencia del *Bos indicus*. La población Guabalá se mantiene cerca del 80% y el 11,6% por efecto de las poblaciones cebuinas. Los valores de q obtenidos en este trabajo son mayores a los encontrados, por Martínez (2008) trabajando con 10 poblaciones, donde no incluyó poblaciones cebuinas, y que reportó valores de $q=0,798$ y $q=0,929$ para las poblaciones Criollo Patagónico y Criollo Argentino. Al elevar el K hasta 10, los valores de q de Martínez (2008) se mantuvieron similares, sin embargo en el presente estudio cayeron a $q=0,88$ y $q=0,90$ para Criollo Argentino y Criollo Patagónico, respectivamente probablemente por el efecto de una mayor población dentro de estudio (33) pero con igual número de microsatélites, por lo que es probable que al aumentar las poblaciones en el estudio, hubo una mayor influencia de las poblaciones cebuinas que no fueron consideradas en el estudio antes mencionado. En el caso de las poblaciones mexicanas cuando la asignación de los individuos fue $K=6$, los valores de q se encontraban entre $q=0,65$ (Criollo

4. RESULTADOS

Nayarit) y $q=0,77$ (Criollo Baja California) excepto Criollo de Chiapas $q=0,40$, Estos valores fueron mayores que los reportados por Quiróz (2007) quien trabajó con 22 poblaciones, encontró valores de $q=0,22$ (Criollo de Chiapas) y $q=0,46$ (Criollo Baja California) cuando la asignación de individuos fue $K=6$.

Tabla 24. Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=2$ y $K=6$

Población	K=2		K=6					
	1	2	1	2	3	4	5	6
Berrenda en Colorado	0,02	0,98	0,009	0,043	0,258	0,154	0,446	0,089
Berrenda en Negro	0,01	0,99	0,004	0,024	0,563	0,015	0,344	0,050
Mostrenca	0,01	0,99	0,006	0,024	0,034	0,894	0,031	0,010
Pajuna	0,02	0,99	0,006	0,052	0,141	0,104	0,625	0,071
Retinta	0,03	0,97	0,013	0,046	0,107	0,054	0,755	0,025
Negra Andaluza	0,02	0,98	0,006	0,014	0,027	0,015	0,920	0,017
Toro de Lidia	0,01	0,99	0,004	0,016	0,823	0,035	0,097	0,025
Rubia Gallega	0,02	0,98	0,009	0,019	0,017	0,049	0,883	0,023
Vaca Canaria	0,01	0,99	0,006	0,479	0,061	0,090	0,317	0,047
Palmera	0,01	0,99	0,004	0,960	0,008	0,011	0,008	0,008
Guabalá	0,14	0,86	0,116	0,015	0,033	0,011	0,796	0,029
Guaymí	0,17	0,83	0,128	0,030	0,150	0,037	0,578	0,078
Texas Longhorn	0,04	0,96	0,012	0,021	0,894	0,016	0,031	0,026
Criollo poblano	0,11	0,89	0,063	0,020	0,757	0,031	0,082	0,045
Criollo Baja California	0,10	0,90	0,051	0,027	0,776	0,056	0,055	0,035
Chihuahua	0,12	0,88	0,081	0,035	0,711	0,033	0,064	0,076
Criollo Nayarit	0,16	0,84	0,125	0,050	0,650	0,050	0,099	0,027
Criollo de Chiapas	0,32	0,68	0,287	0,076	0,402	0,052	0,092	0,092
Criollo Casanaré	0,31	0,69	0,229	0,044	0,484	0,039	0,102	0,101
Ecuatoriano	0,58	0,42	0,560	0,020	0,106	0,110	0,161	0,043
Uruguayo	0,01	0,99	0,003	0,027	0,016	0,018	0,013	0,923
Pampa Chaqueño	0,11	0,89	0,085	0,015	0,199	0,339	0,183	0,179
Paraguayo	0,31	0,69	0,281	0,018	0,224	0,079	0,086	0,312
Criollo Argentino	0,02	0,99	0,007	0,006	0,066	0,026	0,018	0,878
Criollo Patagónico	0,01	0,99	0,003	0,037	0,026	0,013	0,018	0,903
Holstein	0,01	0,99	0,004	0,027	0,029	0,031	0,856	0,051
Hereford	0,01	0,99	0,003	0,015	0,010	0,929	0,017	0,026
Pardo Suizo	0,03	0,97	0,017	0,058	0,475	0,221	0,165	0,065
Gyr	0,98	0,02	0,959	0,006	0,007	0,013	0,009	0,006
Brahman	0,96	0,04	0,933	0,010	0,015	0,009	0,021	0,011
Sindi	0,94	0,07	0,910	0,026	0,016	0,012	0,017	0,019
Guzerart	0,98	0,02	0,963	0,014	0,005	0,006	0,005	0,006
Nelore	0,99	0,01	0,975	0,004	0,005	0,005	0,005	0,005

4. RESULTADOS

En la figura 17 se muestran los valores de q como representación de colores de influencia *Bos taurus* (azul) y *Bos indicus* (naranja) en las poblaciones muestreadas para la asignación de individuo cuando $K=2$. Se aprecia la influencia del componente cebuino sobre las poblaciones criollas.

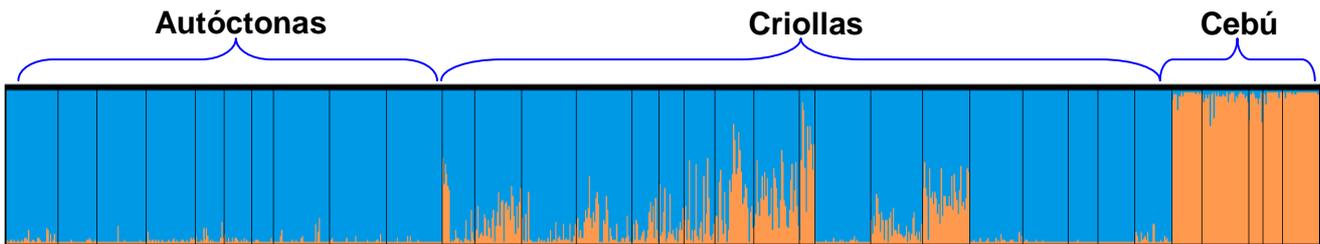


Figura 17. Proporción de mezcla cebú sobre poblaciones criollas cuando $K=2$ mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004)

A continuación se presenta la distribución de colores entre la asignación de las poblaciones para un valor $K=6$. Se muestra una estructura con cuatro colores principales que podríamos correlacionar con las diferentes regiones de donde proceden las poblaciones criollas y autóctonas: azul en las poblaciones autóctonas españolas, verde en las poblaciones de criollas del norte de América, rosada para las poblaciones del sur de América y naranja asociado a las razas indias (datos no mostrados). Un comportamiento diferente se observa en las razas Palmera y Mostrenca, que presentan un color más uniforme que se relaciona con el valor más alto de q (amarillo y verde). Otro aspecto se observa en las poblaciones Guabalá y Guaymí, como en la figura 18, tomando en cuenta que son poblaciones criollas de América, tienen el color azul asociado a las poblaciones autóctonas españolas, como se ha visto en los análisis previos. Se observa igualmente la influencia del *Bos indicus* sobre todas las poblaciones criollas de América.

4. RESULTADOS

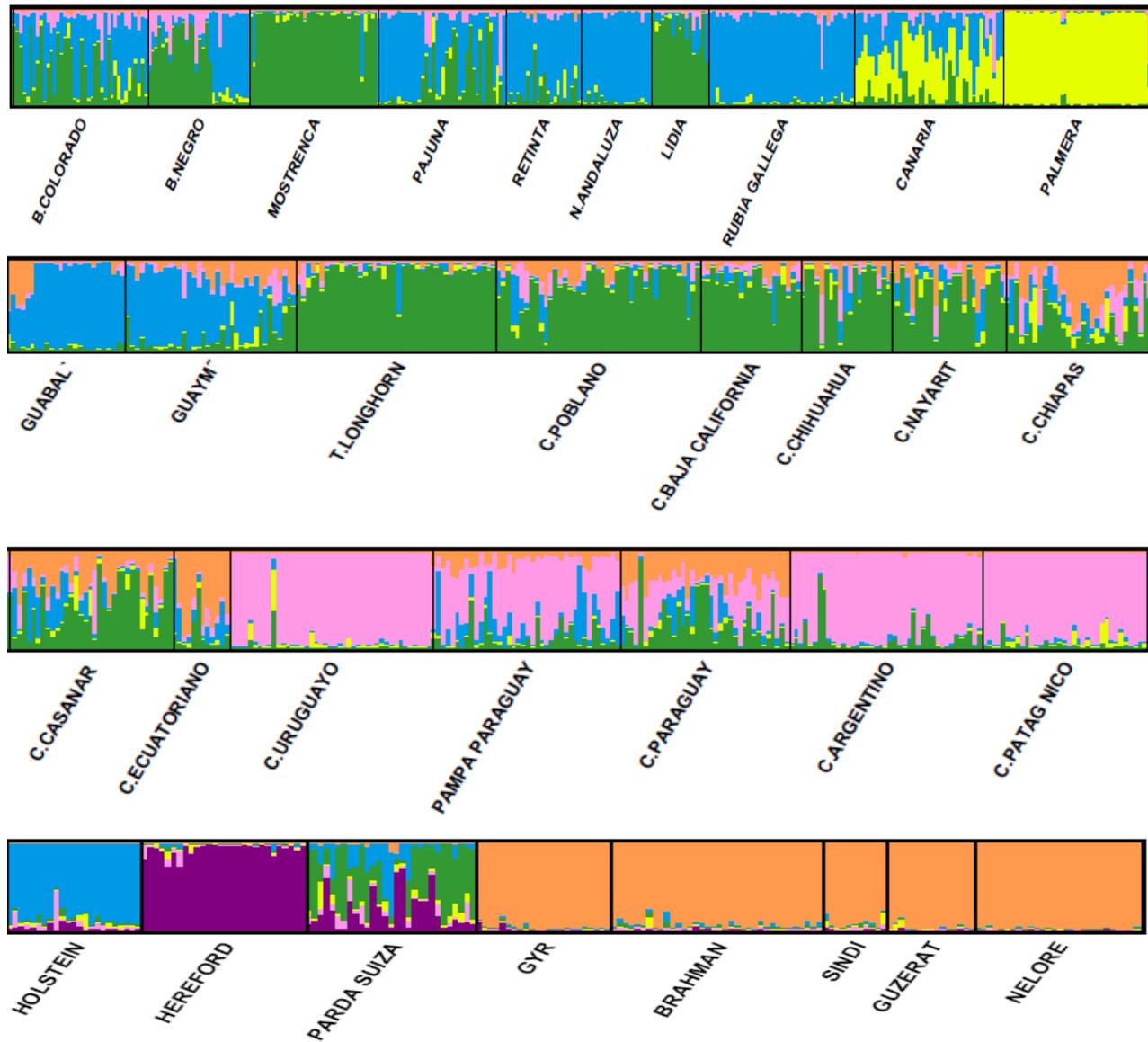


Figura 18. Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando $K=6$ mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004)

Cuando se alcanzó la $K=8$, las diferentes poblaciones Guabalá y Guaymí se mantenían asociadas la población Rubia Gallega con valores de $q=0,83$ (Guabalá), $q=0,64$ (Guaymí) y $q=0,81$ (Rubia Gallega), pero separada del resto de las poblaciones (Tabla 25). Se estudió la tabla de q individual y se aprecia que Guabalá mantiene un estructura más definida con excepción de los seis primeros individuos de esta población, cuya matriz q individual (datos no mostrados), se

4. RESULTADOS

mantiene con $q < 0,75$ y una media de $q = 0,50 \pm 0,14$, por otro lado el resto de los individuos obtuvieron una media de $q = 0,94 \pm 0,06$ que son valores similares a las razas Mostrenca (0,92) y Palmera (0,95).

Tabla 25. Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=8$.

Población	K=8							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Berrenda en Colorado	0,005	0,151	0,529	0,082	0,072	0,024	0,106	0,031
Berrenda en Negro	0,003	0,035	0,300	0,563	0,048	0,014	0,016	0,021
Mostrenca	0,005	0,020	0,929	0,008	0,007	0,012	0,012	0,008
Pajuna	0,005	0,126	0,648	0,065	0,064	0,032	0,034	0,026
Retinta	0,010	0,049	0,762	0,019	0,051	0,030	0,052	0,027
Negra Andaluza	0,005	0,031	0,874	0,015	0,033	0,010	0,016	0,016
Toro de Lidia	0,003	0,027	0,606	0,047	0,021	0,010	0,271	0,016
Rubia Gallega	0,003	0,081	0,026	0,019	0,812	0,017	0,009	0,033
Vaca Canaria	0,004	0,838	0,020	0,017	0,022	0,069	0,018	0,013
Palmera	0,003	0,007	0,007	0,006	0,005	0,958	0,006	0,009
Guabalá	0,105	0,008	0,006	0,021	0,833	0,009	0,010	0,007
Guaymí	0,090	0,023	0,038	0,075	0,638	0,022	0,093	0,022
Texas Longhorn	0,005	0,017	0,031	0,029	0,016	0,012	0,882	0,008
Criollo poblano	0,050	0,082	0,036	0,049	0,037	0,014	0,698	0,034
Criollo Baja California	0,029	0,048	0,039	0,032	0,028	0,015	0,781	0,027
Chihuahua	0,063	0,036	0,143	0,032	0,025	0,019	0,632	0,049
Criollo Nayarit	0,109	0,085	0,125	0,015	0,022	0,027	0,601	0,017
Criollo de Chiapas	0,270	0,125	0,057	0,046	0,042	0,049	0,322	0,088
Criollo Casanaré	0,192	0,067	0,045	0,072	0,053	0,022	0,518	0,032
Ecuatoriano	0,553	0,076	0,100	0,033	0,092	0,011	0,078	0,056
Uruguayo	0,002	0,030	0,012	0,068	0,011	0,014	0,011	0,851
Pampa Chaqueño	0,061	0,050	0,043	0,033	0,099	0,008	0,167	0,539
Paraguayo	0,284	0,081	0,079	0,341	0,038	0,011	0,091	0,076
Criollo Argentino	0,004	0,009	0,012	0,917	0,008	0,004	0,022	0,023
Criollo Patagónico	0,002	0,020	0,008	0,908	0,007	0,029	0,012	0,014
Holstein	0,003	0,863	0,028	0,026	0,039	0,007	0,013	0,020
Hereford	0,002	0,052	0,015	0,009	0,015	0,009	0,007	0,890
Pardo Suizo	0,014	0,782	0,039	0,036	0,014	0,011	0,059	0,045
Gyr	0,961	0,005	0,008	0,004	0,006	0,004	0,005	0,007
Brahman	0,930	0,013	0,009	0,007	0,016	0,005	0,011	0,010
Sindi	0,912	0,013	0,015	0,009	0,007	0,017	0,012	0,016
Guzerart	0,964	0,010	0,004	0,003	0,003	0,007	0,004	0,005
Nelore	0,975	0,004	0,004	0,004	0,003	0,003	0,003	0,003

4. RESULTADOS

En la población Guaymí se observa una gran diversidad de colores producto de que, contrario a la población Guabalá existe una alta proporción de individuos (19) con $q < 0,75$ y una media de $0,41 \pm 0,25$. De modo contrario las poblaciones con $q > 75$ (17) obtuvieron valores de $0,89 \pm 0,08$. Se mantienen la Mostrenca y Palmera como poblaciones de referencia por sus altos valores de q , frente al resto de las poblaciones criollas y autóctonas (Figura 19).

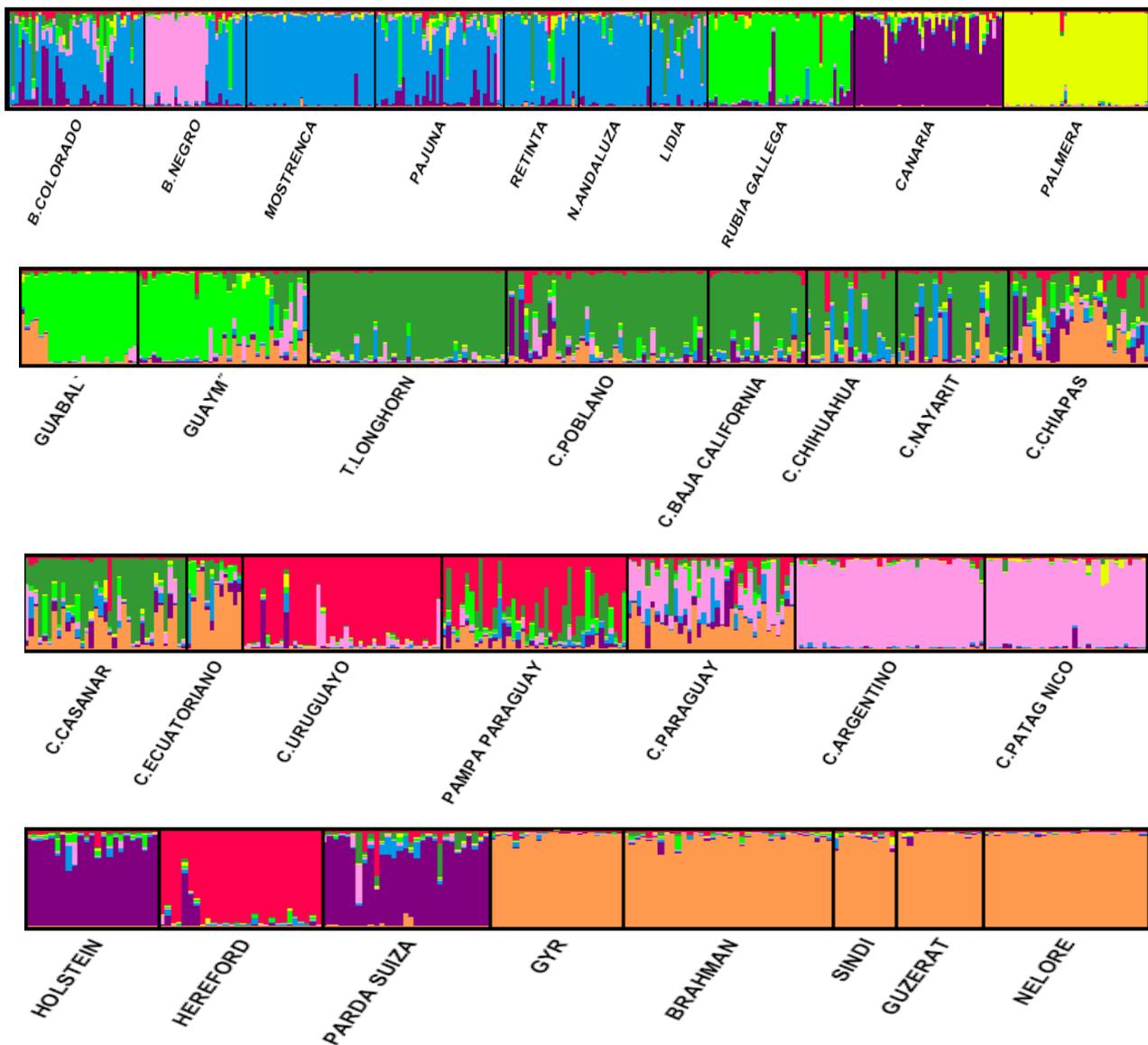


Figura 19. Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando $K=10$ mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004).

4. RESULTADOS

Después de este valor de K, las poblaciones Guaymí y Guabalá se separan de la Rubia Gallega en la K=11 y finalmente, en la K=17, se separan entre si. La figura 20 muestra las diferentes K's donde ocurren los eventos de separación K=2 (Taurinas e Índicas), K=6 (Españolas, Criollas del norte y del sur, exóticas y cebuinas), K=8 (Panameñas con Rubia Gallega), K= 11 separación de las panameñas del resto de poblaciones y K=17 separación de poblaciones Guaymí y Guabalá.

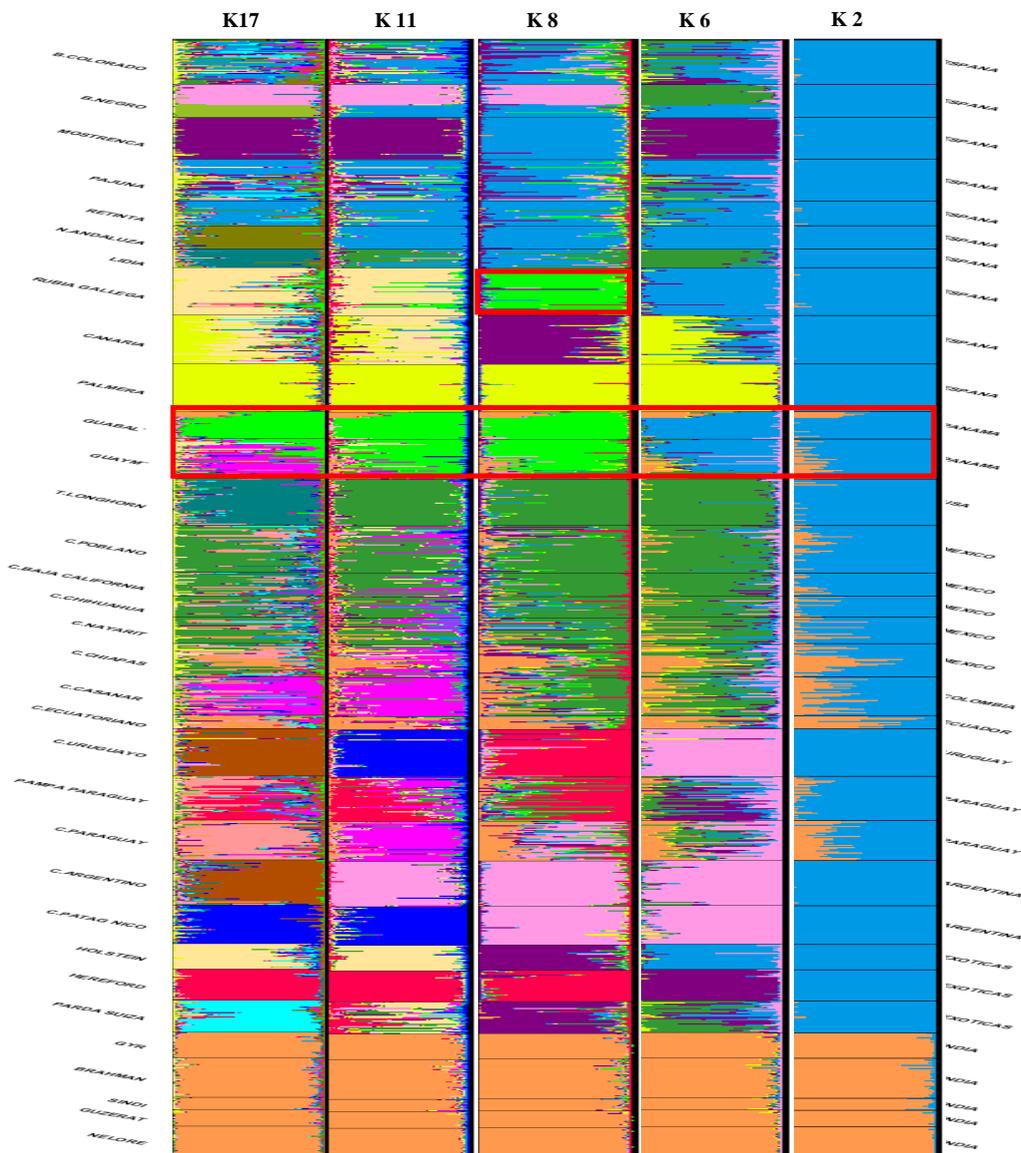


Figura 20. Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando K=2, 6, 8, 11 y 17 mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct, Rosenberg (2004).

4. RESULTADOS

En el análisis realizado a este grupo de poblaciones, se utilizó el valor de K que maximiza el valor de los datos, determinada mediante el cálculo del $\ln(P/D)$ según Pritchard *et al.* (2000). La figura 18, muestra los valores de K: $\ln \Pr(X/K)$ vs K, de las 33 poblaciones en el estudio, y en la ampliación de la misma (zona dentro de la elipse) se observa más claramente (figura 21) el valor de que maximiza los datos.

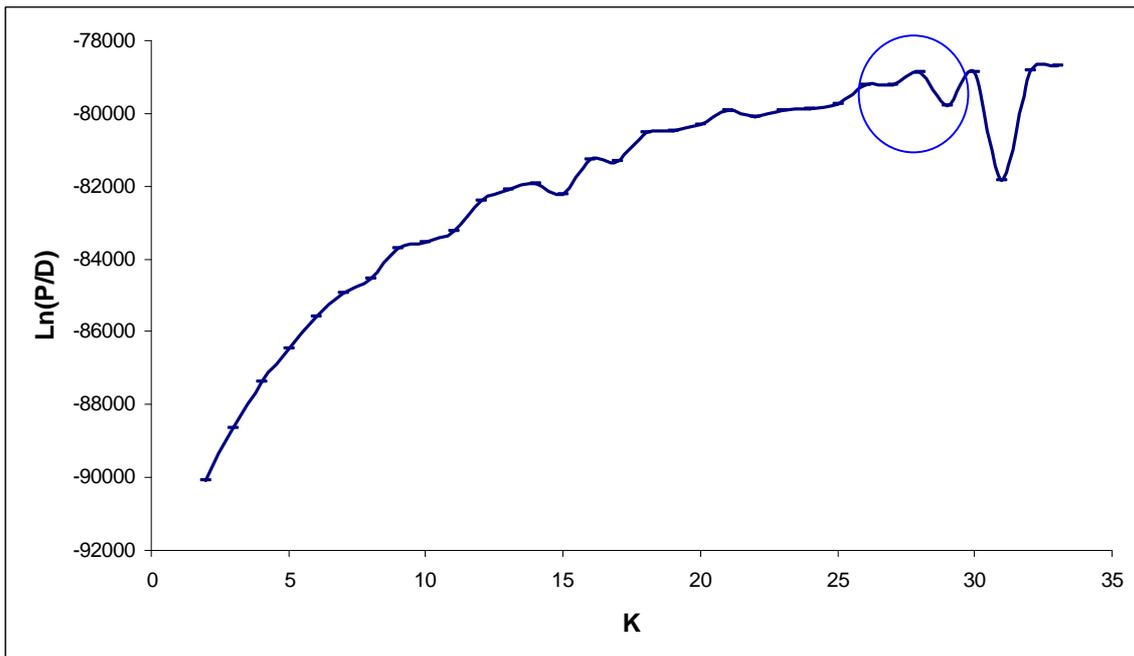


Figura 21. Gráfico de verosimilitud de varios valores de K: $\ln \Pr(X/K)$ vs K de 33 poblaciones para K=2-33

Las figuras 21 y 22 muestran el cambio de pendiente de $K=28$ a $K=29$ de más de 900 puntos. Lo que indica que en esta zona se han alcanzado la mayor cantidad de subdivisiones significativas de razas o grupos de razas altamente relacionadas. Este mismo análisis realizó Cañón (2006) en un estudio hecho en 45 poblaciones de caprinos europeos, quien reportó una $K=25-30$, Hay que resaltar el hecho de que cuando se incluyen en el estudio muchas poblaciones altamente relacionadas se recomienda trabajar en primera instancia con la K mas baja para obtener los grupos de raza asociadas y de ahí trabajar cada grupo relacionado dentro de una zona geográfica hasta alcanzar el K óptimo (Rosenberg *et al.*, 2003)

4. RESULTADOS

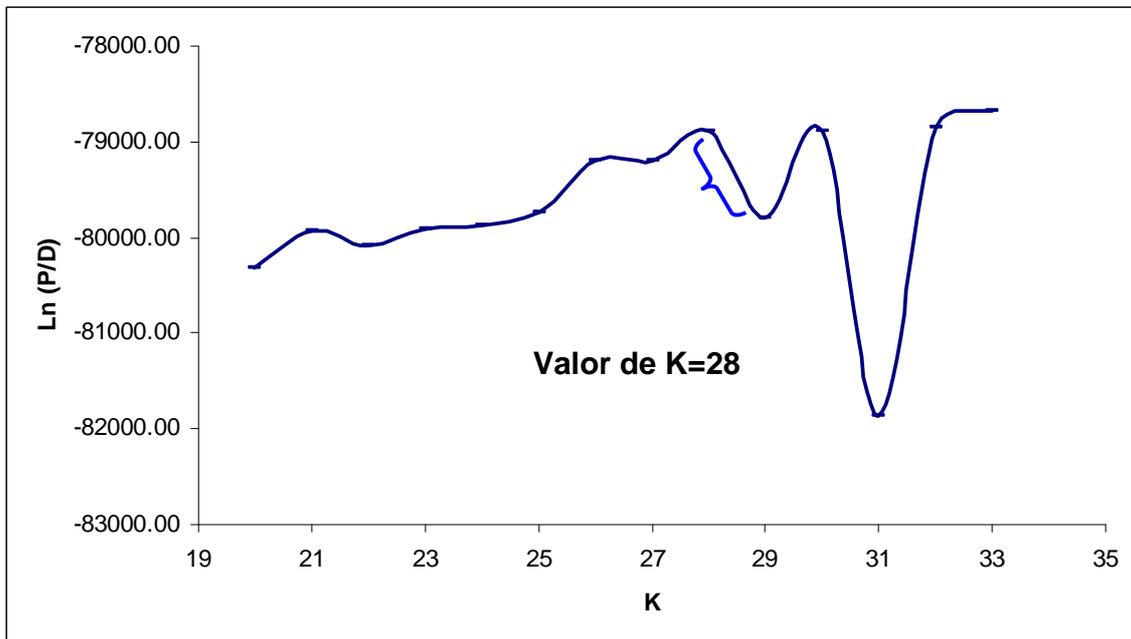


Figura 22. Ampliación de gráfico de verosimilitud de varios valores de K: $\ln \Pr(X/K)$ vs K de 33 poblaciones para K=2-33

Observando la tabla 26 se puede apreciar que cuando $K=28$ las poblaciones Guabalá y Guaymí se han logrado mantener separadas entre ellas y de las demás poblaciones.

Tabla 26. Matriz de proporción de mezcla q , para las asignaciones de individuos de $K=28$.

Tabla Parcial de $K=28$																	
Pop	3	5	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	24	26	27	28
Berrenda en Colorado	0,00	0,02	0,03	0,07	0,02	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,03	0,01	0,01	0,04	0,02	0,01	0,02
Berrenda en Negro	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,34	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,54	0,00
Mostrenca	0,00	0,01	0,83	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01
Pajuna	0,00	0,01	0,06	0,04	0,02	0,03	0,02	0,01	0,03	0,04	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02
Retinta	0,00	0,01	0,01	0,64	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
Negra Andaluza	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,78	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Toro de Lidia	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,82	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01
Rubia Gallega	0,00	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,74
Vaca Canaria	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,70	0,01	0,02
Palmera	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00
Guabalá	0,08	0,01	0,00	0,01	0,78	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01
Guaymí	0,03	0,01	0,01	0,01	0,07	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,45	0,01	0,02	0,08
Texas Longhorn	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,71	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,02	0,01	0,02	0,01
Poblano	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02

4. RESULTADOS

Criollo Baja California	0,01	0,06	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,14	0,01	0,01	0,05	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02
Chihuahua	0,03	0,06	0,02	0,05	0,01	0,01	0,02	0,05	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01
Nayarit	0,08	0,02	0,03	0,03	0,01	0,01	0,01	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,03	0,01	0,01
Chiapas	0,04	0,03	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,03	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02
Casanaré	0,03	0,03	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01
Ecuatoriano	0,43	0,01	0,02	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,02	0,03	0,04	0,01	0,02	0,02
Uruguayo	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,01	0,83	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00
Pampa Chaqueño	0,01	0,52	0,01	0,01	0,01	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01	0,03	0,13	0,01	0,01	0,01	0,01
Paraguayo	0,06	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,05	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Argentino	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,80	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Patagónico	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01
Holstein	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Hereford	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,87	0,01	0,01	0,00	0,01
Pardo Suizo	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Gyr	0,89	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Brahman	0,84	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01
Sindi	0,82	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00
Guzerart	0,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00
Nelore	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Se observa en la figura 23 la presentación en forma de colores la proporción de mezclas de las 33 poblaciones en estudio, enfocadas desde el punto de vista de las poblaciones panameñas.

4. RESULTADOS

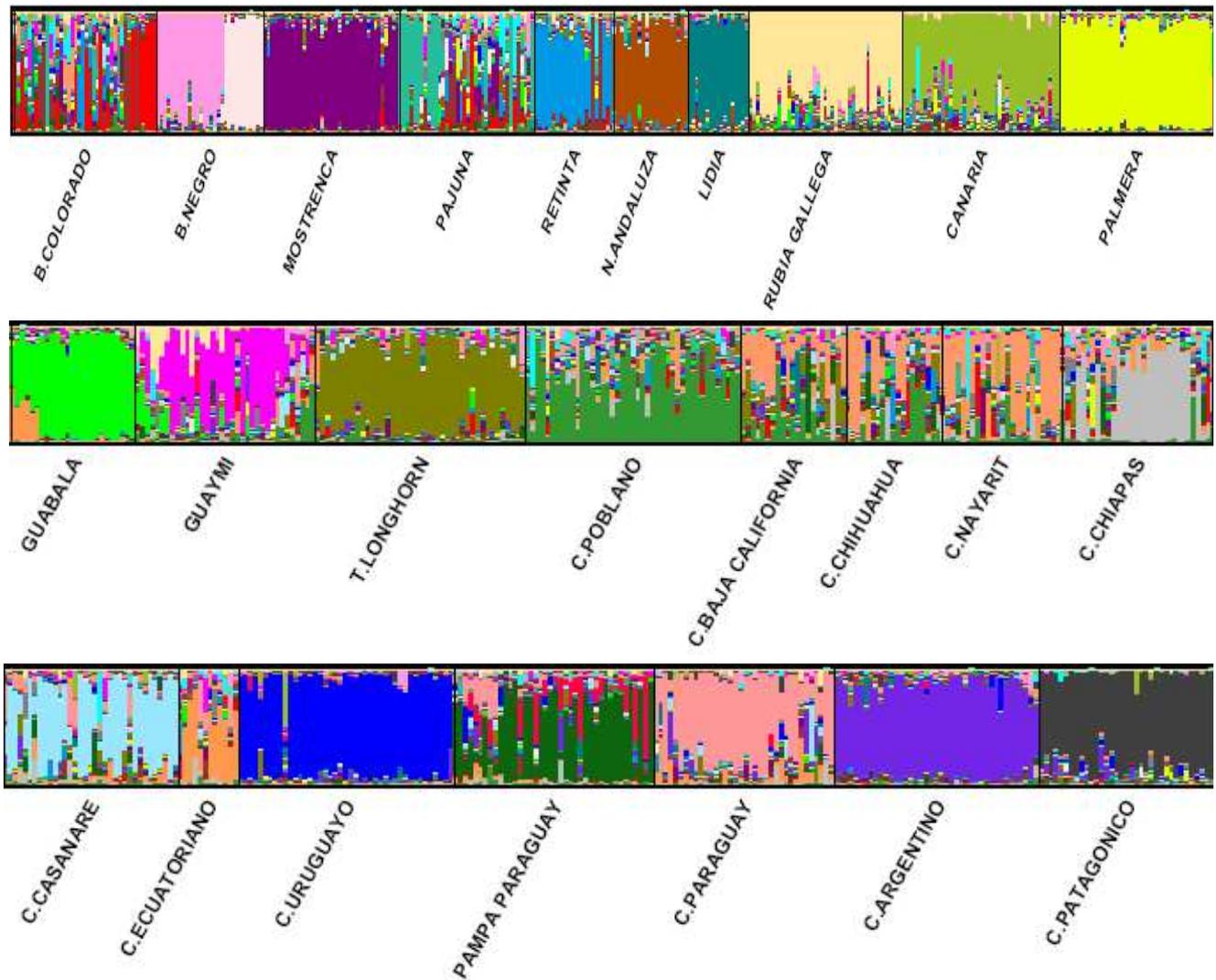


Figura 23. Proporción de mezclas de colores sobre 33 poblaciones cuando $K=28$ mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004)

4. RESULTADOS

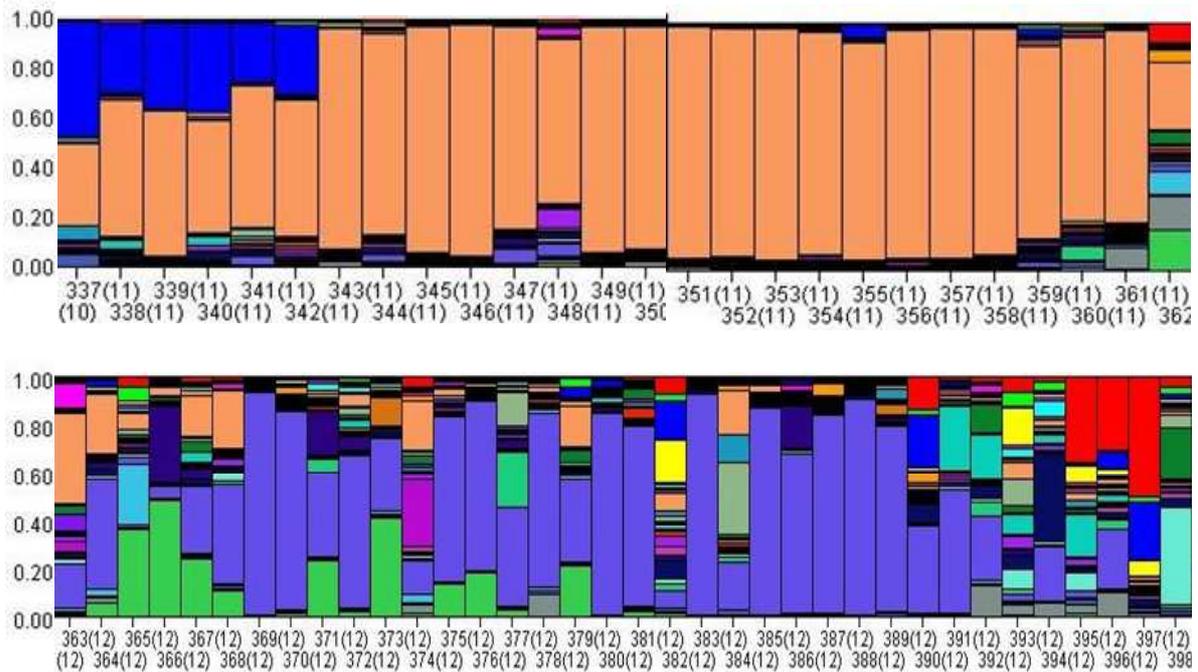


Figura 24. Composición genética de los miembros de la población Guabalá y Guaymí cuando K=28, mediante programa Structure, Pritchard *et al.* (2000) y graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004).

En el caso de la población Guabalá, los individuos que presentan valores de q por debajo de los 75% (identificados anteriormente) son 337, 338, 339, 340, 341, 342 y 362. En el caso de las poblaciones Guaymí, los individuos identificados con valores de q por debajo de los 75% son 363-369, 372-380, 383, 385, 387, 391-398.

La figura 24 muestra la composición genética de los miembros de la población Guabalá y Guaymí cuando K=28. Se muestran los individuos con sus respectivas proporciones de mezclas mediante los valores de q .

4.7 Modelo espacial de datos de población

Una vez obtenidos los resultados del análisis con el modelo de agrupación espacial (TESS), el mismo mostró un valor óptimo de K=28, al igual que STRUCTURE, por lo que se podría asumir que ambos modelos tienen el mismo

4. RESULTADOS

poder de discriminación en lo que respecta al cálculo de las K poblaciones. La figura 25 muestra el gráfico representativo de DIC vs K_{MAX} donde se aprecia este resultado, con un valor de 155183.

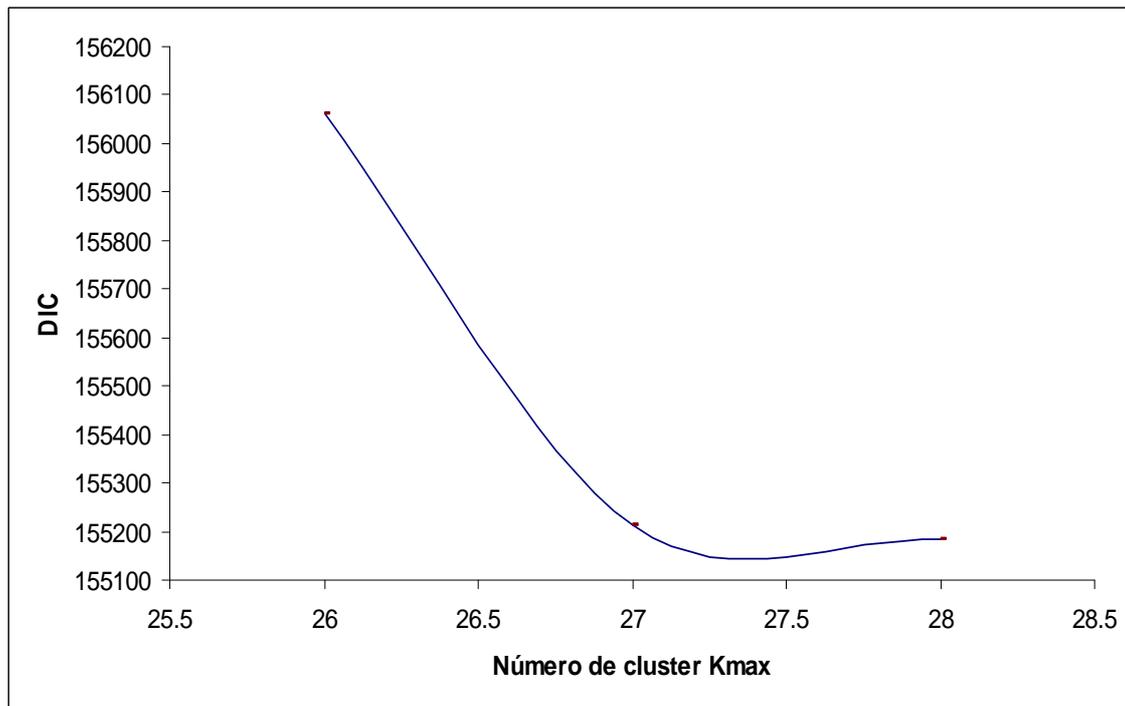


Figura 25. DIC de varios valores de K mediante asignación espacial de individuos utilizando TESS (Durand *et al.*, 2009a)

Sin embargo al calcular el valor de similitud de alineamiento ente ambas matrices $Q_{(structure)}$ vs $Q_{(tess)}$, se observó un valor de $H'=0,5053$ con lo cual se observan diferencias en el patrón de distribución interna de las poblaciones estudiadas entre ambos modelos. En la figura 26 se observa la comparación entre ambos resultados con el programa DISTRUCT (Jacobson and Rosenberg, 2007). Haciendo énfasis sobre los grupos panameños, se observa que en la población Guabalá se mantiene separada de las demás, con la influencia de las razas cebuinas sobre los animales indentificados en la matriz q individual.

4. RESULTADOS

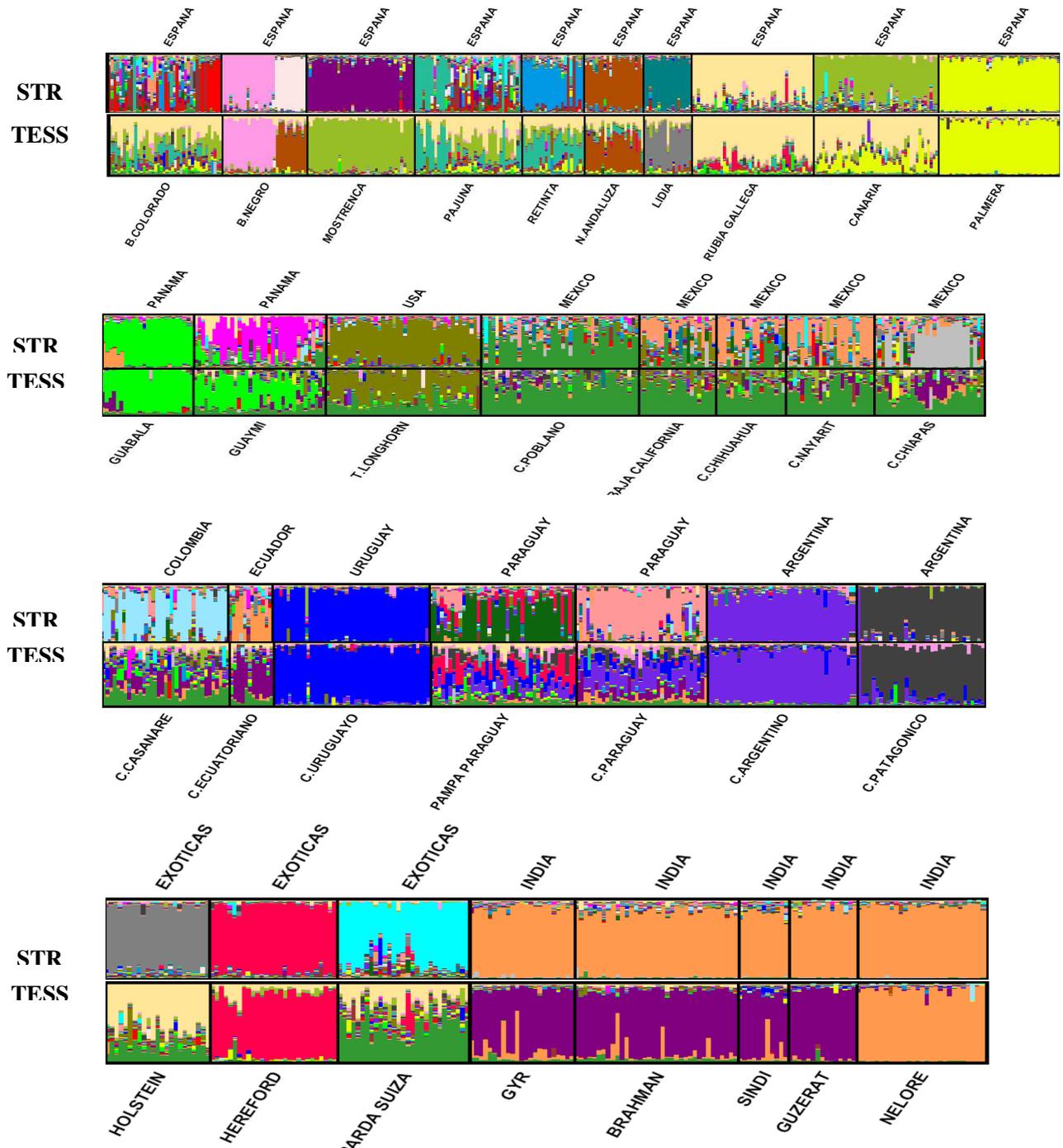
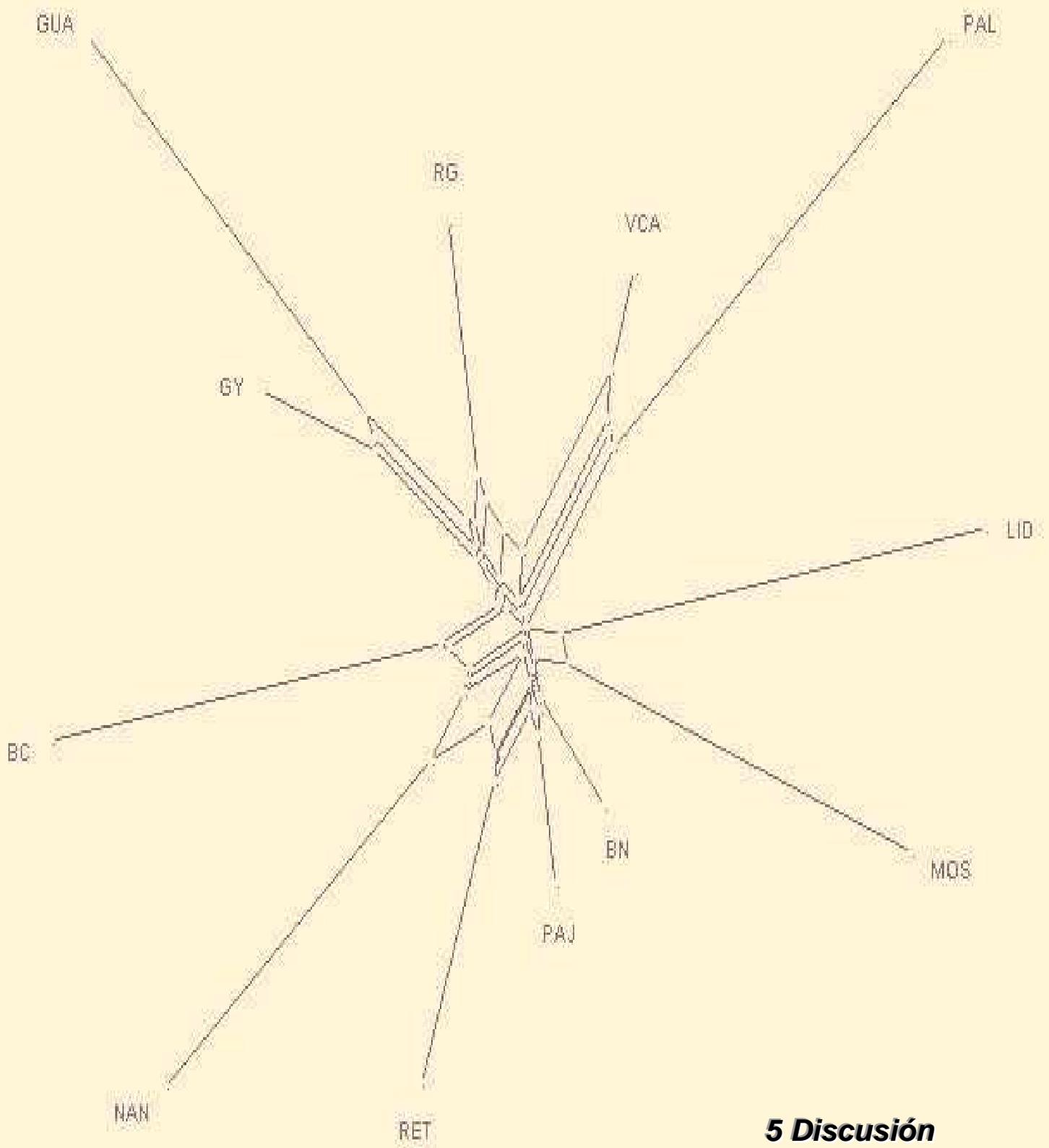


Figura 26. Comparación genética de los miembros de la población total cuando $K=28$, mediante programa STRUCTURE (STR) y TESS, Pritchard et al. (2000) y Francois et al., 2009, graficado mediante el programa Distruct Rosenberg (2004).



5 Discusión

5. DISCUSIÓN

Las poblaciones bovinas Guabalá y Guaymí se han mantenido marginadas y prácticamente desconocidas hasta hace muy pocos años; necesitan una opción de ser apropiadamente identificadas y aprovechadas en programas de conservación genética dentro de la República de Panamá. Los archivos históricos unidos a estudios de caracterización genética ofrecen esta oportunidad de poner en valor estos recursos genéticos de animales domésticos que todavía pueden encontrarse aunque cada vez en lugares más recónditos.

5.1 Variabilidad genética

Cabe destacar que la población Guaymí presenta una mayor diversidad genética que la población Guabalá, aunque no se debe descartar que podría existir una alteración de estos índices por efecto de las razas cebuínas y exóticas que influenciaron a las poblaciones criollas en Latinoamérica, con cruzamientos mal dirigidos como el caso de Panamá en el año 1914 (Jaén, 1998).

Esta mayor diversidad de las poblaciones Guaymí se puede observar en el fenotipo de las mismas ya que muestra una gran diversidad en el color de la capa, como los berrendos negros y colorados, moro, pardo y atruchado; además del largo de pelo encontrado por el Dr. Jorge de Alba (comunicación personal) quien reportó que la mayoría de esta población tiene un largo mayor a 5 milímetros, signo de intolerancia al calor ambiental. Esto puede significar que estos animales que se mantienen en la región de Gualaca, se encuentran en un ambiente diferente al originario de estas poblaciones que es el clima de montaña.

Contrariamente a lo observado en los Guaymí, los animales Guabalá sólo presentan capas de color rojo sólido y berrendo del mismo color y un pelo corto, adoptado posiblemente por efecto de la adaptación a las altas temperaturas y humedad. Jorge de Alba, estimó que contrariamente a lo que se pensaba, la Guabalá y Guaymí son poblaciones diferentes, por lo menos fenotípicamente (comunicación personal).

El valor de F_{ST} es mayor al encontrado en ganado criollo mexicano con 0,033 (Quiroz-Valiente, 2006) y similar al encontrado entre las razas bovinas europeas

5. DISCUSIÓN

con 0,068 y 0,07 y corresponde al valor global de diferenciación genética entre razas (Cañón *et al.*, 2001; Jordana *et al.*, 2003). Este valor de F_{ST} encontrado al comparar ambas poblaciones muestra que es probable que haya un bajo flujo de genes entre las mismas y al relativo aislamiento geográfico y reproductivo al que han sido sometidas. El Nm entre la Guaymí y la Guabalá fue de 3,40, y es menor a los reportados por (Quiroz-Valiente, 2006) al realizar comparaciones de Nm entre las poblaciones mexicanas, que oscilaron entre 4,61 a 13,07.

Las estimaciones de F_{ST} y Nm reportadas, indican que entre las poblaciones Guaymí y Guabalá, existe efectivamente un bajo flujo de genes, que ha habido un relativo aislamiento reproductivo y desde el punto de vista de conservación estas poblaciones mantienen una diferenciación genética importante.

Hay que llamar la atención una vez más en la posibilidad de que hayan existido cruzamientos mal dirigidos que confunden estas poblaciones como una sola desconociendo que son poblaciones que se formaron en zonas diferentes y que conviven con grupos culturales muy diferentes: Guaymí (indígenas Gnöbe-bugle en zona de montaña) y Guabalá (grupos familiares no indígenas, en zonas al nivel del mar o cercanos a este nivel).

Los resultados del análisis factorial de correspondencia indican que ambos conjuntos de individuos se separan totalmente uno del otro, se puede concluir por lo tanto que nos encontramos ante dos poblaciones diferentes. Estos resultados fueron similares a los reportados por Martínez (2008) quien utilizó el análisis factorial de correspondencias en dos bovinos criollos argentinos, para detectar si estas poblaciones eran diferentes.

5.2 Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guabalá (GUA)

Los valores de heterocigosis media esperada y observada fueron de 0,6458 y 0,6265 respectivamente. Se observó que el número medio de alelos, el valor de PIC, la Heterocigosis media esperada y Heterocigosis media observada, se encuentran dentro de los rangos encontrados en algunas razas españolas (Martínez *et al.*, 2005; Martín-Burriel, 2007). Los valores de heterocigosis

5. DISCUSIÓN

resultaron altos lo que podría ser atribuido a un bajo nivel de endogamia (Arora and Bhatia, 2004) y una baja presión de selección (Armstrong *et al.*, 2006). El valor de F_{IS} encontrado fue de 0,0504 lo que se podría interpretar que se trata de una población con niveles de endogamia de bajos a moderados. Estos resultados muestran que las poblaciones Guabalá han sido seleccionadas mediante una metodología empírica, utilizando estimaciones basadas en el fenotipo, como no podía ser de otra manera y que en efecto fue confirmado mediante conversaciones con los productores propietarios de estas poblaciones. A través del tiempo los animales fueron seleccionados por el color rojo y sus derivaciones y la forma de los cuernos y una tendencia hacia la producción de carne para el consumo local. Se tomaban el cuidado de no cruzar los animales con relaciones de parentesco, particularmente los que se encontraban en relaciones muy cercanas como madres, padres o hermanos, pero se desconoce si fueron consideradas las otras relaciones de parentesco colaterales o directas más lejanas.

Con respecto al análisis de cuello de botella, la mayoría de las pruebas y modelos estudiados no mostraron rechazo en la hipótesis nula ($p > 0,05$), excepto las pruebas utilizadas con el modelo de mutación, IAM. En lo que se refiere al análisis de cambio de moda, se observó una alta proporción de alelos en las frecuencias alélicas más bajas, por lo que se confirma que en la población bovina Guabalá no ha sufrido cuello de botella en el pasado reciente. Con estos resultados habría que descartar la poca influencia que ha tenido la posible introducción de nuevos alelos como efecto de las migraciones de diversas razas de animales que llegaron a Panamá, como las poblaciones cebuinas y razas exóticas, posiblemente por que dicha introducción no es en absoluto reciente. El efecto que tiene introducir reproductores recientemente, produce un incremento de la heterocigosis por lo que habría un falso cuello de botella como ocurrió en los análisis mediante el modelo de mutación IAM. Se puede concluir por lo tanto que es improbable que haya recientes introducciones como se confirma por los ganaderos.

En las entrevistas realizadas a los productores que se dedican al cuidado y crianza de esta población, aseguran que han evitado el cruzamiento de sus

animales con las nuevas razas, en una modalidad de aislamiento reproductivo, iniciada por sus antepasados a finales el S.XIX. Este hecho no descartaría la posibilidad de cruzamientos accidentales por el hecho de que existen ranchos colindantes que utilizan razas cebuinas y exóticas, tales como Frisonas y Parda Suiza, por lo que podría haber afectado los resultados de estos análisis.

5.3 Diversidad Genética y cuello de botella de la Población Guaymí (GY)

La heterocigosis media esperada y heterocigosis media observada, el número medio de alelos y el valor de F_{IS} , se compararon con algunas razas autóctonas españolas, criollas de Latinoamérica y exóticas (Tabla 7) y muestra que los valores de H_e son mayores a los encontrados en la raza Hereford (0,589), Mostrenca (0,593), Criollo Patagónico (0,611), Guabalá (0,646), Criollo Argentino (0,651) y Pajuna con 0,706. Por otro lado son menores a los reportados en las poblaciones criollas colombianas (Tabla 8), BON (0,800) Romosinuano (0,780) y Costeño (0,770). En lo que se refiere a H_o la población Guaymí resultó con el segundo valor más alto (0,709) detrás de la BON (0,720). En lo que se refiere al N_a , la población Guaymí presenta los valores más altos (7,40) similar a la Pajuna que reporta un valor de N_a de 7,24 (Barrera *et al.*, 2006; Quiroz-Valiente, 2007; Martínez, 2008; Villalobos *et al.*, 2009). El valor de F_{IS} reportado muestra que esta población presenta bajos índices de endogamia (Wright, 1943; Wright, 1978; Montoya, Arias, Rey and Rocha, 2005) y podrían ser recuperadas en el marco de un programa de conservación, estructuración y mejoramiento beneficiando las poblaciones indígenas de la comarca Ngöbe-bugle de quienes dependen para su subsistencia y además ser utilizadas como fuente de variabilidad genética en sistemas de cruzamientos donde se requiere un tipo animal que aporte resistencia y rusticidad, como es el caso de los sistemas de doble propósito, que aprovechan la producción de leche y carne en las zonas tropicales.

Mediante el análisis de cuello de botella se confirma que la población bovina Guaymí no ha sufrido cuello de botella en el pasado reciente. Estos resultados son similares a los reportados por Quiroz-Valiente (2007) quien encontró

5. DISCUSIÓN

influencia cebuinas en los bovinos criollos de Chipas (24%) y Nayarit (10%) lo que reforzaría la posible presencia de alelos nuevos en el proceso de formación de estas poblaciones antes de su posterior aislamiento geográfico o el posible movimiento de animales hacia las montañas por parte de los propios indígenas, por lo que el estudio comparativo mediante otras técnicas como modelos de distancias genética, árboles de relaciones o *NeighborNet* y modelos bayesianos (Nei, 1972; Pritchard *et al.*, 2000; Huson and Bryant, 2006) serían útiles para dilucidar estas interrogantes. Es posible que este mismo fenómeno se podría estar presentando, ya que durante décadas pasadas los cebuinos fueron utilizados como modelos de mejoramiento genético y fueron dispersados por todo el continente americano y utilizados dentro de sistemas de cruzamientos de forma indiscriminada.

5.4 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas algunas de Latinoamérica

Tomando en cuenta los datos históricos y los primeros puntos de dispersión de las primeras poblaciones bovinas llegadas al continente americano y la posterior formación de las futuras razas criollas se procedió a establecer el análisis de las poblaciones panameñas con relación a las criollas de Latinoamérica.

El análisis factorial de correspondencias mostró que las poblaciones Guabalá, y Guaymí se agrupan con los bovinos criollos de la región mesoamericana. La diferencia de agrupamiento de las poblaciones mexicanas frente a la Criollo de Chiapas, fue similar a la reportada por Quiróz (2007) atribuido a la diferenciación genética por efectos ambientales. Podemos añadir que estas poblaciones podrían haber tenido un origen diferente a los demás criollos mexicanos por migraciones de animales desde la región de Panamá. Los grupos Uruguayo, Pampa Chaqueño, Criollo Argentino y Criollo Patagónico si mantienen una agrupación congruente con la geografía, salvo el Paraguayo que se asocia con los grupos del noreste de suramericano probablemente por los mismos efectos ambientales al

5. DISCUSIÓN

que se encuentran sometidos las poblaciones Criollo Casanaré y Ecuatoriano que es de la biestacionalidad.

El análisis de la varianza indica que una posible influencia de las poblaciones panameñas hacia el sur de América por el Perú y Ecuador ya que en la historia de la conquista del Perú, Panamá fue punto importante de dispersión de animales.

Los análisis de distancia genética son también coherentes con los resultados obtenidos con el análisis factorial de correspondencia, observándose una gran distancia entre las poblaciones Gualabá y Guaymí; a pesar de que ambas poblaciones están localizadas dentro de la misma provincia, las zonas agroecológicas son diferentes, la población Guaymí se encuentra en una zona de montaña y la Gualabá en una zona de bajura tropical.

Sin embargo, la representación gráfica realizada con el Neighbor Net se observa un ligero agrupamiento de las poblaciones panameñas con las mexicanas.

5.5 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y algunas razas Autóctonas Españolas

Debido a la ya demostrada relación histórica de las poblaciones panameñas con las españolas, los resultados de esta sección son enfocados hacia este particular. Además es importante establecer más que las diferencias, los puntos en común entre ambos grupos de poblaciones bajo el enfoque de la conservación y el aprovechamiento de razas nodrizas como una hipotética vía de recuperación en caso de que haya riesgo inminente de extinción de alguna de las poblaciones. Bajo este mismo enfoque en algunos análisis, se subdividieron las poblaciones españolas en ibéricas, las originarias de la península e insulares a las poblaciones autóctonas provenientes de las islas Islas Canarias.

Los resultados obtenidos no destacan la influencia que mostraron las poblaciones bovinas de las Islas Canarias sobre el Nuevo Mundo (Primo, 1992; Beteta, 1997). Si observamos en la historia de la conquista de América, las Islas Canarias representaron un punto muy importante de adaptación y dispersión de animales hacia América (Tejera y Capote, 2005) y podría esperarse una menor

diferenciación genética entre las poblaciones criollas panameñas y las canarias que con las españolas peninsulares; sin embargo la llegada de poblaciones exóticas a América en el año de 1914 podría también haber contribuido, en años posteriores, a la formación de los planteles panameños ocurrido (Jaén, 1998).

5.6 Comparación genética entre las poblaciones Panameñas y razas cebuína y exóticas

Se conoce históricamente que las razas de origen índico (*Bos indicus*) y taurinas (*Bos taurus*) especializadas, denominadas como exóticas (para diferenciarlas de las razas locales) ingresaron en Panamá a partir del año 1914 (Jaén, 1998). Se espera entonces que haya influencia de estas poblaciones sobre las panameñas, aunque según comunicación personal con los productores, particularmente de las poblaciones Guabalá, desde hace más de 50 años se habían decidido en evitar el cruzamientos con cualquier raza cebuína (Brahman, Gyr, etc.) y exóticas (Frisona, Parda suiza, Hereford, etc.) que había en la época. Aun sí, se espera que haya alguna influencia de estos dos grupos, por hechos fuera del control de los mismos productores tales como cruzamientos indeseados por efecto de que algún macho de otra ganadería se pasara a la propiedad atraída por alguna hembra en celo como eventualmente sucede. Por otro lado las poblaciones Guaymí se encuentran ubicadas dentro de la comarca Ngöbe-bugle y carente de una vía que facilite la comunicación directa con las zonas de mayor movimiento de animales, por lo que el aislamiento geográfico está presente en estas poblaciones. Este hecho no ha limitado que las instituciones gubernamentales nacionales hayan creado programas de “mejoramiento genético” con esquemas inadecuados o la modalidad del trueque de animales entre los pobladores y los indígenas que en ocasiones frecuentes ocurre creando un flujo de animales hacia la región indígena y viceversa, con la consecuencia de una disminución de animales descendientes de las poblaciones criollas originarias.

Mediante el análisis de correspondencia se observa un claro grado de diferenciación puesto que estamos comparando diferentes especies *Bos taurus* y

5. DISCUSIÓN

Bos indicus. Este resultado es similar a los encontrados por Naves *et al.* (2005) y Quiroz-Valiente, (2007) al comparar varias poblaciones criollas, Cebuínas y exóticas.

En cuanto a las poblaciones exóticas, con el AMOVA se observó un mayor porcentaje de variación y F_{ST} , que en las poblaciones criollas de América del norte, esto confirmaría una vez más que las poblaciones panameñas están ubicadas dentro del grupo de razas criollas.

Esto muestra una baja influencia de los animales cebú sobre las poblaciones aunque se sabe históricamente que durante el periodo que abarca la llegada de los cebuinos a Panamá en 1914 hasta la fecha, la proporción de individuos de esta raza creció en gran medida y fueron utilizados indiscriminadamente sobre el supuesto que era animales mejor adaptados y mas productivos. Esto no solo ocurrió en Panamá, sino en toda Latinoamérica. La pregunta que cabe sería, ¿fue suficiente esta masiva introgresión de genes cebú durante 95 años para cambiar la frecuencia de alelos dentro de las poblaciones latinoamericanas y perder la identidad de los criollos y su herencia hispana? En el caso del análisis factorial por correspondencias, el AMOVA y el índice de fijación F_{ST} , muestran que existe diferencia entre las poblaciones panameñas y las razas Cebú, salvo posibles ancestros en cruzamientos que pudieron ocurrir en el pasado.

5.7 Estructura Genética de las poblaciones

La aplicación de la técnica de microsatélites y el uso del valor de q , para determinar la proporción de mezclas de los animales, además de la utilización de metodologías como caracterizaciones zoométricas y morfométricas podrán ser de gran utilidad para la recuperación de ambas poblaciones.

Cabe destacar que entre las poblaciones panameñas, el valor de probabilidad de mezcla (q) en la población Guaymí se encuentra por debajo de los valores considerados como animal puro, en programas de recuperación y conservación de razas en riesgo de extinción, que es 0,80 (Li *et al.*, 2005). Además, es importante destacar que existen fuertes indicios que las poblaciones Guaymí se encuentran

5. DISCUSIÓN

en riesgo de ser absorbidas por los cruzamientos procedentes de animales cebuínos y por la falta de conocimiento sobre los animales Guabalá, que hasta 2005, no se tenía en cuenta su presencia como población diferente, siendo confundida como población Guaymí.

En este caso se realizó una revisión de los valores de q por individuo y el resultado fue que la población Guabalá, muestra un 72% de los animales por encima de $q=0,75$ y el 28% restante se encuentra en $q>0,75$. De estos últimos, el 86% está asociado a los grupos cebuínos. Por lo que existe un buen pronóstico en cuanto a la identificación de los individuos e iniciar un programa de conservación con una población pura y establecer programas de cruzamiento por absorción, en caso que sea necesario.

El caso del Criollo Guaymí, los resultados obtenidos en la matriz q individual, se obtiene que el 75% de la población muestreada, se encuentra con valores de $q<0,75$. De esta proporción, el 66% está asociado a las poblaciones Guabalá y Rubia Gallega. También presenta proporciones de mezcla en menor escala pero con valores altos de q entre 0,25 y 0,67 las poblaciones de Criollo Paraguayo, Criollo Patagónico, Criollo Casanaré, Criollo Argentino por lo que se observa un porcentaje de diferenciación más bajo en el AMOVA con las poblaciones españolas y de Suramérica dentro de la muestra. Teniendo en cuenta estos resultados, la población Guaymí al presentar una población con solo el 25% de individuos con valores de $q>0,75$ habría que tomar acciones inmediatas para establecer programas agresivos de recuperación y así evitar su posible extinción.

Se puede confirmar que la población Guabalá presenta influencia de las poblaciones cebuínas pero como habíamos señalado anteriormente por efecto de algunos pocos individuos que presentan en promedio una proporción de mezcla de $q = 0,33 \pm 0,08$. A excepción de este detalle, se observa que la población Guabalá tiene alta diferenciación genética. Similar a las que se observan en Palmera, Mostrenca, Toro de Lidia, Criollo Argentino y Criollo Patagónico.

En la población Guabalá los individuos que presentan valores de q por debajo de 75% deberían ser separados del resto de la población y podrían entrar a un programa de cruzamientos absorbentes, en caso de ser necesario, a excepción

5. DISCUSIÓN

del 362 quien presenta una proporción de mezcla altamente indefinida. El resto de animales que presentan valores de q por encima de 75% serían los que van del 343 al 361, quienes entrarían directamente a los programas de conservación. De estos animales, en caso extremo, se podrían utilizar el 379, 377, 376, 387, 373 y 392 en cruzamientos absorbentes y el resto se descartaría.

En la población Guaymí los animales identificados con los números 370, 384, 389, 386, 381, 371, 388, 390 y 392, que presentan valores de q mayores al 75% deben ser rescatados e integrados inmediatamente a los programas de recuperación.

Este procedimiento es similar al utilizado por Li *et al.* (2005) quienes lograron determinar con microsatélites las poblaciones bovinas nativas de la isla de Faroe traídas por los vikingos hace más de mil años y las interrelaciones con otras razas, particularmente el bovino Rojo Noruego que fue importado durante el siglo XX y que ha ido sustituyendo progresivamente estas poblaciones nativas por su mayor productividad. Este hecho es similar a lo ocurrido a las poblaciones criollas de América con las razas cebuínas y exóticas importadas como razas mejorantes y sustitutas de las criollas. Igualmente el uso combinado de análisis bayesianos basados en asignación individual mediante Structure (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003) y la aplicación de análisis de varianza molecular permite una mejor visión de la estructura genéticas de las poblaciones eurasiática y las regiones colindantes del cercano oriente (Li *et al.*, 2007). Mas recientemente, el uso de las metodologías anteriores y el uso de la reconstrucción de redes NeighborNet (Huson and Bryant, 2006; Kloepper and Huson, 2008) basadas en distancias de Nei Da (Nei and Chesser, 1983) han sido las herramientas utilizadas en la dilucidar la clasificación de razas en Eurasia (Li and Kantanen, 2009).

5.8 Modelo espacial de datos de población

A diferencia de STRUCTURE, el modelo espacial utilizado en TESS no encontró diferenciación entre los individuos de las poblaciones Guaymí y Guabalá, asignándoles el mismo color a las proporciones de mezcla de $q > 0,46$ (Guaymí) y $q > 0,77$ (Guabalá); se separa la Nelore de las demás razas cebuinas y también se observa que Palmera se mantiene como población de referencia al igual que la Mostrenca. Además en la Vaca Canaria se observa influencia de la Palmera con un valor de $q = 0,24$. Las incongruencias observadas por el modelo espacial, podría deberse a los supuestos planteados por (Guillot *et al.*, 2005) en que el modelo asume que existen frecuentemente, dependencias de espacio entre individuos y el conjunto de individuos muestreados es visto como la representación de una o varias poblaciones panmícticas separadas por fronteras geográficas a lo largo del espacio. En este modelo, la probabilidad de que dos individuos pertenezcan a la misma población disminuye con el incremento de la distancia geográfica que hay entre ambos. Modelos de mezcla como los de Pritchard *et al.* (2000) utilizados en STRUCTURE ponen igual importancia a todas las particiones, mientras que este modelo tiende a favorecer las particiones que se encuentran organizados espacialmente. Por otro lado diversos autores han señalado que diferentes algoritmos de agrupamiento pueden inferir diferentes soluciones de la partición óptima de un juego de datos y se han encontrado incongruencias entre BAPS, GENELAND Y STRUCTURE cuando se analizaron datos genéticos de especies de sapos, *Buffo calamita*, en Inglaterra (Rowe and Beebee, 2007). En un estudio de la variable, dispersión geográfica, tomando las demás variables constantes, esta tenía un efecto muy pequeño sobre el la capacidad de agrupar (Helmer *et al.*, 2003).

Tomando en cuenta lo anterior, tenemos en primer lugar que las poblaciones bajo el presente estudio no son poblaciones naturales o silvestres a excepción de la Mostrenca que se encuentra en regimen de asilvestramiento, por otro lado, tenemos que las poblaciones en este estudio estan sujetas a una selección ejercida por la manipulación humana y además existen animales que se

5. DISCUSIÓN

encuentran en varias regiones geográficas como las cebuinas (Gyr, Brahman, Sindi, Guzerart y Nelore) y exóticas (Holstein, Hereford y Pardo Suizo), por lo que el uso del modelo espacial de agrupamiento no sería el más adecuado en los casos que se presenten este tipo de poblaciones. Además el modelo que plantea Pritchard (2000) tiene un mejor comportamiento cuando se comparan poblaciones con índices de diferenciación genética iguales o mayores a 0,05, situación que ocurre entre la mayoría de las razas bovinas bajo el presente estudio (Latch *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2007). En un estudio realizado por Chen *et al.* (2007) donde comparaba el desempeño de GENELAND, TESS, STRUCTURE y GENECLUS, encontró que STRUCTURE logró mejores resultados en identificar las poblaciones.

6. CONCLUSIONES

6. CONCLUSIONES

- Se confirma de manera objetiva la existencia de las dos poblaciones criollas Guaymí y Guabalá remanentes en la República de Panamá y su diferenciación genética frente a las poblaciones criollas latinoamericanas, cebuínas, exóticas y autóctonas españolas.
- El bovino criollo Guabalá presenta una alta variabilidad genética y niveles de endogamia aceptables.
- El bovino criollo Guaymí presenta una mayor variabilidad genética, que Guabalá, debido por la introgresión de los alelos de otras poblaciones bovinas.
- No se observa un cuello de botella reciente en las poblaciones bovinas Guabalá y Guaymí.
- Se han podido identificar animales con alto grado de pureza de las poblaciones Guabalá y Guaymí para su utilización en programas de conservación.
- Se encontró una mayor relación genética entre las poblaciones panameñas y las ibéricas peninsulares seguida de las poblaciones criollas de Suramérica.
- Dentro de los programas de conservación y recuperación de las poblaciones criollas panameñas, las razas autóctonas que deben ser estudiadas con mayor detenimiento y como candidatas a ser utilizadas en hipotéticos cruzamientos absorbentes desde el punto de vista de la conservación serían la Rubia Gallega, Berrenda en Colorado y Vaca

6. CONCLUSIONES

Canaria y de las latinoamericanas serían el Patagónico, Casanare, Criollo Uruguayo teniendo en cuenta la, variabilidad intrapoblacional y otros datos morfológicos y funcionales.

- La población criolla Guaymí presenta un alto riesgo de desaparecer por lo que es urgente instaurar programas de repoblación y conservación.
- La influencia de las poblaciones cebuínas esta limitada a una baja proporción de individuos de las poblaciones criollas panameñas, particularmente en los bovinos Guabalá.
- El modelo de asignación espacial solamente mostró resultados parcialmente congruentes con los modelos utilizados dentro de este estudio.

HISTORIA DEL ALMIRANTE
DON CRISTOBAL COLON

EN LA CUAL SE DA PARTICULAR
Y VERDADERA RELACION DE SU VIDA Y DE SUS
HECHOS, Y DEL DESCUBRIMIENTO
DE LAS INDIAS OCCIDENTALES,
LLAMADAS NUEVO-MUNDO

ESCRITA POR
DON FERNANDO COLON, SU HIJO

PRIMER VOLUMEN



7. BIBLIOGRAFÍA

MADRID 1892

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aranguren, M. 2002. Caracterización y relaciones filogenéticas de cinco razas asnales españolas en peligro de extinción mediante la utilización de marcadores microsátélites: su importancia en los programas de conservación, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Archila, M. y S. Bernal 1983. Contribución al estudio del ganado criollo Hartón del Valle. Trabajo de grado, Fac. Med. Vet. Y Zoot., U. Nal de Colombia, sede Bogotá.
- Archivo General de Indias. 1521. Despacho para la ciudad de Panamá [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 233, L.1, F.288V-290R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1522. Orden a los oficiales de la isla de Santiago [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Indiferente, 420, L.8, F.357R-357V <http://pares.mcu.es/>.
- . 1525. Que los de Tierra Firme saquen ganados de la Española [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 233, L.2, F.57V-58R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1531. Envío de mantenimientos de Jamaica a Panamá [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 234, L.5, F.1V-3R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1536. Exención de almojarifazgo al ganado de Panamá [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 235, L.6, F.66V-67R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1550, Pase a Perú de tres empleados de Gómez de Tapia [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 235, L.8, F.330V-331R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1551a. Licencia a Juan Fernandez para pasar ganado al Perú [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla, Panamá, 236, L.9,F.8V-9R <http://pares.mcu.es/>.
- . 1551b. Licencia a Luis Suarez, para enviar ganado al Perú [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla, Panamá, 236, L.9, F.19V-20R <http://pares.mcu.es/>.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Armstrong, E., A. Postiglioni, A. Martinez, G. Rincon, and J.L. Vega-Pla. 2006. Microsatellite analysis of a sample of Uruguayan Creole bulls (*Bos taurus*). *Genetics and Molecular Biology* 29:267-272.
- Arora, R., and S. Bhatia. 2004. Genetic structure of Muzzafarnagri sheep based on microsatellite analysis. *Small Ruminant Research* 54:227-230,
- Arranz, J.J., Y. Bayón, and F. San Primitivo. 2001. Diferenciación entre razas ovinas autóctonas y forneas aplicando secuencias microsatelites. *Archivos de Zootecnia* 54:27-33.
- Atteson, K. 1999. The Performance of Neighbor-Joining Methods of Phylogenetic Reconstruction. *Algorithmica* 25:251.
- Baumung, R., V. Cubric-Curik, K. Schwend, R. Achmann, and J. Solkner. 2006. Genetic characterisation and breed assignment in Austrian sheep breeds using microsatellite marker information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 123:265-271.
- Bedoya, G.; L.Carvajal; N. Bermúdez; F. Moreno; M. Márquez; S. Davies; J. Derr; J. Ossa y A. Ruiz. (2001). "Estructura molecular y poblacional del ganado criollo Colombiano (GCC)." *Rev Col Cienc Pec* 14(2).
- Beja-Pereria, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Verensi, C., Ferrand, N., Casoli, A., Goyache, F., Royo, L., Conti, S., Lari, M., Martini, A., Ouragh, L., Magid, A., Atash, A., Zsolnai, A., Boscato, P., Triantaphylidis, C., Ploumi, K., Sineo, L., Mallegni, F., Tarbelet, P., Erhard, G., Sampietro, L., Bertrantpetit, J., Barbujani, G., Luikart, G., and G. Bertorelle. 2006. The origin of European Cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS 2006; 103; 8113-8118. www.pnas.org/cgi/content/full/103/21/8113.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, and F. Bonhomme. 2003. Genetix: 4.05 Logiciel sous Windows™ pour la genetique des populations., In U. d. Montpellier, (ed.), 4.05 ed. Laboratoire Genoma Populations, Interactions, Adaptations, Montpellier, France.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Beteta, M. 1997. Las razas autóctonas españolas y su participación en los bovinos criollos iberoamericanos Simposium sobre Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. ALPA, XV Reunión, Maracaibo, Venezuela, 24-28 de noviembre.
- Beteta, M. 1999. Llegada del Vacuno Español a Suramerica. Conferencia 15-12-1999. Boliviana, en la Revista Cultural Lotería No 460, mayo-junio, República de Panamá, Panamá.
- Bishop, M. D., S. M. Kappes, J. W. Keele, R. T. Stone, S. L. Sunden, G. A. Hawkins, S. S. Toldo, R. Fries, M. D. Grosz, J. Yoo y C. W. Beattie. 1994. A genetic linkage map for cattle. *Genetics* 136: 619-639.
- Botstein, D., R. I. White, M. Skolnich and R. W. Davis. 1980, Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Human Genetics* 32: 324-331.
- Bowcock, A.M., A. Ruiz-Linares, J. Tomfohrde, E. Minch, J.R. Kidd, and L.L. Cavalli-Sforz. 1994. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microatellites. *Nature* 368:455 - 457.
- Brenneman, R.A., J. C. C. Chase, T.A. Olson, D.G. Riley, and S.W. Coleman. 2007. Genetic diversity among Angus, American Brahman, Senepol and Romosinuano cattle breeds. *Animal Genetics* 38:50-53.
- Brezinsky, L., S. J. Kemp y A. J. Teale. 1993a. Five polymorphic bovine microsatellites (ILSTS010-014). *Animal Genetics* 24: 75-76.
- Brezinsky, L., S. J. Kemp y A. J. Teale. 1993b. ILSTS006: a polymorphic bovine Anim. Genet., 24: 73.
- Bryant, D., and V. Moulton. 2004. Neighbor-Net: An Agglomerative Method for the Construction of Phylogenetic Networks. *Mol Biol Evol* 21:255-265.
- Buchanan, F.C., L.J. Adams, R.P. Littlejohn, J.F. Maddox, and A.M. Crawford. 1994. Determination of evolutionary relationships among sheep breeds using microsatellites. *Genomics* 22:397-403.
- Cañón, J., M. L. Checa, C. Carleos, J. L. V. Pla, M. Vallejo, and S. Dunner. 2000, The genetic structure of Spanish Celtic Horse breed inferred from microsatellite data. *Animal Genetics* 31:39-48.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Cañón, J., O. Cortés, D. García, M. A. García-Atance, I. Tupac-Yupanqui y S. Dunner. 2007. Distribución de la variabilidad genética en la raza de Lidia. Arch. Zootec. 56:391-396.
- Cañón, J., O. Cortés, D. García, M.A. García-Atance, I. Tupac-Yupanqui y S. Dunner. 2007. Distribución de la variabilidad genética en la raza de Lidia. Arch. Zootec. 56:391-396.
- Cañón, J., P. Alexandrino, I. Bessa, C. Carleos, Y. Carretero, S. Dunner, N. Ferran, D. Garcia, J. Jordana, D. Laloé, A. Pereira, A. Sanchez, and K. Moazami-Goudarzi. 2001. Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. Genetics Selection Evolution 33:311-32.
- Casellas, J., N. Jiménez, M. Fina, J. Tarres, A. Sánchez, and J. Piedrafita. 2004. Genetic diversity measures of the bovine Alberes breed using microsatellites: variability among herds and types of coat colour. Journal of Animal Breeding and Genetics 121:101-110,
- Castillero, A. 1967. Estructuras sociales y económicas de Veraguas desde sus orígenes históricos, siglo XVI y XVII, Editora Panamá, pp. 93-94; Panamá, 1967).
- Castro G. 2003. Panamá: agua y desarrollo en vísperas del segundo siglo. En publicación seriada Tareas, Nro. 114, mayo-agosto 2003. Ceta, Panamá, R. de Panamá. P.p. 21-52. ISSN: 0494-7061.
- Castro, G. 2006. Panamá: agua y desarrollo en vísperas del segundo siglo. En publicación seriada Tareas, Nro. 114, mayo-agosto 2003. Ceta, Panamá, R. de Panamá. P.p. 21-52.
- Cavalli-Sforza, L.L., and W.F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. American Journal of Human Genetics 19:233-257.
- Corander, J., J. Siren, and E. Arjas. 2008. Bayesian spatial modelling of genetic population structure. Computational Statistics 23:111 - 129.
- Corander, J., P. Marttinen, J. Siren, and J. Tang. 2008. Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. BMC Bioinformatics 9:539.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Cornuet, J.M., and G. Luikart. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144:2001-2014.
- Cornuet, J.M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup, and M. Solignac. 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153:1989-2000,
- Correal, G. 1992. El ganado criollo Blanco Orejinegro. *Animal Genetic Resources Information*. 1992 UNEP-FAO, 9:33-44.
- Correal, G. 1998. El ganado criollo Romosinuano. *Animal Genetic Resources Information*. 1992 UNEP-FAO, 24:1-12.
- Correal, G. 2000, El ganado criollo Sanmartinero (SM) y su potencial *Animal Genetic Resources Information*. 1992 UNEP-FAO) 2000, 28. p7-18.
- Cortés, R. 2002. Sociedad y naturaleza antes y después de la conquista y colonización de América Central. *Intercambio*. Universidad de Costa Rica N° 1. Mayo 2002.
- Dalvit, C., M. De Marchi, R. Dal Zotto, M. Gervaso, T. Meuwissen, and M. Cassandro. 2008. Breed assignment test in four Italian beef cattle breeds. *Meat Science* In Press, Corrected Proof:132.
- Dary, D. 1989. *Cowboy Culture: A Saga of Five Centuries*, University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, 1989.
- David, B., and M. Vincent. 2002. NeighborNet: An Agglomerative Method for the Construction of Planar Phylogenetic Networks *Proceedings of the Second International Workshop on Algorithms in Bioinformatics*. Springer-Verlag.
- Di Rienzo, A., A.C. Peterson, J.C. Garza, A.M. Valdes, and M. Slatkin. 1994. Mutational processes of simple sequence repeat *loci* in human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91:3166-3170,
- Diez-Tascón, C., R.P. Littlejohn, P.A.R. Almeida, and C.A. M. 2000, Genetic variation within the Merino sheep breed: analysis of closely related populations using microsatellites. *Animal Genetics* 31:243-251.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Don Fernando Colón. 1892. Historia del Almirante Don Cristóbal Colón. Vol. 1, Madrid. Disponible en: Biblioteca Virtual Miguel de Cervantes. <http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=21388&portal=0>, Fecha de acceso: 1/10/2009
- Durand, D., a. B. V. Halldorsson, and B. Vernot. 2005. Hybrid micro-macroevolutionary approach to gene tree reconstruction.
- Durand, E., Ch. Chen, and O.Francois. 2009a. TESS 2.3: Bayesian Clustering using tessellations and Markov models for spatial population genetics [Online]<http://membres-timc.imag.fr/Olivier.Francois/tess.html> fecha acceso 5/09/2009.
- Durand, E., F. Jay, O.E. Gaggiotti, and O. Francois. 2009b. Spatial Inference of Admixture Proportions and Secondary Contact Zones. *Mol Biol Evol* 26:1963-1973.
- Excoffier, L., P.E. Smouse, and J.M. Quattiro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479 - 491.
- Falush, D., M. Stephens, and J.K. Pritchard. 2003. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies. *Genetics* 164:1567-1587.
- FAO. 2004. Secondary Guidelines for development if natural farm animal genetic resources management plans: Measurement of domestic animal diversity (MoDAD): Recommended Microsatellite Markers. FAO ed., Roma, Italy.
- Felsenstein, J. 1988. Phylogenies from Molecular Sequences: Inference and Reliability. *Annual Review of Genetics* 22:521-565.
- Francois, O., S. Ancelet, and G. Guillot. 2006. Bayesian Clustering Using Hidden Markov Random Fields in Spatial Population Genetics. *Genetics* 174:805-816.
- Frantz, A.C., S. Cellina, A. Krier, L. Schley, and T. Burke. 2009. Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: clusters or isolation by distance? *Journal of Applied Ecology* 46:493-505.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Fray Bartolomé de las Casas (ed.) 1875. Historia de las Indias. Vol. 2, pp. 1-3. Imprenta de Miguel Ginesta, Madrid. Disponible en: Biblioteca Virtual Miguel de Cervantes.
<http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=21466&portal=0>, Fecha de acceso: 28/9/2009
- Fries, R., A. Eggen, and G. Stranzinger. 1990. The bovine genome contains polymorphic microsatellites. *Genomics* 8:403-6.
- García, M. C. (1984). Quinto centenario del descubrimiento de América. La Sociedad de Panamá en el Siglo XXI. Editorial Artes Graficas Padura, S.A Luis Montolo 140, Sevilla, España: 25.
- Gillot, G., L. Raphael, C. Aurelie, and F. Alain C. 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* (early view).
- Giovambattista, G., M.V. Ripoli, P. Peral-Garcia, and J.L. Bouzat. 2001. Indigenous domestic breeds as reservoirs of genetic diversity: the Argentinean Creole cattle. *Animal Genetics* 32:240-247.
- Goldstein D., Ruiz Bares A, Cavalli-Sforza L. y M. Feldman 1995a. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 6723-6727.
- Goldstein D., Ruiz Bares A, Cavalli-Sforza L. y M. Feldman. 1995b. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite Loci. *Genetics* 139: 463-471.
- Goldstein, D.B., and D.D. Pollock. 1997. Launching Microsatellites: A Review of Mutation Processes and Methods of Phylogenetic Inference. *J Hered* 88:335-342.
- Guevara, S., and A. Lira-Noriega. 2004. De los pastos de la selva a la selva de los pastos: La introducción de la ganadería en México. *Pastos:En prensa*.
- Guillot, G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation. The correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics* 24:2222 - 2228.
- Guillot, G., A. Estoup, F. Mortier, and J.F. Cosson. 2005. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261 - 1280,

7. BIBLIOGRAFÍA

- Guillot, G., F. Mortier, and A. Estoup. 2005. GENELAND: A program for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5:712 - 715.
- Guillot, G., F. Santos, and A. Estoup. 2008. Analysing georeferenced population genetics data with GENELAND: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics* 24:1406 - 1407.
- Guillot, G., L. Raphael, C. Aurelie, and F. Alain C. 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* 9999.
- Guo, S.W., and E.A. Thompson. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48:361-72.
- Gutiérrez Espeleta, G.A., S.T. Kalinowski, W.M. Boyce, and P.W. Hedrick. 2000, Genetic variation and population structure in desert bighorn sheep: implications for conservation. *Conservation Genetics* 1:3-15.
- Guzmán, N., Arturo. 2006. Orígenes Históricos: De La Chorrera Castellana a La Chorrera.
- Hardy, G. H. (1908). "Mendelian proportions in a mixed population". *Science* 28: 49–50,
- Hastie, T., R. Tibshirani, M. Eisen, A. Alizadeh, R. Levy, L. Staudt, W. Chan, D. Botstein, and P. Brown. 2000, 'Gene shaving' as a method for identifying distinct sets of genes with similar expression patterns. *Genome Biology* 1.
- Heckadon-Moreno, Stanley. Spanish Rule, Independence, and the Modern Colonization Frontiers. En: Coates, Anthony (editor). *Central America: A Natural and Cultural History*. New Haven and London: Yale University Press, 1997, p.177-214.
- Helmer, S., N. T., and M. G. 2003. Estimating the output cardinality of partial preaggregation with a measure of clusteredness *Proceedings of the 29th international conference on Very large data bases - Volume 29*. VLDB Endowment, Berlin, Germany.
- Huson, D.H., and D. Bryant. 2006. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies. *Mol Biol Evol* 23:254-267.

7. BIBLIOGRAFÍA

- IICA, O. 1977. Mejoramiento Genético del Ganado Bovino del Ecuador, pp. 179 Serie Informes de Conferencias, Cursos y Reuniones, Vol. 126. MAG-BID, Quito.
- Jaén, O. 1981. Hombres y ecología en Panamá. Editorial Universitaria. Smithsonian Tropical Research Institute. p35-80,
- Jaén, O. 1998. La Población del Istmo de Panamá. 1 ed. Agencia Española de Cooperación Internacional, Panamá.
- Jarne, P.P., Lagoda. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* 11:424-429.
- Jiménez González, F. G. 1999. Programa de manejo reserva de la biosfera la encrucijada, México. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Kaukinen, J. y S. L. Varvio. 1993. Eight polymorphic bovine microsatellites. *Animal Genetics* 24: 148.
- Kimpton, C.P., Gill, P., Walton, A., Urquhart, A., Millican, E.S. and Adams, M. 1993. Automated DNA profiling employing multiplex amplification of short tandem repeat *loci*. *PCR Methods and Applic* 3: 13-22.
- Kimura, M. and J. F. Crow. 1964. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49:725-38.
- Kloepper, T., and D. Huson. 2008. Drawing explicit phylogenetic networks and their integration into SplitsTree. *BMC Evolutionary Biology* 8:22.
- Koreth, J., O.L. J. J, and J.O.D. McGee. 1996. Review Article. Microsatellites and PCR Genomic Analysis. *The Journal of Pathology* 178:239-248.
- Latch EK, Dharmarajan G, Glaubitz JC, Rhodes OE Jr. 2006. Relative performance of Bayesian clustering software for inferring population substructure and individual assignment at low levels of population differentiation. *Conservation Genetics*, 7, 295–302.
- Li, M.H., and J. Kantanen. 2009. Genetic structure of Eurasian cattle (*Bos taurus*) based on microsatellites: clarification for their breed classification sup1. *Animal Genetics* 9999.
- Li, M.-H., I. Tapio, J. Vilkki, Z. Ivanova, T. Kiselyova, N. Marzanov, M. Cinkulov, S. Stojanovic, I. Ammosov, R. Popov, and J. Kantanen. 2007. The genetic

7. BIBLIOGRAFÍA

- structure of cattle populations (*Bos taurus*) in northern Eurasia and the neighbouring Near Eastern regions: implications for breeding strategies and conservation. *Molecular Ecology* 16:3839-3853.
- Li, M.H., K. Sternbauer, P.T. Haahr, and J. Kantanen. 2005. Genetic components in contemporary Faroe Islands Cattle as revealed by microsatellite analysis.
- Lucero, R., Medina, J. y Y. Cervantes. 2004. Los usos del suelo. In: A. Toledo (ed.) *Riqueza y Pobreza de la costa de Chiapas y Oaxaca*. p 211-315. CECODES, México. *Journal Animal Breeding and Genetics* 122:309-317.
- Luikart, G., and J.M. Cornuet. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology* 12:228-237.
- Luikart, G., F.W. Allendorf, J.M. Cornuet, and W.B. Sherwin. 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89:238-247.
- Luque, A., M. Valera, P.J. Azor, F. Goyache, E. Rodero, and A. Molina. 2006. La raza bovina autóctona española Pajuna: Situación actual y programa de recuperación. FAO, Roma.
- McKay, S., R. Schnabel, et al. (2008). "An assessment of population structure in eight breeds of cattle using a whole genome SNP panel." *BMC Genetics* 9(1): 37.
- Manel, S., M.K. Schwartz, G. Luikart, and P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 18:189.
- Martín-Burriel, I., C. Rodellar, J. Lestra, A. Sanz, C. Cons, R. Osta, M. Reta, S. De Arguello, A. Sanz and P. Zaragoza. 2007. Genetic diversity and relationship of endangered spanish cattle breeds. *Journal of Heredity* 98:687-691.
- Martínez C. G. 1.999. Potencial genético del ganado Sanmartinero en sistemas de carne y doble propósito. En: *Memorias. Seminario Internacional Caracterización genética y potencial productivo del ganado Sanmartinero*. Villavicencio, 28 de mayo de 1999. P 31-42.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Martínez, A.M., J. Calderón, E. Camacho, C. Rico, J.L. Vega-Pla, and J.V. Delgado. 2005. Caracterización Genética De La Raza Bovina Mostrenca Con Microsatélites. *Archivos de Zootecnia* 54:357-361.
- Martínez, A.M., J.V. Delgado, A. Rodero, and J.L. Vega Pla. 2000, Genetic structure of Iberian pig breed using microsatellites. *Animal Genetics* 31:295-301.
- Martinez, R.D. 2008. Caracterización genética y morfológica del bovino criollo argentino de origen patagónico, Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, Valencia. p244.
- Martínez, R.D., E.N. Fernández, E.R. Género, and F.J.L. Rumiano. 2000, El ganado bovino criollo en Argentina. *Archivos de Zootecnia* 49:353-361.
- Mateus, J.C., M.C. Penedo, V.C. Alves, M. Ramos, and T. Rangel-Figueiredo. 2004. Genetic diversity and differentiation in Portuguese cattle breeds using microsatellites. *Animal Genetics* 35:106-13.
- Michalakis, Y., and L. Excoffier. 1996. A Generic Estimation of Population Subdivision Using Distances Between Alleles With Special Reference for Microsatellite Loci. *Genetics* 142:1061-1064.
- Mommens, B.G., L.J. Peelman, A. Van Zeveren, G. D. Ieteren, and 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., W. Coppieters, A. Van de Weghe, A. Van Zeveren y Y. Bouquet. 1994. Dinucleotide repeat polymorphism at the bovine MM12E6 and MM8D3 *loci*. *Animal Genetics* 25: 368.
- Montoya, C., D. Arias, L. Rey, and P. Rocha. 2005. Caracterización molecular de materiales *Elaeisis guineensis* Jacq. Procedentes de Angola. *Fitotecnia Colombiana* 5:1-10,
- Moore, S. S., K. Byrne, K. T. Berger, W. Barendse, F. Mccarthy, J. E. Womack y D. J. S. Hetzel. 1994. Characterization of 65 bovine microsatellites. *Mammalian Genome* 5: 84-90,

7. BIBLIOGRAFÍA

- Mujica, F., and A. Tewolde. 1990, Estrategias de mejoramiento animal en los sistemas de producción bovina con énfasis en la utilización del criollo en sistemas de doble propósito, pp. 81-96, In D. S. y. F. M. Assefaw Tewolde, (ed.) Conferencia Internacional "Sistemas y Estrategias de Mejoramiento Bovino en el Trópico. CATIE-RISPAL, San Carlos. Guatemala.
- Nei, M. 1972. Genetic distances between populations. *American Naturalist* 106:283-292.
- 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 populations. *Annales of Human Genetics* 41:225-233.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary genetics* Columbia University Press, New York.
- Nei, M., and R.K. Chesser. 1983. Estimation of fixation indices and gene diversities. *Ann Hum Genet* 47 (Pt 3):253-9.
- Nei, M., F. Tajima, and Y. Tateno. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of Molecular Evolution* 19:153.
- Nordheim A y A Rich (1983); Negatively supercoiled simian virus 40 DNA contains Z-DNA segments within transcriptional enhancer sequences. *Nature* 303: 674-679.
- Oliveira, E.J., J.G. Pádua, M.I. Zucchi, R. Vencovsky, and M.L.C. Vieira. 2006. Origin, evolution and genome distribution of microsatellites. *Genetics and Molecular Biology* 29:294-307.
- Olson, T.A., C. Lucena, C.C. Chase, Jr., and A.C. Hammond. 2003. Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in *Bos taurus* cattle. *Journal of Animal Science* 81:80-90,
- Ossa, G. 1999. Evaluación genética del ganado Costeño con Cuernos. Santafé de Bogotá. Datos sin publicar.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Ota, T., and M. Kimura. 1973. A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genet. Res.* 22:201-204.
- Paetkau, D., W. Calvert, I. Stirling, and C. Strobeck. 1995. Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* 4:347-354.
- Park, S. D. E. 2001. Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetic Effects of Selection. Thesis doctoral, University of Dublin, Dublin.
- Pinzón M., E. 1991. Cómo se originó la ganadería colonial colombiana. *Suplemento Ganadero. Banco Ganadero Vol. 8:34-36.*
- Pinzón, E. 1984. Origen de las razas bovinas criollas colombianas. *Historia de la Ganadería bovina en Colombia. Suplemento ganadero. Carta Ganadera.* 55-103.
- Pinzón, M.E. 1979. Chino Santandereano. Edición Banco Ganadero. Santafé de Bogotá (Colombia) 79p.
- Piry, S., G. Luikart, and J.M. Cornuet. 1999. Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *J Hered* 90:502-503.
- Posada, D., and K.A. Crandall. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution* 16:37.
- Postiglioni, A., G. Rincón, L. Kelly, S. Llambí, G. Fernández, M. D'Angelo, G. Gagliardi, J. Trujillo, M. de Bethencourt, K. Guevara, A. Castellano, and M.V. Arruga. 2002. Biodiversidad genética en bovinos criollos del Uruguay. Análisis con marcadores moleculares. *Archivos de Zootecnia* 51:195-202.
- Primo, A.T. 1992. El ganado bovino ibérico en las Américas: 500 años después. *Archivos de Zootecnia* 41 (extra):421-432.
- Pritchard, J.K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945-959.
- Quiroz, V. 2007. Caracterización genética de los bovinos criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba, España. pp155.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Quiroz, V.J., M.A. Martínez, R.D. Martínez, E. Armstrong, J. Calderón, and J.V. Delgado. 2004. Relaciones genéticas de la raza Mostrenca con otras razas bovinas IV Congreso Ibérico sobre Recursos Genéticos Animales. Ponte de Lima, Portugal. 15-17 de septiembre del 2004.
- Quiroz-Valiente, J. 2006. VII Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos, Cochabamba, Bolivia. 5 al 7 de diciembre.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramey, R.R., G. Luikart, and F.J. Singer. 2000. Genetic Bottlenecks resulting from restoration efforts: the case of Bighorn Sheep in Badlands National Park. *Restoration Ecology* 8:85-90,
- Raymond, M., and F. Rousset. 1995. GENEPOP (version 1.2): A population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- Rodero, A., J.V. Delgado, and E. Rodero. 1992. Primitive andalusian livestock and their implications in the discovery of America. *Archivos de Zootecnia* 41 (extra):383-400,
- Rodríguez, M., G. Fernández, C. Silveira y J.V. Delgado. 2001. Estudio Étnico de los bovinos criollos del Uruguay: I. Análisis Biométrico. *Arch. Zootec.* 50: 113-118.
- Romero, P. 2006. Movilidad social, educación y empleo: Los retos de la política económica del departamento del Magdalena. Banco de la República, Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER), Cartagena de Indias, Colombia. N°74.
- Rosenberg, N.A., J.K. Pritchard, J.L. Weber, H.M. Cann, K.K. Kidd, L.A. Zhivotovsky, and M.W. Feldman. 2003. Genetic Structure of Human Populations. *Science* 298:2381-2385.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Rosenberg, N.A., S. Mahajan, S. Ramachandran, C. Zhao, J.K. Pritchard, and M.W. Feldman. 2005. Clines, Clusters, and the Effect of Study Design on the Inference of Human Population Structure. *PLoS Genet* 1:e70,
- Rouse, J.F. 1977. *The Criollo, Spanish Cattle in the Americas*. University of Oklahoma Press, Norman, p. 303.
- Rowe, G., and T. Beebee. 2007. Defining population boundaries: use of three Bayesian approaches with microsatellite data from British natterjack toads (*Bufo calamita*). *Molecular Ecology* 16:785-796.
- SAGARPA. 2002. Informe sobre la situación de los recursos genéticos pecuarios (RGP) de México, Coordinación general de Ganadería., México, D.F.
- Saitou, N., and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstruction phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4:406-425.
- Sánchez Belda, A. 2002. Razas ganaderas españolas bovinas. 1 ed. Feaga; Mapa; A.Sanchez Belda, Madrid, España.
- Sastre, H.J., E. Rodero, A. Rodero, P.J. Azor, N.G. Sepulveda, M. Herrera, and A. Molina. 2003. Caracterización genética de la raza bovina colombiana criolla Casanare mediante análisis de microsatélites. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 16 (supl.):49.
- Serrano, J., R. Montes, B. Aguilar, N. Flores, F. Utrera y D. Cano. 2004. Valores hematológicos de bovinos criollos en la región Mixteca (México). *Veterinaria (Montevideo)* 39: 43-46.
- She, J.X., M. Autem, G. Kotoulas, N. Pasteur, and 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.
- Shete, S., H. Tiwari, and R.C. Elston. 2000, On Estimating the Heterozygosity and Polymorphism Information Content Value. *Theoretical Population Biology* 57:265.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics* 99:323-335.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En *Ecological Genetics*, Editado por L. Real. Princeton. Traducción laboratorio de evolución facultad de ciencias, Universidad de la República de Uruguay [online] <http://evolucion.fcien.edu.uy/Lecturas/Slatkin1994.pdf> Fecha acceso: 30/10/2009.
- Slatkin, M. 1995. A Measure of Population Subdivision Based on Microsatellite Allele Frequencies. *Genetics* 139:457-462.
- Slatkin, M., and L. Voelm. 1991. FST in a hierarchical island model. *Genetics* 127:627-9.
- Solano, M.D.y.R. 1990, Caracterización fenotípica del ganado criollo salmeco. *CATIE-Turrialba*:131-146.
- Solinas Toldo, S., R. Fries, P. Steffen, H. L. Neibergs, W. Barendse, J. E. Womack, D. J. Hetzel y G. Stranzinger. 1993. Physically mapped, cosmid-derived microsatellite markers as anchor *loci* on bovine chromosomes. *Mammalian Genome* 4: 720-727.
- Sosa, P. 1991. Estudio de la variabilidad y la diferenciación genética *del Gelidium arbuscula, Gelidium canariensis y Gracilia feroxpor* electroforesis enzimática, Universidad de Palmas de Gran Canaria, Palmas de Gran Canaria.
- Starr, C., and R. Taggart. 2004. *Biología 2. La Unidad y Diversidad de la Vida*. 10 ed.
- Steffen, P., A. Eggen, A. B. Dietz, J. E. Womack, G. Stranzinger y R. Fries. 1993. Isolation and mapping of polymorphic microsatellites in cattle. *Animal Genetics* 24: 121-124.
- Takezaki, N., and M. Nei. 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics* 144:389-399.
- Takezaki, N., and M. Nei. 2008. Empirical Tests of the Reliability of Phylogenetic Trees Constructed With Microsatellite DNA. *Genetics* 178:385-392.
- Tateno, Y., N. Takezaki, and M. Nei. 1994. Relative efficiencies of the maximum-likelihood, neighbor-joining, and maximum-parsimony methods when substitution rate varies with site. *Molecular Biology and Evolution* 11:261-277.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Tautz, D., and C. Schlötterer. 1994. Simple sequences. *Current Opinion in Genetics & Development* 4:832.
- Tejera, G.A.y., and A.J. Capote. 2005. Colon y la Gomera. La colonización de la Isabela (República Dominicana) con animales y plantas canarias Centro de Cultura Popular Canaria, Tenerife, España.
- Tewolde, A. 1997. Los Criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina Symposium sobre Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. ALPA, XV Reunión, Maracaibo, Venezuela, 24-28 de noviembre.
- Tivang, J.G., J. Nienhuis, and O.S. Smith. 1994. Estimation of sampling variance of molecular marker data using the bootstrap procedure. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 89:259.
- Tobar, C. Y Varela, G. 1989. Estudio de las curvas de crecimiento y lactancia, fertilidad y rentabilidad en la raza Hartón del Valle. Trabajo de Grado. Fac. Cs. Agropec., U. Nal. de Colombia, Sede Palmira.
- Toro, M.A., C. Barragan, and C. Ovilo. 2003. Estimation of genetic variability of the founder population in a conservation scheme using microsatellites. *Animal Genetics* 34:226-228.
- Torres, J. 1981. Desde la transformación del Istmo en zona de tránsito hasta su sustitución, con el fin de las ferias de Portobelo y el sistema de flotas y galeones, por el sistema de barcos y registros sueltos por el Cabo de Hornos como principal ruta a Buenos Aires y Lima (1532-1739/48). Población economía y sociedad. Biblioteca de la Cultura Panameña. Tomo II. Universidad de Panama. p265-300,
- Ulloa-Arvizu, R., A. Gayosso-Vazquez, M. Ramos-Kuri, F.J. Estrada, M. Montaña & R.A. Alonso. 2008. Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. *J. Anim. Breed. Genet.* 125:351-359.
- Vaiman, D., D. Mercier, K. Moazamigoudarzi, A. Eggen, R. Ciampolini, A. Lepingle, R. Velmala, J. Kaukinen, S. L. Varvio, P. Martin, H. Leveziel y G. Guerin. 1994. A Set of 99 Cattle Microsatellites - Characterization, Synteny Mapping, and Polymorphism. *Mammalian Genome* 5: 288-297.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Vaiman, D., E. Pailhoux, E. Payen, N. Saidi-Mehtar y C. Cotinot. 1995. Evolutionary conservation of a microsatellite in the Wilms tumour (WT) gene: mapping in sheep and cattle. *Cytogenetics and Cell Genetics* 70: 112-115.
- Velásquez, P. G. 1999. Características fisiológicas de la raza Sanmartinera. En: Memorias. Seminario Internacional Caracterización genética y potencial productivo del ganado Sanmartinero. Villavicencio, 28 de mayo de 1999, pp 8-19.
- Weber, J.L. and May P.E. 1989. Abundant class of human DNA polymorphism which can be typed using the polymerase chain reaction. *Am J.Hu Genet* 44: 388-396.
- Weir, B. S. and C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370,
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- 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. *Evolution and Genetics of Population: The theory of Gene Frequencies*, Chicago.
- Wright, S. 1978. *Evolution and Genetics of Population*, Chicago.
- Zamorano, M.J., J. Ruiter, A. Rodero, and J.L. Vega-Pla. 1998. Análisis Genético De Marcadores Microsatélites En Dos Poblaciones De La Raza Bovina Berrenda En Negro.

7. BIBLIOGRAFÍA

ANEXOS

NOTA BREVE

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LA POBLACIÓN BOVINA
GUABALÁ MEDIANTE MICROSATÉLITESGENETIC CHARACTERIZATION OF THE GUABALA BOVINE POPULATION WITH
MICROSATELLITESVillalobos Cortés, A.I.¹, A.M. Martínez², J.L. Vega-Pla³ y J.V. Delgado²¹Instituto de Investigación Agropecuaria. Estación Experimental El Ejido. Los Santos. Panamá. z62vicoa@uco.es²Departamento de Genética. Universidad de Córdoba. Edificio Gregor Mendel. Campus de Rabanales. 14014 Córdoba. España. ib2mamaa@uco.es³Laboratorio de Investigación Aplicada. Servicio de Cría Caballar. Carretera Madrid-Cádiz, km 397. 14014 Córdoba. España. jvegpla@oc.mde.es

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Criollo. Conservación.

ADDITIONAL KEYWORDS

Creole. Conservation.

RESUMEN

Se caracterizó la población bovina Guabalá con un panel de 27 microsatélites seleccionados a partir de las recomendaciones de la FAO/ISAG (Food and Agriculture Organization/International Society of Animal Genetics) para estudios de biodiversidad genética bovina (FAO, 2004). Se analizaron muestras de ADN obtenidas de las poblaciones bovinas criollas Guabalá en la región Occidental de la República de Panamá y en la región del Valle de Antón, sitios donde se han ubicado ejemplares puros. La amplificación se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La electroforesis se llevó a cabo mediante un secuenciador automático ABI PRISM 377 XL. La tipificación alélica se realizó con los paquetes informáticos Genescan v.3.2.3 y Genotyper v.3.7. Para cada microsatélite se calculó el contenido de información polimórfica (PIC), el número medio de alelos (Na), la heterocigosis observada (Ho), la heterocigosis esperada (He), el estadístico Fis, y equilibrio Hardy-Weinberg (HWE). Los valores obtenidos fueron: PIC: 0,6044; Na: 5,63; He: 0,6458; Ho: 0,6265; Fis: 0,0504. Se observó que 9 microsatélites estaban en desequilibrio ($p < 0,05$). Los valores se pueden considerar similares a los encontrados en otras poblaciones bovinas autóctonas españolas y permitirán realizar estudios minuciosos y analizar las relaciones de esta población con otras poblaciones bovinas.

SUMMARY

In the present work, a Guabala Creole cattle was characterized by a twenty-seven microsatellite panel, selected from a recommendation of FAO/ISAG. Samples of DNA were obtained from the Guabala Creole cattle population in the occidental region of the Republic of Panama and the Anton Valley, places where we found pure animals of this population. From each microsatellite, the polymorphic information content (PIC), mean number of alleles (Na), observed heterozygosity (Ho), expected heterozygosity (He), Fis statistic and the exact test for Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) were calculated. The results found were: PIC: 0.6044; Na: 5.63; He: 0.6458; Ho: 0.6265; Fis: 0.0504. Nine microsatellites were in disequilibrium ($p < 0.05$). The results are considered in the same range that those obtained in Spanish native populations, this result, can lead to other detailed studies of this population and the relationship with other bovine's populations.

INTRODUCCIÓN

En años recientes las poblaciones autóctonas y criollas han ganado relevancia debido a su capacidad de adaptación, fertilidad y aprovechamiento de forraje de baja calidad, frente a razas especializadas que requieren una mayor inversión en sanidad,

Recibido: 20-8-08. Aceptado: 16-1-09.

Arch. Zootec. 58 (Supl. 1): 485-488. 2009.

VILLALOBOS CORTÉS, MARTÍNEZ, VEGA-PLA Y DELGADO

alimentación y manejo reproductivo (Tewolde, 1997). La ganadería en Panamá se remonta al año 1521, cuando la corona española accedió a la solicitud de Pedro Arias de Ávila, fundador de la ciudad de Panamá, de importar cincuenta reses y otros bastimentos desde la isla de Santiago, actual Jamaica (Archivo General de Indias, 1521; Castro, 2006). Estos animales ingresaron vía Darién, donde no lograron una buena adaptación pero se reprodujeron muy bien en las ciudades de Panamá, Natá y en Remedios, pasando por la provincia costarricense de Guanacaste hasta Chiapas, México y hacia América del Sur por la ruta del Pacífico, en Perú (Archivo General de Indias, 1532; Archivo General de Indias, 1536; Cortés, 2002; Castro, 2006). La población bovina Guabalá fue recientemente identificada en manos de productores de la región de Remedios y Tolé y también en la zona de El Valle de Antón y es objeto de estudio debido a su buena adaptación a estas regiones.

Los marcadores moleculares tipo microsatélites de ADN han sido utilizados para estudios de caracterización y diversidad genética, relaciones genéticas entre poblaciones, influencia de una raza sobre otra (admixture), pruebas de paternidad, consanguinidad, cuellos de botella genéticos, entre otros (Spencer *et al.*, 2000; Quiroz *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2005; Quiroz *et al.*, 2007). El objetivo de este trabajo ha sido caracterizar genéticamente la población bovina Guabalá mediante microsatélites.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el presente trabajo se caracterizó la población bovina Guabalá con un panel de 27 microsatélites seleccionados a partir de las recomendaciones hechas por la FAO/ISAG (Food and Agriculture Organization/International Society of Animal Genetics) para realizar estudios de biodiversidad genética bovina (FAO, 2004). Se analizaron muestras de ADN obtenidas de las poblaciones bovinas criollas Guabalá en la región

Occidental de la República de Panamá y en la región del Valle de Antón, sitios donde se han ubicado ejemplares puros de esta población. Se estudiaron los siguientes microsatélites: BM8125, BM1314, BM1818, CSSM66, ETH10, INRA32, MM12, TGLA122, BM2113, CRSM60, ETH185, HAUT27, HEL13, HEL9, ILSTS6, INRA23, INRA37, INRA63, SPS115, TGLA227, BM1824, ETH225, ETH3, HAUT24, ILSTS011, INRA35, TGLA53. La amplificación se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). La electroforesis fue realizada mediante un secuenciador automático ABI PRISM 377 XL. La tipificación alélica se realizó con los paquetes informáticos Genescan v.3.2.3 y Genotyper v.3.7. Para evaluar la variabilidad genética, se calcularon: número medio de alelos (Na), la heterocigosis observada y esperada (He, Ho), el contenido de información polimórfica (PIC) y las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg. Para calcular las heterocigosis observada y esperada (He, Ho) y el FIS (Wright, 1965; Weir and Cockerham, 1984) se utilizó el programa Genetix v. 4.02 (Belkhir *et al.*, 2003). Para el cálculo de las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) se utilizó el programa Genepop v.3.1c (Raymond and Rousset, 1995) mediante la aplicación del test exacto de Fisher usando el método en cadena de Monte Carlo Markov, (Guo and Thompson, 1992). Para el cálculo del Contenido de Información Polimórfica (PIC) de cada microsatélite se aplicó la fórmula propuesta por (Botstein *et al.*, 1980); para este caso se empleó el complemento The Excel Microsatellite Toolkit (Park, 2001), utilizando el programa MS EXCEL® 2003.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontró que la desviación de equilibrio de Hardy-Weinberg fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$) para los *loci* TGLA122, HAUT27, HEL13, HEL9, ILSTS6, INRA63, TGLA227, BM1824, HAUT24, con

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE BOVINOS GUABALÁ MEDIANTE MICROSATÉLITES

lo que se estimaría que la raza Guabalá ha estado bajo fuerzas que han cambiado la frecuencia genotípica de esta población (Quiroz-Valiente, 2006). Es importante que exista equilibrio en la mayoría de los *loci* estudiados, dado que esta condición es prerequisite para realizar evaluaciones posteriores, como el uso de modelos bayesianos (Pritchard *et al.*, 2000). El número medio de alelos fue de 5,63 y la media del PIC fue de 0,6044; el *locus* con mayor valor fue TGLA227 con 0,8559 y el menor valor se encontró en ETH225 con 0,1069. Cabe destacar que la mayoría de los marcadores empleados estuvieron en la categoría de altamente informativos, a excepción de SPS115, CRSM60 e INRA37 quienes mostraron valores medianamente informativos de 0,5031, 0,4916 y 0,4824 respectivamente. Los *loci* ETH10, INRA35 y ETH225 mostraron valores poco informativos de 0,2113, 0,2002 y 0,1069 respectivamente. Los valores de heterocigosis media esperada y observada fueron de 0,6458 y 0,6265 respectivamente. Se observó que el número medio de alelos, el valor de PIC, la heterocigosis media esperada y heterocigosis media observada, se encuentran dentro de los rangos descritos para algunas razas españolas (Martínez *et*

al., 2005; Martín-Burriel, 2007). Los valores de heterocigosis resultaron altos, lo que podría ser atribuido a un bajo nivel de endogamia (Arora and Bhatia, 2004) y una baja presión de selección (Armstrong *et al.*, 2006). El valor de Fis encontrado fue de 0,0504 lo que se podría interpretar como que se trata de una población con bajos niveles de endogamia.

CONCLUSIONES

El bovino criollo Guabalá presenta una alta variabilidad genética y bajos niveles de endogamia, por lo que podría ser objeto de conservación, estructuración y mejoramiento, en beneficio de los pequeños productores que actualmente la poseen. El estado debe realizar las regulaciones legales para proteger esta población y evitar su extinción. Se deben realizar estudios adicionales donde se relacione esta población con otras de Iberoamérica.

AGRADECIMIENTOS

A los productores, Don Roberto Castellón y Gilberto de la Guardia por suministrar el material genético de las poblaciones estudiadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Archivo General de Indias. 1521. Envío de ganados de Jamaica a Panamá [Online]. Portal de Archivos Españoles. Sevilla. Panamá, 233. L.1. F.319V-320R. <http://pares.mcu.es>. Fecha acceso: 20 de agosto de 2007.
- Archivo General de Indias. 1532. Licencia a Diego de Almagro para pasar ganados a Túmbez [Online]. Portal de Archivos Españoles. Sevilla. Panamá, 234. L.5. F.34R. <http://pares.mcu.es>. Fecha acceso: 20 de agosto de 2007.
- Archivo General de Indias. 1536. Exención de almojarofazgo al ganado de Panamá [Online]. Portal de Archivos Españoles. Sevilla. Panamá, 235. L.6. F.66V-67R. <http://pares.mcu.es>. Fecha acceso: 20 de agosto de 2007.
- Armstrong, E., A. Postiglioni, A. Martínez, G. Rincon and J.L. Vega-Pla. 2006. Microsatellite analysis of a sample of Uruguayan Creole bulls (*Bos taurus*). *Gen. Mol. Biol.*, 29: 267-272.
- Arora, R. and S. Bhatia. 2004. Genetic structure of Muzzafarnagri sheep based on microsatellite analysis. *Small Ruminant Res.*, 54: 227-230.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste and F. Bonhomme. 2003. Genetix: 4.05 Logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. Université de Montpellier (ed.). Laboratoire Genoma Populations, Interactions, Adaptations. Montpellier, France.
- Botstein, D., R.I. White, M. Skolnich and R.W. Davis. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *Am. J. Hum. Genet.*, 32: 324-331.
- Castro, G. 2006. El agua y la tierra en el país del tránsito. Panamá 1903-2003. En: Los tormentos

Archivos de zootecnia vol. 58, p. 487.

VILLALOBOS CORTÉS, MARTÍNEZ, VEGA-PLA Y DELGADO

- de la materia. Aportes para una ecología política latinoamericana. Alimonda, H. Consejo Latinoamericano de Ciencias Sociales. CLACSO. Buenos Aires. p. 151-176.
- Cortés Ramos, A. 2002. Sociedad y naturaleza antes y después de la conquista y colonización de América Central. *InterCambio*, 1: 9-25.
- Guo, S.W. and E.A. Thompson. 1992. A Monte Carlo method for combined segregation and linkage analysis. *Am. J. Hum. Genet.*, 51: 1111-26.
- Martín-Burriel, I., C. Rodellar, J. Lestra, A. Sanz, C. Cons, R. Osta, M. Reta, S. De Arguello, A. Sanz and P. Zaragoza. 2007. Genetic diversity and relationship of endangered Spanish cattle breeds. *J. Hered.*, 98: 687-691.
- Martínez, A.M., J. Calderón, E. Camacho, C. Rico, J.L. Vega-Pla y J.V. Delgado. 2005. Caracterización genética de la raza bovina Mostrenca con microsatélites. *Arch. Zootec.*, 54: 357-361.
- Park, S.D.E. 2001. Trypanotolerance in West African cattle and the population genetic effects of selection [Ph.D. thesis]. University of Dublin. Dublin.
- Pritchard, J., M. Stephens and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Quiroz-Valiente, J., A. Martínez, R. Ulloa y J. Vega-Pla. 2006. Caracterización genética de las poblaciones bovinas Criollas de México. En: VII Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos. Cochabamba, 12/5-7. Bolivia. p. 220-222.
- Quiroz, J., A. Martínez, J. Marques, J. Calderón y J. Vega-Pla. 2007. Relación genética de la vaca Marismeña con algunas razas andaluzas. *Arch. Zootec.*, 56 (Supl. 1): 449-454.
- Quiroz, V.J., M.A. Martínez, R.D. Martínez, E. Armstrong, J. Calderón y J.V. Delgado. 2004. Relaciones genéticas de la raza Mostrenca con otras razas bovinas IV Congreso Ibérico sobre Recursos Genéticos Animales. 15-17 de septiembre del 2004. Ponte de Lima. Portugal.
- Raymond, M. and F. Rousset. 1995. GENEPOP (v. 1.2): A population genetics software for exact test and ecumenicism. *J. Hered.*, 86: 248-249.
- Spencer, C.C., J.E. Neigel and P.L. Leberg. 2000. Experimental evaluation of the usefulness of microsatellite DNA for detecting demographic bottlenecks. *Mol. Ecol.*, 9: 1517-1528.
- Tewelde, A. 1997. Los Criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina. Simposium sobre Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. ALPA, XV Reunión. 24-28 de noviembre. Maracaibo. Venezuela.
- Weir, B.S. and C.C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 395-420.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

HISTORIA DE LOS BOVINOS EN PANAMÁ Y SU RELACIÓN CON LAS POBLACIONES BOVINAS DE IBEROAMÉRICA

HISTORY OF PANAMA BOVINES AND THEIR RELATIONSHIPS WITH OTHER IBEROAMERICAN POPULATIONS

Villalobos-Cortés, A. I.^{A1}, A.M. Martínez¹ y J.V. Delgado^{B1}¹Departamento de Genética. Universidad de Córdoba. Ed. C-5. Campus de Rabanales. 14071 Córdoba. España. ^Az62vicoa@uco.es; ^Bid1debej@uco.es

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Razas criollas. Conservación. Recursos zoogenéticos.

ADDITIONAL KEYWORDS

Creole breeds. Conservation. Zoogenetic resources.

RESUMEN

Se hace una revisión histórica sobre el origen de la ganadería en América; se describen las migraciones de bovinos que se realizan desde España hacia las islas y los primeros envíos de animales desde La Española y Santiago hacia tierra firme, como Santa Marta, Colombia; Tamaulipas, México y Santa María La Antigua, Panamá. Se relata el movimiento de animales por todo el territorio panameño, influenciado por la presencia de Pedrarias Dávila como Gobernador de Castilla del Oro y posteriormente como Gobernador de Nicaragua; se plantea la importancia del paso de bovinos por Panamá y su importancia en la conquista del Perú y Ecuador. Y se concluye con la hipótesis histórica de la influencia genética de los bovinos llegados al Nuevo Mundo sobre el territorio Iberoamericano particularmente los bovinos que llegaron a Panamá.

SUMMARY

An historic review of the origin of the American livestock is made; a description of the bovine migrations from Spain to the islands and the first sending of animals from La Española and Santiago to continental lands, like Santa Marta, Colombia; Tamaulipas, México and Santa María La Antigua, Panamá. The movement of animals over the Panamanian territory is related as influenced by Pedrarias Dávila, Governor of Castilla del Oro, later Governor of Nicaragua. The importance of

Panama like pathway of animals in the conquests of Peru and Ecuador is proposed. The historical hypothesis of the genetic influence of bovinos arrived to the New World over the Iberoamerican territory, particularly the bovinos of Panama is concluded.

INTRODUCCIÓN

El ganado Criollo se identifica con animales que se han reproducido y adaptado a una determinada región agroclimática, por un determinado periodo de tiempo (Giovambattista *et al.*, 2001). Tal es el caso del ganado Criollo en América.

Los bovinos Criollos americanos (*Bos taurus*) procedentes de España, descendían directamente del Aurochs salvaje (*Bos primigenius*), domesticado durante la revolución agrícola en el periodo neolítico (Rouse, 1977; Beja-Pereira *et al.*, 2006). Datos arqueológicos recientes sugieren que este proceso de domesticación fue muy complejo y de origen múltiple con introducción de genes (por lo menos en algunas regiones) de razas locales y africanas, introducidas por vía marítima, por lo que les ha dado una importante variabilidad genética, particularmente a las razas del sur de Europa

Recibido: 21-11-07. Aceptado: 15-9-09.

Arch. Zootec. 58 (R): 121-129. 2009.

(Beja-Pereira *et al.*, 2006).

Se le adjudicaba a la ciudad de Sevilla la exclusividad para organizar los embarques oficiales a América. Hay autores que afirman que también salieron barcos desde Galicia en el norte de España (Primo, 1992; Postiglioni *et al.*, 2002). Sin embargo no se conoce con certeza si todo el ganado provenía de las regiones cercanas a Sevilla o si los embarques se hicieron en las Islas Canarias, ruta y escala habitual en los viajes a América.

Algunos trabajos realizados indican que las razas españolas actuales podrían ser descendientes de los mismos planteles de los cuales provienen los Criollos, son: Retinta, Berrenda, Cacereña y Andaluza negra (Rouse, 1977; Bedoya, 2001).

El presente trabajo tiene como objetivo revisar la historia de los bovinos en la República de Panamá y su distribución sobre el territorio nacional y la influencia del mismo sobre el continente.

LLEGADA DE BOVINOS A LA ESPAÑOLA

Cuando Cristóbal Colón llegó a América en el año de 1492, no existían en el nuevo continente, animales domésticos, tales como: bovinos, ovejas, cerdos, gallinas, a excepción del perro (Martínez *et al.*, 2000; Bedoya, 2001).

El primer embarque de un vacuno (*Bos taurus*) hacia el Nuevo Mundo se remonta al segundo viaje de Colón en 1493 desde la isla de La Gomera en las Islas Canarias (Primo, 1992; Rodero, 1992; Beteta Ortiz, 1997; Martínez *et al.*, 2000; Tejera y Capote, 2005). Estos embarques se hicieron desde el principio por Sevilla, también desde las islas Canarias y tenían como destino la Isla de Santo Domingo llamada por Colón, La Española. En el tercer viaje vino un mayor número de animales vacunos, los cuales llegaron a la Isla de Santo Domingo que llegó a ser el punto de partida para la distribución de ganado hacia las Antillas y al Nuevo Con-

tinente (Pinzón M., 1991). Sin embargo, de manera oficial, es en el tercer viaje del almirante, en el año de 1497, cuando se produce el envío de bovinos como se refleja en la Real Cédula de los Reyes Católicos, expedida en Medina del Campo sobre el envío de animales vacunos hacia el nuevo mundo. Beteta (1997) hace referencia a la forma detallada en que se describen en este documento las 40 yeguas que son enviadas en la expedición y por el contrario a los vacunos no se hace referencia sino de manera escueta, *yunta de vacas coloradas e yeguas e asnos con que labrar*.

Esta última expansión ganadera fue bastante lenta pues los religiosos como Diego Colón, Gobernador de la Nueva España, habían prohibido la salida de bovinos para evitar la disminución del número de animales en la Isla por el excesivo traslado de ejemplares a otras islas y a tierra firme. Ante tal medida, la importación oficial de ganado a otros lugares del nuevo continente se produce treinta años después del segundo viaje de Colón. Existen diversos autores en diferentes países que reportan la llegada de los bovinos por diversas rutas y fechas desde España (Beteta, 1997; Guevara y Lira-Noriega, 2006).

LA GOMERA, PUNTO CLAVE DE ADAPTACIÓN

Es importante destacar que al inicio de la época de la colonización de América, la participación de las islas Canarias, fue fundamental, particularmente la isla de la Gomera (Fray Bartolomé de las Casas, 1875; Don Fernando Colón, 1892; Tejera and Capote, 2005).

Si se consideran las condiciones de humedad, temperatura, alimentación y las cuatro estaciones del clima europeo y las comparamos con las condiciones de la región caribeña y mesoamericana, que es netamente tropical, a donde se desplazó en un principio al ganado, cabe preguntarse, cómo lograron una adaptación tan rápida.

HISTORIA DE LOS BOVINOS EN PANAMÁ

Es claro que al tener que reabastecerse los españoles en las islas Canarias y estar éstas influenciadas por el clima tropical africano, sirvieron como un punto de adaptación y abastecimiento intermedio de animales y plantas entre la Europa de cuatro estaciones y la América tropical. Los diversos animales que se llevaron a las Antillas y más fueron: cabras antiguas de Canarias, ovejas de pelo y carneros sin cuernos, cerdos negros de grandes colmillos, vacas de pequeño tamaño, gallinas que habían sido introducidas en Canarias por los europeos a mediados del XIV (Tejera y Capote, 2005). En la Historia de Indias de Fray Bartolomé de las Casas, se afirma la importancia de la Gomera en los primeros viajes de Colón ya que, según cuenta el historiador, de ahí se obtuvieron los alimentos para emprender el viaje hacia América. Fray Bartolomé describe así la llegada de Colón a la Gomera el 5 de Octubre de 1493: *a 5 de Octubre, tomó la isla de la Gomera, donde estuvo 2 días, en los cuales se proveyó á mucha priesa de algunos ganados, que él, y los que venian, compraban, como becerras, y cabras, y ovejas; y entre otros, ciertos de los que venian allí compraron ocho puercas á 70 maravedís la piezas. Destas ocho puercas se han multiplicado todos los puercos que, hasta hoy, ha habido y hay en todas estas Indias que han sido y son infinitos; metieron gallinas también, y esta fué la simiente de donde, todo lo que hoy hay acá de las cosas de Castilla, ha salido lo mismo de las pepitas y simientes de naranjas, limones y cidras, melones y de toda hortaliza; proveyerónse de agua, y leña, y refrescos para toda el armada.*

TRASLADO A TIERRAS CONTINENTALES

Algunos autores como Bedoya (2001) haciendo referencia a un trabajo de Pinzón (1984) sostienen que el primer traslado de animales a tierra firme fue en Santa Marta,

Colombia en Julio de 1525 por Rodrigo de Bastidas. Posteriormente Quiroz (2007) reporta que la introducción de bovinos a tierra firme la inició el mismo Bastidas, autorizado por una cédula real concedida el 16 de mayo de 1524 a llevar 200 vacas y otros animales domésticos a Santa Marta en Castilla de Oro (Colombia) desembarcando su carga el 29 de julio de 1524. Beteta (1999) y Romero (2006) hacen la misma afirmación sobre los bovinos en América, pero la fecha de desembarco la sitúan el 29 de Julio de 1525. En el Archivo General de Indias (1525), la fecha que se observa es el 19 de Mayo 1525 (Toledo), *Real Cédula al presidente y oidores de la Audiencia de la Española para que permitan sacar de la isla, ganados, vacas, cabras, ovejas y puercos para llevarlos a tierra firme.* Por lo que consideramos que la fecha de salida para Santa Marta, de Rodrigo de Bastidas no debe ser anterior al 19 de Mayo de 1525 y su desembarco en Santa Marta sería efectivamente el 29 de Julio de 1525.

Otros historiadores hacen referencia a una fecha anterior para la llegada de bovinos: el año 1521. Así se observan dos referencias relativas a desembarcos de bovinos en dos sitios diferentes. Una hace alusión a Gregorio de Villalobos, colaborador de Hernán Cortés durante la conquista de México, quién desembarcó 50 cabezas de ganado en el río Panuco, en un valle cercano a lo que en la actualidad es Tampico, Estado de Tamaulipas (Dary, 1989; Ulloa-Arvizú, 2007). La otra referencia es la que reportan Castro (2006) y Cortés (2002) de una solicitud de Pedrarias Dávila, fundador de la ciudad de Panamá y conquistador del istmo, de importar cincuenta reses desde las haciendas que poseía en la isla de Santiago (Jamaica). Esta segunda referencia pudo ser corroborada a través del Archivo General de Indias, donde aparecen, cédulas reales que en primera instancia, ordenaban que se enviara a Panamá, ganado y otros artículos para los pobladores de la Ciudad de Panamá en Castilla del Oro.

Archivos de zootecnia vol. 58(R), p. 123.

VILLALOBOS-CORTÉS, MARTÍNEZ Y DELGADO

La primera Cédula que se observa sobre el tema de envíos de animales a Panamá es la de Burgos el 6 de Septiembre de 1521 *Real Cédula a la ciudad e Panamá, comunicándole la victoria sobre el movimiento comunero de Castilla y sobre los franceses de Navarra; que se han visto los memoriales que enviaron con sus procuradores Francisco de Lizaur y Benito Hurtado y sobre ellos se ha mandado dar las mercedes y libertades que verán por las provisiones que remite; que aunen sus esfuerzos con el Gobernador de Castilla del Oro para descubrir por la Mar del Sur; que den a sus procuradores los maravedíes que tenían asignados a Pedrarias Dávila para venir a la corte; que para remediar la escasez de bastimentos se ha mandado a Francisco de Garay; gobernador de la isla de Santiago que ponga a su disposición cincuenta vacas, cincuenta becerras, doscientas ovejas, mil cerdos y dos mil cargas de cazabe para repartir entre los vecinos.* La segunda referencia que se observa en el archivo general, correspondiente a envíos de animales a Panamá es la de Vitoria el 18 de Enero de 1522; *Real Cédula a los oficiales de la Isla de Santiago para que guarden y cumplan como si a ellos fuese dirigida, la cédula que se envió a Francisco de Garay, poblador de dicha isla, referente a que diese de las granjerías y haciendas reales ciertos ganados y pan cazabi y los vecinos y pobladores de la ciudad de Panamá en Castilla del Oro* (Archivo General de Indias, 1522). La tercera referencia de envíos de ganado aparece en el Archivo General de Indias en Medina del Campo el 4 de noviembre de 1531; *Real Cédula a los oficiales reales de Jamaica, a petición de la ciudad de Panamá, para que entreguen a dicha ciudad ganado y pan cazabe en cumplimiento de la Real Cédula de 6 de Septiembre de 1521 -que se inserta- por la que se mandó a Francisco de Garay, capitán de dicha isla, que de las granjerías y ganados que S.M. tenía en ella entregase a la nueva ciudad de Panamá cincuenta becerras y*

vacas, mil cabezas de puercos, doscientas ovejas y dos mil cargas de pan cazabe, para repartir entre los vecinos y favorecer el poblamiento de la ciudad (Archivo General de Indias, 1531). La introducción de poblaciones de animales totalmente nuevas por parte de España, en Panamá, significó evidentemente un nuevo efecto sobre el ambiente. Los conquistadores se dieron la tarea de ejercer la influencia de sus costumbres traídas de su vida cotidiana sobre el nuevo ecosistema, pero el comportamiento de las nuevas especies no fue problema debido a que como se ha comentado anteriormente el papel de la Gomera en el proceso de adaptación de los animales fue fundamental dado que los climas de las regiones indianas y el de cuatro estaciones de Europa, no guardaban ninguna relación. Parte del gemoplasma importado de Europa como el trigo, la vid y la oliva no se adaptó al trópico hostil, pero si lo lograron el arroz, el café, la caña de azúcar, el limón y la naranja. Además, cabe destacar la sorprendente adaptación de las especies de bovinos, caprinos, ovinos, suinos, y gallinas al nuevo mundo (Cortés, 2002).

DISTRIBUCIÓN DE BOVINOS EN EL TERRITORIO PANAMEÑO

La ganadería en el istmo se remonta al menos al año de 1521, cuando la corona española accedió a la solicitud de Pedrarias Dávila, fundador de la Ciudad de Panamá y Gobernador de Castilla del Oro, de importar cincuenta reses y otros bastimentos desde la isla de Santiago (Archivo General de Indias, 1521). Estos animales ingresaron vía Darién, donde no lograron una buena adaptación pero se reprodujo muy bien en las ciudades de Panamá, Natá y en Remedios y llegando a tener una importante presencia desde lo que es hoy la provincia costarricense de Guanacaste hasta Chiapas y hacia el sur en Perú (Cortés, 2002; Castro, 2006). Es posible que la influencia de Pedrarias Dávila haya sido determinante en el movi-

Archivos de zootecnia vol. 58(R), p. 124.

HISTORIA DE LOS BOVINOS EN PANAMÁ

miento de estos animales en la región centroamericana, pues fue él mismo quien trajo éstos a Panamá y al ser nombrado Gobernador de Nicaragua ha promovido la cría de ganado.

No se tiene información tan detallada sobre la ganadería en la Audiencia de Guatemala pero sí hay alguna mención de este ganado en muchas de las relaciones de la época colonial. Tal es el caso de Fray Alonso Ponce en la crónica de su viaje en el año 1586, donde menciona la existencia de ganado mayor en Guatemala, San Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Heckadon-Moreno, 1997; Cortés, 2002).

LA CRISIS GANADERA Y SU EFECTO SOBRE LA POBLACIÓN DE BOVINOS EN PANAMÁ

La ganadería en Panamá logra gran prosperidad al punto de que para fines del siglo XVI la población de bovinos alcanza unos 150 000 animales entre las ciudades de Natá y Panamá (Cortés, 2002). Este valor va descendiendo debido a la crisis minera que ocurre en Veragua en el año 1589, cuando colapsa el Real de minas de Concepción, que era un centro de desarrollo de gran importancia para la región central y que se mantenía independiente económicamente de la región de tránsito en Panamá. Esta región se abastecía de la carne proveniente de Natá y Los Santos y al desaparecer este asiento minero, la población se desplaza a otras regiones como la de Santa Fé y otras ciudades pequeñas como Remedios, Montijo y Alanje, provocando tensiones entre la ciudad y el campo (Torres, 1981). Este choque se lleva a efecto por la presión de los productores de Natá y Los Santos al colocar su carne en el mercado de la ciudad de Panamá y Nombre de Dios donde ya existía autoabastecimiento de carne, gracias a unas 80 000 cabezas de ganado que poseían por lo que no se hizo esperar la oposición de los aristócratas ganaderos quienes poseían el monopolio del abasteci-

miento de carne de la gente que utilizaba al istmo como tránsito a Perú y de las exportaciones de ganado hacia esta región.

A pesar de los esfuerzos de los ganaderos de Natá y Los Santos para colocar su carne en el mercado citadino, después del colapso de la economía minera de Concepción, no lo lograron y paradójicamente la sobrepoblación ganadera y la posición de los productores de Panamá, precipitó el sistema productivo hacia una grave crisis acompañada del incremento en el precio de la carne: de real y medio, la arroba de carne de vaca pasó a costar dos reales y medio en las carnicerías de la ciudad; y, de tres reales la arroba de ternera pasó a cinco reales. Andrés Pérez de Salinas, que en ese momento era Procurador General de Panamá, presenta en un documento memorial en 1591, los detalles del problema. El documento hace referencia a que los ganaderos de la capital se ponen de acuerdo para monopolizar la producción y distribución de la carne bovina, comprando todos los hatos bovinos del distrito y parte del de Natá al punto que un miembro había comprado 14 hatos él solo. La estrategia era sacrificar una gran cantidad de reses de la ciudad de Panamá y Nombre de Dios para disminuir el tamaño de la cabaña y disparar los precios.

Por otro lado fue dictada una ordenanza que obstruía la venta de animales en la capital por parte de los vecinos de Natá y Los Santos lo que los llevó a vender sus animales a precios demasiado bajos. El documento también hace referencia a la llegada de barcos a Portobelo que, según las órdenes recibidas de la corona, debían pasar el invierno en Tierra Firme, provocando un incremento de la demanda de carne. Es probable que este haya sido el factor desencadenante del proceso iniciado deliberadamente por los ganaderos más ricos de la ciudad. El acaparamiento de los hatos supuso también la apropiación indebida de tierras comunales y el perjuicio de los pequeños ganaderos.

Archivos de zootecnia vol. 58(R), p. 125.

VILLALOBOS-CORTÉS, MARTÍNEZ Y DELGADO

Toda esta situación fue causa de que se produjese en Natá y Los Santos un notable empobrecimiento de la ganadería y que en Panamá, donde había hasta hacia poco no menos de 80 000 reses, en 1592 no quedasen más que 24 000 (Torres, 1981; Jaén, 1981).

La crisis ganadera duró cerca de 17 años ya que Panamá, Natá y Los Santos no llegaban a reunir en conjunto más de 88 000 cabezas de ganado en 1602. Todavía en el año de 1650 Natá no había logrado recuperar la población bovina que tenían entre los años de 1575 a 1592. El Obispo Hernando Ramírez, menciona que el número de cabezas era entonces de 50 000, lo que representa 20 000 animales menos, antes de la crisis minera (Torres, 1981).

Arturo Guzmán Navarro hace una referencia de la ganadería y plantea lo siguiente: *en las márgenes del Caimito y más allá hacia Occidente, hasta Chame, se van desarrollando progresivamente haciendas ganaderas que son atendidas por negros esclavos, mientras sus propietarios residen en la ciudad de Panamá. Esto explica, por qué en los inicios de siglo XVII (1609) existían seis hatos con una totalidad de 4000 reses en la región caimiteña; en Perequeté, dos hatos con 3000 reses en Capira, dos hatos con 3000 reses y en Chame, de cuatro a seis hatos con 9500 reses* (Guzmán Navarro, 2006). En ese mismo orden de ideas, Castillero, (1967) menciona que ese año (1609), en Alanje había 8 hatos que en conjunto, sumaban 9400 reses; Remedios contaba con 6 hatos y 7800 cabezas; en Montijo y Santa Fé había 9 hatos y 5900 cabezas. En toda la provincia de Veragua se contaban, con 23 000 cabezas de ganado, cifra muy alta observándose que la mayoría de esos hatos se formaron a partir de 1589. El desarrollo de la ganadería fue impresionante, en lo subsiguiente; sin embargo, ese progreso no se presentó en todas las regiones con la misma eficacia. Al final de siglo, la población ganadera de Remedios había decrecido, siendo entonces de sólo 4400 cabezas, esto es, poco más de la mitad de la

existente en 1609. En cambio Alanje, no demoró en señalarse como zona ganadera por excelencia de la provincia; en 1650 la población bovina había ascendido a 20 000 animales (Castillero, 1967).

Entre los años de 1690 y 1700 se efectúan las primeras adjudicaciones de títulos, más allá de de la región de Campana, al Oeste de la capital. Tres hatos ganaderos tendrán, así, tierras legalmente constituidas, como el caso de Rodrigo de Betancourt, comisario real y gran personaje de la sociedad del Istmo que era propietario en Los Llanos Del Chirú de 30 000 hectáreas. En el territorio de Antón, el Corozo de 15 000 ha, y cerca de Natá, una extensión no conocida (Jaén, 1981) Por ese tiempo, Antonio de Echevers y Subiza era considerado el más conspicuo de los terratenientes del Istmo, y era probablemente el hombre más rico e influyente en el Panamá colonial (Castro, 2003 y 2006). La población de bovinos logra una remontada cerca del año 1790 con una población vacuna de 83 000 cabezas. En el año 1970 alcanza 1403 440 y en la actualidad con 1,5 millones que se mantenía sin variaciones importantes diez años mas tarde (Jaén, 1981).

MIGRACIONES HACIA EL PERÚ

La ganadería en el Perú fue desarrollada con base en los animales llevados de Santo Domingo por los primeros colonizadores. Estos animales hacían su primera escala en Panamá para luego continuar hacia el Perú y el Ecuador. De esta forma Panamá, también se convirtió en el centro de acopio y distribución de bovinos para las colonias suramericanas. Documentos extraídos del Archivo General de Indias muestran algunas cédulas Reales donde se autoriza a diversos viajeros para el envío de animales hacia el Perú. Hay referencias en las que a los embarques, se les hacía exención del almojarifazgo a los propietarios de Panamá, mas no para los intermediarios cuyo propósito era la venta, como se aprecia en el siguiente texto: *Real Cédula a los oficiales*

HISTORIA DE LOS BOVINOS EN PANAMÁ

reales de la provincia del Perú, a petición de Toribio Montañés de Lara, en nombre de la ciudad de Panamá, para que de todas las crías de ganados que cada uno de los vecinos de la provincia de Tierra Firme lleve a la dicha provincia del Perú, siendo suyas propias, no le lleven derechos de almojarifazgo, pero si las llevara otra persona para venderlas o para otra cosa, no siendo suyas propias, ha de pagar los tales derechos (Archivo General de Indias, 1536). El 19 de diciembre de 1550 se expide otra Real Cédula para el traslado de animales hacia el Perú, bajo ciertas restricciones: *Real Cédula a Sancho Clavijo, a petición de Sebastián Rodríguez, en nombre de Gómez de Tapia, vecino de Panamá, quien ha solicitado que se le permita enviar a Perú tres hombres que conduzcan y vendan sus ganados en dicha provincia. Que permita que vayan los que crea necesarios para la conducción de dicho ganado, siempre que no sean casados ni de los prohibidos* (Archivo General de Indias, 1550). En el año de 1551 se encuentran dos cédulas reales, concedidas para el traslado de animales hacia el Perú: *Real Cédula por la que se concede licencia a Juan Fernández de Rebolledo, vecino y regidor de Panamá, para pasar doscientas becerras al Perú* (Archivo General de Indias, 1551a) y *Real Cédula por la que se concede a Luis Suárez, vecino de Panamá, licencia para enviar doscientas terneras al Perú, sin que se le ponga impedimento alguno, siempre que no quede aquella tierra desabastecida* (Archivo General de Indias, 1551b). De acuerdo con García (1984), la vocación ganadera de Pa-

namá data de fechas muy tempranas. Aunque se desconoce el momento exacto en que se produjo el despegue de esta actividad, se supone que es a partir de 1530, una vez superados los críticos momentos de la conquista del Perú. Los datos recabados sobre la vida de Pedrarias Dávila, sugieren que fue responsable de la influencia más grande y el gestor de esta actividad, aprovechando su cargo de Gobernador de Castilla del Oro y posteriormente, como Gobernador de Nicaragua, a lo largo del territorio Panameño y en el resto de Centroamérica.

CONCLUSIÓN

Finalmente haciendo una evaluación general del movimiento de animales y los datos aportados por el Archivo General de Indias otros historiadores persisten plantear la hipótesis histórica de que el bovino Criollo panameño es originario de la isla de Santiago (Jamaica) promovido por Pedro Arias de Ávila (Pedrarias) en 1521 y cuya influencia es ejercida por toda Centroamérica y parte de México en sus inicios. Que los mismos planteles de bovinos que llegaron a Panamá también tienen influencia sobre los bovinos criollos del área de Perú y Ecuador. Por otro lado, los bovinos Criollos de Colombia, Venezuela y en general de la Vertiente del Atlántico sur, se originaron de los planteles de bovinos traídos por Rodrigo de Bastidas en 1525, desde La Española (República Dominicana).

Se podría esperar que con las evaluaciones genéticas de las razas Criollas de iberoamérica pudiera ser demostrada esta hipótesis histórica.

BIBLIOGRAFÍA

- Archivo General de Indias. 1521. Despacho para la ciudad de Panamá. Disponible en: Portal de Archivos Españoles. Sevilla. Panamá, 233, L.1, F.288V-290R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1522. Orden a los oficiales de la isla de Santiago. Disponible en: Portal de Archivos Españoles. Sevilla. Panamá, 233, L.2, F.57V-58R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1525. Que los de tierra firme saquen ganados de la Española. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 233, L.2, F.57V-58R. <http://pares.mcu.es/>.

Archivos de zootecnia vol. 58(R), p. 127.

VILLALOBOS-CORTÉS, MARTÍNEZ Y DELGADO

- mcu.es/. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1531. Envío de mantenimientos de Jamaica a Panamá. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 234, L.5, F.1V-3R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1536. Exención de almojarofazgo al ganado de Panamá. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 235, L.6, F.66V-67R <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1550. Pase a Perú de tres empleados de Gómez de Tapia. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 235, L.8, F.330V-331R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1551a. Licencia a Juan Fernández para pasar ganado al Perú. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 236, L.9, F.8V-9R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Archivo General de Indias. 1551b. Licencia a Luis Suarez, para enviar ganado al Perú. Disponible en: Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 236, L.9, F.19V-20R. <http://pares.mcu.es/>. Fecha de acceso: 20/08/07.
- Beja-Pereria, A., D. Caramelli, C. Lalueza-Fox, C. Verensi, N. Ferrand, A. Casoli, F. Goyache, L. Royo, S. Conti, M. Lari, A. Martini, L. Ouragh, A. Magid, A. Atash, A. Zsolnai, P. Boscato, C. Triantaphylidis, K. Ploumi, L. Sineo, F. Mallegni, P. Tarbelet, G. Erhard, L. Sampietro, J. Bertranpetit, G. Barbujani, G. Luikart and G. Bertorelle. 2006. The origin of European Cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103: 8113-8118.
- Bedoya, G., L.Carvajal, N. Bermúdez, F. Moreno, M. Márquez, S. Davies, J. Derr, J. Ossa y A. Ruiz. 2001. Estructura molecular y poblacional del ganado Criollo Colombiano (GCC). *Rev. Col. Cienc. Pec.* 14: 107-118.
- Beteta Ortiz, M. 1997. Las razas autóctonas españolas y su participación en los bovinos Criollos iberoamericanos. Simposium sobre utilización de razas y tipos bovinos creados y desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. Maracaibo, Venezuela. 24-28 de noviembre. ALPA, XV Reunión.
- Beteta, M. 1999. Llegada del vacuno español a Suramérica. Conferencia 15-12-1999. Real Academia de Ciencias Veterinarias de España. Madrid.
- Castillero, A. 1967. Estructuras sociales y económicas de Veraguas desde sus orígenes históricos, siglo XVI y XVII. Editora Panamá. Panamá. p. 93-94.
- Castro, G. 2003. Panamá: agua y desarrollo en vísperas del segundo siglo. En: publicación seriada Tareas, Nro. 114, mayo-agosto 2003. Ceta. Panamá. p. 21-52.
- Castro, G. 2006. Panamá: agua y desarrollo en vísperas del segundo siglo. En: publicación seriada Tareas, Nro. 114, mayo-agosto 2003. Ceta. Panamá. p. 21-52.
- Cortés, R. 2002. Sociedad y naturaleza antes y después de la conquista y colonización de América Central. Intercambio. Universidad de Costa Rica N° 1. Mayo 2002.
- Dary, D. 1989. Cowboy culture: A saga of five centuries. University of Kansas Press, Lawrence. Kansas.
- Don Fernando Colón. 1892. Historia del Almirante Don Cristóbal Colón. Vol. 1, Madrid. Disponible en: Biblioteca Virtual Miguel de Cervantes. <http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=21388&portal=0>. Fecha de acceso: 1/10/09.
- Fray Bartolomé de las Casas (ed.) 1875. Historia de las Indias. Vol. 2, pp. 1-3. Imprenta de Miguel Ginesta, Madrid. Disponible en: Biblioteca Virtual Miguel de Cervantes. <http://www.cervantesvirtual.com/FichaObra.html?Ref=21466&portal=0>. Fecha de acceso: 28/09/09.
- García, M.C. 1984. Quinto centenario del descubrimiento de América. La Sociedad de Panamá en el Siglo XXI. Editorial Artes Graficas Padura, S.A. Luis Montoto, 140. Sevilla. España. 25 p.
- Giovambattista, G., M.V. Ripoli, P. Peral-García, and J.L. Bouzat. 2001. Indigenous domestic breeds as reservoirs of genetic diversity: the Argentinean Creole cattle. *Anim. Genet.*, 32: 240-247.
- Guevara, S. and A. Lira-Noriega. 2006. De los pastos de la selva a la selva de los pastos: La introducción de la ganadería en México. *Pastos*, XXXIV: 109-150.
- Guzmán Navarro, A. 2006. Orígenes históricos: de la Chorrera Castellana a la Chorrera Boliviana. *Revista Cultural Lotería*, n° 460, mayo-junio. República de Panamá. Panamá.

Archivos de zootecnia vol. 58(R), p. 128.

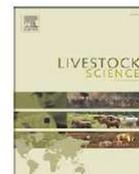
HISTORIA DE LOS BOVINOS EN PANAMÁ

- Heckadon-Moreno, S. 1997. Spanish rule, independence, and the modern colonization frontiers. In: Coates, A. (ed.). *Central America: A natural and cultural history*. Yale University Press. New Haven and London. p.177-214.
- Jaén, O. 1981. *Hombres y ecología en Panamá*. Editorial Universitaria. Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. 157 p.
- Martínez, R.D., E.N. Fernández, E.R. Género and F.J.L. Rumiano. 2000. El ganado bovino Criollo en Argentina. *Arch. Zootec.*, 49: 353-361.
- Pinzón, E. 1984. Origen de las razas bovinas criollas colombianas. *Historia de la ganadería bovina en Colombia. Suplemento ganadero. Carta Ganadera*. p. 55-103.
- Pinzón, E. 1991. Cómo se originó la ganadería colonial colombiana. *Suplemento Ganadero. Banco Ganadero*, vol. 8: 34-36.
- Postiglioni, G. R., L. Kelly, S. Llambi, G. Fernández, M. Dangelo, G. Gagliardi, J. Trujillo, M. de Bethencourt, K. Guevara, A. Castellano y M. Arruga. 2002. Biodiversidad genética de los bovinos Criollos del Uruguay. Análisis con marcadores moleculares. *Arch. Zootec.*, 51: 195-202.
- Primo, A.T. 1992. El ganado bovino ibérico en las américas: 500 años después. *Arch. Zootec.*, 41 (extra): 421-432.
- Quiroz, V. 2007. Caracterización genética de los bovinos Criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba. España. 155 p.
- Rodero, A., J.V. Delgado and E. Rodero. 1992. Primitive andalusian livestock and their implication in the discovery of América. *Arch. Zootec.* (extra): 383-400.
- Romero, P. 2006. Movilidad social, educación y empleo: Los retos de la política económica del departamento del Magdalena. Banco de la República. Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER). Cartagena de Indias. Colombia. N° 74.
- Rouse, J.F. 1977. *The Criollo, spanish cattle in the Americas*. University of Oklahoma Press. Norman. p. 303
- Tejera, G.A. y A.J. Capote. 2005. *Colón y la Gomera. La colonización de la Isabela (República Dominicana) con animales y plantas canarias*. Centro de Cultura Popular Canaria. Tenerife. España.
- Torres, J. 1981. Desde la transformación del istmo en zona de tránsito hasta su sustitución, con el fin de las ferias de Portobelo y el sistema de flotas y galeones, por el sistema de barcos y registros sueltos por el Cabo de Hornos como principal ruta a Buenos Aires y Lima (1532-1739/48). *Población economía y sociedad*. Biblioteca de la Cultura Panameña. Tomo II. Universidad de Panamá. p. 265-300.
- Ulloa-Arvizu, R., A. Gayosso-Vazquez, M. Ramos-Kuri, F.J. Estrada, M. Montañó and R.A. Alonso. 2008. Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. *J. Anim. Breed. Genet.*, 125: 351-359.



Contents lists available at ScienceDirect

Livestock Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/livsci

Study of genetic diversity of the Guaymi and Guabala bovine populations by means of microsatellites

A.I. Villalobos Cortés^{a,*}, A.M. Martínez^b, C. Escobar^a, J.L. Vega-Pla^c, J.V. Delgado^b

^a Instituto de Investigación Agropecuaria, Estación Experimental El Ejido, Los Santos, Panama

^b Departamento de Genética, Universidad de Córdoba, Edificio Gregor Mendel, Campus de Rabanales, 14071 Córdoba, Spain

^c Laboratorio de Investigación Aplicada, Cría Caballar de las Fuerzas Armadas, Carretera Madrid-Cádiz km 397, 14071 Córdoba, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 25 August 2009

Received in revised form 2 December 2009

Accepted 21 February 2010

Keywords:

Creole

Diversity

Preservation

Guaymi

Guabala

ABSTRACT

A total of 61 individuals belonging to the Guaymi (GY) and Guabala (GUA) populations were typed with 27 microsatellites. A mean of 5.61 (GUA) and 7.5 (GY) alleles per population was typed, and *F*_{is} values were 0.053 (GUA) and 0.033 (GY). The exclusive alleles of each population were 67 (GY) compared to the 16 observed in the GUA population, while 135 alleles are shared by both. The *H*_o and *H*_e were 0.628 (GUA) and 0.710 (GY) and 0.648 (GUA) and 0.724 (GY) respectively. The fixation index *F*_{st} was 0.068 demonstrating a moderate level of genetic differentiation. The effective number of migrants per generations was 3.40 between GY and GUA. A comparison with most popular breeds in Panama *Bos indicus* (GYR, BRH, SIN, GUZ and NEL) and *Bos taurus* (FRI, SPA and HER) was made because of possible crossbreeding. The AMOVA and a NeighborNet tree performed, provided a detailed interrelationship network, and show an important difference between Panama creoles cattle population and most popular breeds. Strategies for preserving the original Panama cattle creole population should be considered in order to prevent the breed from becoming extinct and to strengthen the breed's capability in future breeding programs.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In recent years, the native and ethnic populations have gained prominence due to its adaptability, its fertility and good usage of low quality fodder, when compared with the selected breeds, that required higher investment in sanitation, feeding and reproductive handling (Tewolde, 1997). These native population were brought by the Spaniard conquerors by the end of the XV century and proliferated in such a way that by the year 1524, there were bovines spread all through South America (Primo, 1992; Beteta, 1997). The entry of bovines in the Republic of Panama was made at the request of Pedro Arias de Avila, in view of the lack of food

needed by the recently created Panama City in 1519. The entry took place through Santa Maria La Antigua del Darien in 1521 (Archivo General de Indias, 1521; Rodero et al., 1992). Due to this fact and the fast proliferation of these animals, within this new territory, and the foundation of new cities, migrations took place from Panama towards the west reaching Chiapas, Mexico and from Panama to the Peruvian region in South America (Archivo General de Indias, 1532; Cortés, 2002), making Panama an important spread out point of these animals in many places of the American continent. Even though Panama was a focal point, in the events mentioned before, the native population was slowly displaced by the zebu and European breeds, like Brahman, Holstein and Brown Swiss, at its entrance in the year 1914 (Jaén, 1998), due to the confusion when considering the heterosis attributable to these latter breed, and not to the effect of the crossbreeding (Mujica and Tewolde, 1990). More information in the bovines history of Panama can be seen in Villalobos (2009). This

* Corresponding author. Tel.: + 507 9100180.

E-mail addresses: z62vicoa@uco.es (A.I. Villalobos Cortés),
ib2mamaa@uco.es (A.M. Martínez), jvegpla@oc.mde.es (J.L. Vega-Pla).

practice brought, as a consequence, the progressive reduction of the native population to the point that there were just a few to be located in the western region of the republic, both cattle populations separated by a different climatic zones. The Guaymi cattle population in the highlands (>900 m) of the indigenous region of Ngöbe-Bugle and the Guabala cattle populations in Remedios zone at the level of the pacific ocean (Fig. 1).

The Guabala cattle population was identified by the first time in 2006 as a different animal genotype, with the help of Dr. Jorge De Alba (Mexican specialist in creole cattle) in a very casual situation, when a Guaymi identification study was carried out in the small town of Guabala, in the farm property of the Castrellon family, the breeders of the first herd cattle, since the early XXth century. Because of high level of polymorphism, Short Tandem Repeats (STR) or microsatellites (MS) have been recommended as optimal genetic markers to study genetic diversity in closely related populations, characterization and genetic variation, admixture analysis, parental test, inbreeding, genetic bottleneck, and are powerful tools to determine the genetic differentiation among domestic species as the bovines (Cañón et al., 2001; Toro et al., 2003; Quiroz et al., 2004; Martínez et al., 2005a,b; Cañón et al., 2007); thus useful in order to compare the genetic diversity between the Guaymi and Guabala populations.

Even the important meaning of the Panama animal genetic resources in the recent evolution of the Latin-American creole population, because the location of this country as a cross-road in the colonization of the northern Kingdom of Peru, very few are the genetic studies regarding the population structure, characterization and genetic relations of Panama breeds. This is one of the first studies developed in this sense and our

conclusions are relevant not only for Panama researchers, but also for all the Latin-American community where the colonial influence of the Panama resources could act in the XVth century, resulting in the creole breeds existing today. The objective of this work was to assess the suitability microsatellites in Panamanian creole cattle, in order to learn more about its genetic diversity and the genetic relationship present among the most popular *Bos taurus* and *Bos indicus* breeds.

2. Materials and methods

For this work the Guaymi (GY) and Guabala (GUA) populations were characterized, using a panel of 27 microsatellites according to the recommendations made by the FAO/ISAG (Food and Agriculture Organization/International Society of Animal Genetics), to perform studies on the biodiversity of the bovine genetic (FAO, 2004). Thirty six random samples of hair were obtained from the tail zone from the bovine ethnic Guaymi population of the highlands of the Ngöbe-Bugle region (8.433750° N and -81.862026° W, >900 masl). Twenty five random samples of the bovine ethnic Guabala population were obtained in the Remedios (8.222396° N and -81.754001° W, 20 masl). Leading to compare the possible crossbreeding between creoles and other breeds, samples of 5 *B. indicus* and 3 *B. taurus* of the most popular breeds in Panama were included (the information was obtained from Domestic Animal Diversity Information System, DAD-IS, <http://dad.fao.org/> and the Panama country report of the state of animal genetic resources, <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/010/a1250e/annexes/CountryReports/Panama.pdf>).

The *B. indicus* breeds used were Gyr, GYR (23); Brahman, BRH (41); Red Sindhi, SIN (11); Guzerat, GUZ (15); and Nelore, NEL (28). The *B. taurus* breeds were: Holstein, FRI

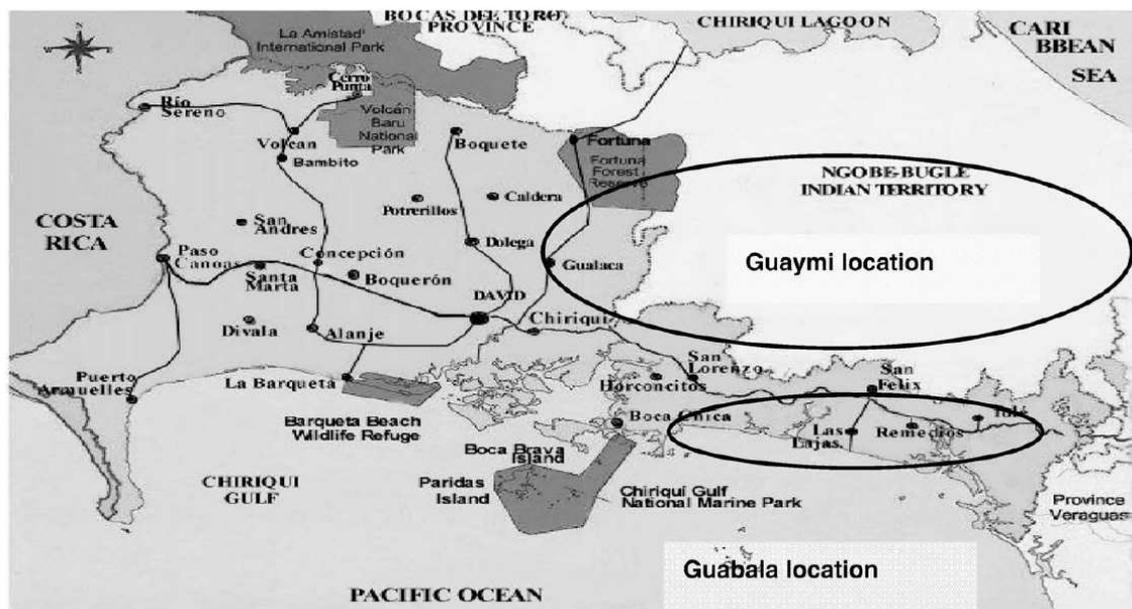


Fig. 1. Geographic situation of the last Guabala and Guaymi creoles cattle populations in the Republic of Panama.

Author's personal copy

A.I. Villalobos Cortés et al. / *Livestock Science* 131 (2010) 45–51

47

(23); Brown Swiss, SPA (29) and Hereford, HER (28) The selected microsatellites were amplified and the PCR products were separated by electrophoresis using an automatic sequencer ABI PRISM 377 XL. The allelic typification was achieved by using the informatic packages Genescan v3.2.3 and Genotyper v3.7. In order to evaluate the genetic variance within each population, the allelic frequency was calculated, the total alleles per population (Ap), average number of alleles per population (Na), the observed and expected heterozygosity (Ho and He), Polymorphic Content Information (PIC) and the deviations of the Hardy–Weinberg equilibrium per population. The exclusive number of alleles per population was calculated through the informatic package Genalex 6 (Peakall and Smouse, 2006).

To estimate the allelic frequencies, the heterozygosity, the Wright *F* statistics (Fit, Fis and Fst) and the effective number of migrants per generation (Nm), it was based on the estimation of Fst and calculated as $Nm = (1 - Fst) / 4 * Fst$ (Wright, 1965; Weir and Cockerham, 1984), the Genetix v. 4.02 program was used (Belkhir et al., 2003). To calculate the Hardy–Weinberg unbalance (HW), the program Genepop v. 3.1 (Raymond and Rousset, 1995) was used, applying the exact test of Fisher, using the chain method of Monte Carlo Markov, “dememorization” = 5000, 100 lots and 1000 iteration per lot (Guo and Thompson, 1992). To calculate the Polymorphic Information Content (PIC) of each microsatellite, the formula proposed by Botstein et al. (1980) was utilized. For this specific case the complement, The Excel Microsatellite Toolkit (Park, 2001) was employed, utilizing the program MS EXCEL® 2003. To detect whether the GY and GUA populations have experienced a recent reduction in the effective population size or a genetic bottleneck, three different approaches were followed. In the first approach, based on heterozygosity excess, three different tests, namely a ‘sign test’, a ‘standardized differences test’ and a ‘Wilcoxon sign-rank test’, were employed under different models of microsatellite evolution like the infinite allele (IAM), step-wise mutation (SMM) and twophased (TPM) models of mutation. The second approach was the graphical representation of the mode-shift indicator proposed by Luikart et al., (1998). These two approaches were conducted using Bottleneck v1.2.02 software (<http://www.ensam.inra.fr/URLB>; Cornuet and Luikart (1996)). Proportion of genetic variation was determined for the following components: among population and among groups ($Fst = \sigma_a + \sigma_b / \sigma_t$), among population but between groups ($Fsc = \sigma_b / \sigma_b + \sigma_c$) and whole population among groups ($Fct = \sigma_a / \sigma_t$), as implemented in Arlequin 3.01 (Weir and Cockerham, 1984; Excoffier, et al., 1992; Weir, 1996; Excoffier et al., 2005). A POPULATION 1.2.28 computer program (Olivier Langella, www.cnrsgrif.fr/pge/bioinfo/populations/) was used to calculate the genetic distance matrix (Nei et al., 1983) between the population. The genetic

distance matrix was then used to construct a NeighborNet graph (Bryant and Moulton 2004) using the SplitsTree 4.0 program (<http://www-ab.informatik.uni-tuebingen.de/software/jsplits/>) with populations as operational taxonomic units.

3. Results and discussion

3.1. Genetic diversity

All the markers used polymorphic, with more than two alleles (Crawford et al., 1995). In the GY population it was found a higher quantity of polymorphism in the locus TGLA227 (0.854) and a minor quantity was found in ETH225 (0.111). In the GUA population, a similar polymorphism was observed in TGLA227 (0.853), however, the lowest value was found in INRA35 (0.406). A higher number of alleles were also observed in CSSM66, MM12 and ETH225 (10) in the GY population and the lowest was found in INRA35 in the GUA population (2). The private alleles of each population were compared and it was found that the GY presents a total of 67 private alleles compared to the 16 observed in the GUA population, while 135 alleles are shared by both.

Table 1 shows the expected and observed heterozygosity, the PIC, the average number of alleles, the Fis, and the total number of alleles were higher in the GY population than in the GUA. However, the results are within the ranges found between many Spaniard, Uruguayan, Mexican, Argentinian and Colombian breeds (Martínez et al., 2005a; Martínez et al., 2005b; Armstrong et al., 2006; Barrera et al., 2006; Quiroz-Valiente et al., 2006; Martín-Burriel et al., 2007; Ulloa-Arvizu et al., 2008; Gama et al., 2009).

The values in the observed heterozygosity (GUA 0.628 and GY 0.710), and the expected (GUA 0.648 and GY 0.724), ended high, which could be attributed to a low level of inbreeding (Arora and Bhatia, 2004) and a low selection pressure (Armstrong et al., 2006). Other possibilities are the sporadic introgression of new alleles by crossbreeding with some other breeds, raising the heterozygosity values. The PIC value in the GY population fell in the highly informative category, except for HEL13 and INRA35, which showed values moderately informative of 0.455 and 0.405, respectively. In the GUA population, all microsatellites resulted highly informative except for INRA37, CRSM60, ETH10, INRA35 and ETH225, that showed values ranking from medium to low of 0.487, 0.475, 0.219, 0.189 and 0.111, respectively. The results shown for both populations could be assumed that the GY group shows a higher genetic diversity than the GUA. Observing both cattle shows a great diversity in skin color, varying from the black, red-brown and red-and-white *berrendo*, aside from the diversity in the length of hair

Table 1

Average values and standard deviations (in parenthesis) of heterozygosity, PIC, Ne, Na, Fis and total alleles of the GUA and GY populations.

Population	He	Ho	PIC	Ne	Na	Ap	Fis ^a
GUA	0.648 (0.19)	0.628 (0.21)	0.606 (0.18)	3.51 (1.57)	5.59 (1.88)	151	0.053
GY	0.724 (0.09)	0.710 (0.10)	0.690 (0.11)	4.04 (1.34)	7.48 (1.67)	202	0.033

^a Fis calculated in 1000 bootstraps.

Table 2
Microsatellite range, values of Na, Ne, Ho, He and PIC by locus and population.

Locus	Range (bp)	Na		Ne		Ho		He		PIC	
		GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY	GUA	GY
BM 8125	100–122	5	8	3.55	3.74	0.60	0.84	0.733	0.74	0.68	0.71
BM1314	153–173	6	8	3.17	5.29	0.67	0.75	0.699	0.82	0.65	0.78
BM1818	254–290	4	5	3.56	2.90	0.83	0.72	0.734	0.66	0.67	0.59
CSSM66	180–200	5	10	3.47	6.01	0.74	0.81	0.728	0.85	0.66	0.82
ETH10	203–232	4	6	1.30	3.41	0.25	0.69	0.233	0.72	0.22	0.68
INRA32	160–195	6	7	2.98	4.45	0.71	0.69	0.679	0.79	0.61	0.74
INRA37	120–145	5	6	2.37	2.73	0.50	0.64	0.590	0.64	0.49	0.59
MM12	105–145	4 ^a	10	2.80	5.18	0.76	0.80	0.656	0.82	0.58	0.78
TGLA122	141–182	5	9 ^a	3.61	4.46	1.00	0.81	0.738	0.79	0.68	0.74
BM2113	120–146	7	9	6.04	5.86	0.88	0.86	0.851	0.84	0.81	0.81
CRSM60	90–110	5	6	2.28	2.73	0.48	0.67	0.573	0.64	0.48	0.57
ETH185	215–240	6 ^a	8	3.28	3.59	0.60	0.69	0.709	0.73	0.64	0.68
HAUT27	128–157	9 ^a	7	4.81	3.41	0.60	0.67	0.808	0.72	0.76	0.68
HEL13	180–200	6 ^a	6 ^a	4.34	1.95	0.62	0.55	0.789	0.49	0.74	0.45
HEL9	150–170	9 ^a	9	6.01	5.39	0.72	0.75	0.851	0.83	0.81	0.79
ILSTS6	282–315	7	7	4.60	3.90	0.58	0.73	0.804	0.76	0.75	0.71
INRA23	190–225	8	9	6.26	5.40	0.71	0.75	0.858	0.83	0.82	0.79
INRA63	171–191	4 ^a	6	2.69	3.55	0.50	0.69	0.641	0.73	0.55	0.67
SPS115	240–260	5	8	2.21	2.39	0.50	0.53	0.559	0.59	0.52	0.55
TGLA227	75–107	10 ^a	9	7.58	7.54	0.76	0.83	0.886	0.88	0.85	0.85
BM1824	173–203	4 ^a	5	2.51	4.11	0.48	0.78	0.614	0.77	0.55	0.71
ETH225	134–165	3	10	1.13	4.01	0.12	0.67	0.117	0.76	0.11	0.72
ETH3	102–136	6	8	3.73	3.10	0.88	0.72	0.747	0.69	0.69	0.65
HAUT24	104–130	4 ^a	7 ^a	3.13	3.73	0.80	0.56	0.695	0.74	0.62	0.69
ILSTS011	265–285	5	6	3.64	3.42	0.86	0.66	0.742	0.72	0.67	0.67
INRA35	100–130	2	4	1.27	1.91	0.24	0.47	0.216	0.48	0.19	0.41
TGLA53	150–180	7	9	2.53	5.00	0.56	0.86	0.616	0.81	0.56	0.78

^a Microsatellites in HW unbalance.

found by de Alba (personal communication), when evaluating these animals. Contrary to what was observed in the GY, the GUA creole cattle show a few skin colors like blond, red-brown color and *berrendo*, as well as short hair, as the slick hair, may be as a result of their adapting to humidity and high temperature like other creoles cattle like the Reyna from Nicaragua, Limonero from Venezuela, Blanco Orejinegro from Colombia and the African N'Dama, (Olson et al., 2003). Jorge de Alba estimated that contrary to what was thought in Panama, these are different populations, at least by phenotype and geographic situation. The values of Fis are considered low in GY and moderate in GUA, for which it is estimated that the levels of inbreeding are low, particularly in the GY population. In respect to the statistics *F* of Wright for the 27 microsatellites, for the two populations, the average value and its respective confidence interval were: $F_{is} = 0.041$ (0.0108–0.0711), $F_{it} = 0.107$ (0.0762–0.138) and

$F_{st} = 0.0686$ (0.0455–0.096). The value of F_{st} is higher than what was found in the Mexican native bovine, 0.033 (Quiroz-Valiente et al., 2006) and similar to what was found among the European breed, 0.068 and 0.07, and meets the global value of genetic difference among breeds (Cañón et al., 2001; Jordana et al., 2003). This value of F_{st} , found when comparing both populations, shows that it is probable to find a low flow of genes among same, due to the relatively geographic and reproductive isolation under which they were submitted. The effective number of migrants per generations was 3.40, similar to the values found among some Spanish and Mexican breeds (Quiroz-Valiente et al., 2006). The values for the Hardy–Weinberg equilibrium (Table 2) show that the GY population holds three microsatellites unbalanced (BM2113, HWL9 and HAUT24) and the GUA population holds nine unbalanced (TGLA122, HAUT27, HEL13, HEL9, ILSTS6, INRA63, TGLA227, BM1824, and HAUT24), leading us to

Table 3
Number of loci with heterozygosity excess/deficiency and probabilities obtained from 27 microsatellites evolution models for bottleneck test (Bottleneck, 10,000 replications).

Test/model	Pop	IAM	TPM	SMM
Sign test	GY	15.67	0.009*	15.85
	GUA	16.01	0.0037*	16.21
Standardized differences test (T2 values)	GY	3.32	0.0005*	1.45
	GUA	3.25	0.0006*	0.45
Wilcoxon test (probabilities-one tail for <i>H</i> excess)	GY		0.0007*	0.029*
	GUA		0.00005*	0.10107

* $p < 0.05$.

Table 4
Analysis of Molecular Variance of the Panama creole cattle with *Bos indicus* and *Bos taurus* population.

Data Set	Source of Variation	Variance Components (%)	Fixation Indices (Fst)/(Fct)
Panama creole cattle and <i>Bos indicus</i>	Among groups	15.89	0.2142
	Among population within groups	3.78	0.1583
Panama creole cattle and <i>Bos taurus</i>	Among groups	2.89	0.1063
	Among population within groups	7.74	0.0289

* $p < 0.01$.

believe that the GUA breed has been struggling under unknown forces that have changed the genotypic frequency of this population (Quiroz-Valiente et al., 2006). Aside from this, there are two loci unbalanced for both populations, which are HEL9 and the HAUT24.

3.2. Bottleneck detection

Results of the three models used with sign test, standardized differences (T2) and Wilcoxon sign-rank tests to characterize bottlenecks in GUA and GY populations are showed in Table 3.

The AIM model in both populations was significant ($p < 0.009$) but we consider that this model overestimates the result because both populations have a positive Fis. For the TPM model only in the Wilcoxon test was significant in the GUA population ($p = 0.029$). With the SMM model only the standardized differences (T2) in GUA population were significant ($p = 0.043$) in GY population, the sign test and standardized differences were significant ($p < 0.0001$). The mode-shift indicator test was also used as a second method to detect potential bottlenecks, as the nonbottleneck populations that were near mutation-drift equilibrium were expected to have a large proportion of alleles with low frequency. A graphical representation utilizing allelic class and proportion of alleles shows a normal L-shaped distribution (data not shown here) in all populations. This distribution confirmed the results that both populations have not experienced a bottleneck recently. The same result was found by Quiroz (2007), with the Mexican creole cattle. The probable cause was attributed by crossbreeding with other populations, raising the migration of new alleles

to the population. As a consequence all the suppositions of the detection are most likely to be discarded.

3.3. Population structure

The variance between the Panama creoles cattle and *B. indicus* groups (GYR, BRH, SIN, GUZ and NEL) in Table 4, accounted for 15.8% of the total variation ($FCT = 0.16$) which was significant ($p < 0.001$). However, 78.5% (data not showed) of the genetic variation was found within populations. Similar results were reported by Quiroz (2007) and McKay et al. (2008) finding a high level of differentiations between creoles and autochthonous populations and *B. indicus* populations. The Fst fixation index confirmed these results ($Fst = 0.21$) as the same studies before mentioned. The Nm observed between GUA and *B. indicus* breeds were less than 1 (0.87), excluding the BRH (1.08). The GY population showed a slightly higher Nm compared with GUA (1.24) but the low values of Nm in both Panamanian groups confirm an important difference between these populations. The variance between Panama creoles cattle and *B. taurus* cattle (FRI, SPA and HER) showed more close relationship than *B. indicus* population. That can be explained because both populations are *B. taurus* and have the same origin (Beja-Pereira et al., 2006). But the differences between them are demonstrated by the result showed in Table 4, and the Fst fixation indices ($Fst = 0.10$) were considered high. Lower results were reported by Quiroz (2007) comparing the Mexican creole cattle population and the most popular *B. taurus* breeds with a variance of 1.13%.

3.4. Genetic distance

The NeighborNet graph using the Panama creole cattle with the zebu and taurine breeds as the taxonomic units was shown in Fig. 1. The NeighborNet graph showed three clusters of population with comparatively long genetic distances. One cluster corresponded to the *B. indicus* group (GYR, BRH, SIN, GUZ and NEL) separated by a long distance (weight = 0.201) from Panama creoles cattle (GY and GUA), the second cluster corresponded to *B. taurus* (FRI, SPA and HER) separated by a shorter distance from the Panama population (weight = 0.075) (Fig. 2).

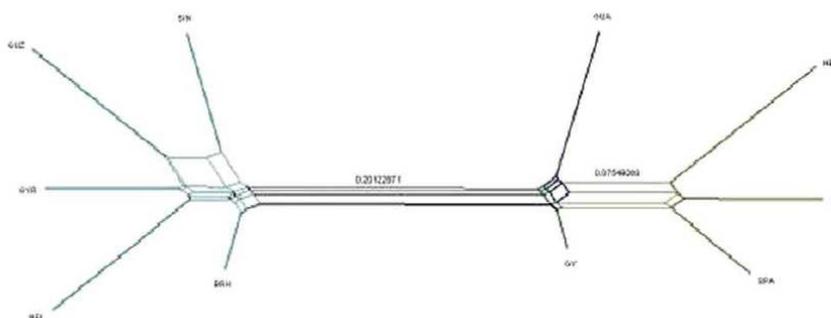


Fig. 2. Presentation of the NeighborNet dendrogram constructed from a distance (Nei et al., 1983) of the Panama creole cattle, the zebu and taurine breeds.

The NeighborNet graph in which each population were treated as a taxonomic unit, gave a very comprehensive view of the relationships between these populations and could also help in explaining the differences between GY and GUA as a population apart. The split graph additionally confirms the results showed in the AMOVA and Fst analyses, strengthening the idea that the Panama GY and GUA creole cattle populations show a clear and important genetic differences. With this first approach about this two recently discovered populations specially the GUA, an important work arises to start a conservation and recuperation program by the government of Panama and the national research institutions, because of the adaptability and the good performance of each one in the region where they are exploited.

4. Conclusions

The Guaymi and Guabala bovine populations show a high grade of polymorphism, with the presence of exclusive alleles between them.

The conclusion from the bottleneck analysis is the absence of any bottleneck in Guaymi and Guabala creole cattle in the recent past.

The AMOVA and NeighborNet analyses show that the Guaymi and Guabala populations present important genetic differences which demand restoring programs of conservation, structure and genetic improvement separate for each breed.

To extend the study further comparison should be conducted with other creoles and autochthonous breeds.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge Roberto Castrellon and Gilberto de la Guardia for supplying the Guabala samples and George Thomas of the Ngöbe-Bugle project for the provision of Guaymi sample in Ngöbe-Bugle region, as well as the valuable advice in translation of the English language by Graciela Cortés Ruiz.

References

- Archivo General de Indias. 1521. Despacho para la ciudad de Panamá [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. Panamá, 233, L.1, F.288V-290R <http://pares.mcu.es/> Data access: August 20 of 2007.
- Archivo General de Indias 1532. Licencia a Diego de Almagro para pasar ganados a Tímbez Archivo General de Indias [Online]. Available by Portal de Archivos Españoles, Sevilla. PANAMA, 234, L.5, F.34R <http://pares.mcu.es/>. Data access: August 20 of 2007.
- Armstrong, E., Postiglioni, A., Martínez, A., Rincon, G., Vega-Pla, J.L., 2006. Microsatellite analysis of a sample of Uruguayan Creole bulls (*Bos taurus*). *Genetics and Molecular Biology* 29, 267–272.
- Arora, R., Bhatia, S., 2004. Genetic structure of Muzzafarnagri sheep based on microsatellite analysis. *Small Ruminant Research* 54, 227–230.
- Barrera, G., Sastre, H., Martínez, R., Ortegón, Y., 2006. Estado Genético De La Raza Criolla Colombiana Casanare VII Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos.
- Beja-Pereira, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Verensi, C., Ferrand, N., Casoli, A., Goyache, F., Royo, L., Conti, S., Lari, M., Martini, A., Ouragh, L., Magid, A., Atash, A., Zsolnai, A., Boscato, P., Triantaphyllidis, C., Ploumi, K., Sineo, L., Mallegni, F., Tarblet, P., Erhard, G., Sampietro, L., Bertranpetit, J., Barbujani, G., Luikart, G., Bertorelle, G., 2006. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 8113–8118 (PNAS 2006).
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, and F. Bonhomme. 2003. Genetix: 4.05 Logiciel sous Windows™ pour la genétique des populations., In U. d. Montpellier, (ed.), 4.05 ed. Laboratoire Genoma Populations, Interactions, Adaptations, Montpellier, France.
- Beteta, M., 1997. Las razas autóctonas españolas y su participación en los bovinos criollos iberoamericanos Simposium sobre Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. ALPA, XV Reunión, Maracaibo, Venezuela, 24–28 de noviembre.
- Botstein, D., White, R.L., Skolnich, M., Davis, R.W., 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Human Genetics* 32, 324–331.
- Bryant, D., Moulton, V., 2004. Neighbor-Net: an agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. *Molecular Biology and Evolution* 21, 255–265.
- Cañón, J., Alexandrino, P., Bessa, I., Carleões, C., Carretero, Y., Dunner, S., Ferran, N., García, D., Jordana, J., Laloe, D., Pereira, A., Sanchez, A., Moazami-Goudarzi, K., 2001. Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. *Genetics Selection Evolution* 33, 311–332.
- Cañón, J., Cortés, O., García, D., García-Atance, M.A., Tupac-Yupanqui, I., Dunner, S., 2007. Distribución de la variabilidad genética en la raza de Lidia. *Archivos de Zootecnia* 56, 391–396.
- Cornuet, J.M., Luikart, G., 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001–2014.
- Cortés, R., 2002. Sociedad y naturaleza antes y después de la conquista y colonización de América Central. *Intercambio*, Intercambio, 1.
- Crawford, A.M., Dodds, K.G., Ede, A.J., Pierson, C.A., Montgomery, G.W., Garmonsway, H.G., Beattie, A.E., Davies, K., Maddox, J.F., Kappes, S.W., et al., 1995. An autosomal genetic linkage map of the sheep genome. *Genetics* 140, 703–724.
- Excoffier, L., Smouse, P.E., Quattiro, J.M., 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131, 479–491.
- Excoffier, L., Laval, J., Schneider, S., 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1, 47–50.
- FAO, 2004. Secondary Guidelines for Development of Natural Farm Animal's Genetic Resources Management Plans: Measurement of Domestic Animal Diversity (MoDAD): Recommended Microsatellite Markers, FAO ed. Roma, Italy.
- Gama, T., Ginja, C., et al., 2009. Diversidade e relações genéticas em populações bovinas da ibero-américa-resultados preliminares. Palmira, Colombia, Universidad Nacional de Colombia, X Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos.
- Guo, S.W., Thompson, E.A., 1992. A Monte Carlo method for combined segregation and linkage analysis. *American Journal of Human Genetics* 51, 1111–1126.
- Jaén, O., 1998. La Población del Istmo de Panamá, 1 ed. Agencia Española de Cooperación Internacional, Panamá.
- Jordana, J., Alexandrino, P., Beja-Pereira, A., Bessa, I., Canon, J., Carretero, Y., Dunner, S., Laloe, D., Moazami-Goudarzi, K., Sanchez, A., Ferrand, N., 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.
- Luikart, G., Allendorf, F.W., Cornuet, J.M., Sherwin, W.B., 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity* 89, 238–247.
- Martín-Burriel, I., Rodellar, C., Lestra, J., Sanz, A., Cons, C., Osta, R., Reta, M., De Arguello, S., Sanz, A., Zaragoza, P., 2007. Genetic diversity and relationship of endangered Spanish cattle breeds. *Journal of Heredity* 98, 687–691.
- Martínez, A.M., Calderón, J., Camacho, E., Rico, C., Vega-Pla, J.L., Delgado, J.V., 2005a. Caracterización Genética De La Raza Bovina Mostrenca Con Microsatélites. *Archivos de Zootecnia* 54, 357–361.
- Martínez, R.D., Fernández, E.N., Bróccoli, A.M., Martínez, A., Delgado, J.V., 2005b. Variabilidad genética en el ganado bovino criollo Argentino de origen Patagónico. *Archivos de Zootecnia* 54, 415–421.
- McKay, S., Schnabel, R., et al., 2008. An assessment of population structure in eight breeds of cattle using a whole genome SNP panel. *BMC Genetics* 9 (1), 37.
- Mujica, F., Tetowolde, A., 1990. Estrategias de mejoramiento animal en los sistemas de producción bovina con énfasis en la utilización del criollo en sistemas de doble propósito. Conferencia Internacional Sistemas y Estrategias de Mejoramiento Bovino en el Trópico. CATIE-RISPAL, San Carlos, Guatemala, pp. 81–96.
- Nei, M., Chesser, R.K., et al., 1983. Estimation of fixation indices and gene diversities. *Annual of Human Genetics* 47 (Pt 3), 253–259.
- Olson, T.A., Lucena, C., et al., 2003. Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in *Bos taurus* cattle. *Journal of Animal Science* 81 (1), 80–90.
- Park, S. 2001. Trypanotolerance in West African Cattle and the population genetic effects of selection. Ph.D Thesis, University of Dublin, Dublin.

Author's personal copy

A.I. Villalobos Cortés et al. / *Livestock Science* 131 (2010) 45–51

51

- Peakall, R., Smouse, P.E., 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288–295.
- Primo, A.T., 1992. El ganado bovino ibérico en las américas: 500 años después. *Archivos de Zootecnia* 41, 421–432 extra.
- Quiroz, V., 2007. Caracterización genética de los bovinos criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba, España pp155.
- Quiroz, V.J., Martínez, M.A., Martínez, R.D., Armstrong, E., Calderón, J., Delgado, J.V., 2004. Relaciones genéticas de la raza Mostrenca con otras razas bovinas IV Congreso Ibérico sobre Recursos Genéticos Animales. Ponte de Lima, Portugal. 15–17 de septiembre del 2004.
- Quiroz-Valiente, J., Martínez, A., Ulloa, R., Vega-Pla, J., 2006. Caracterización Genética de las Poblaciones Bovinas Criollas de México VII Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos.
- Raymond, M., Rousset, F., 1995. (GENEPOP) (version 3.1d): population genetics software for extract test and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86, 248–249.
- Rodero, A., Delgado, J.V., Rodero, E., 1992. Primitive Andalusian livestock and their implications in the discovery of America. *Archivos de Zootecnia* 41, 383–400 extra.
- Tewolde, A., 1997. Los Criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina Simposium sobre Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. ALPA, XV Reunión, Maracaibo, Venezuela, 24–28 de noviembre.
- Toro, M.A., Barragan, C., Ovilo, C., 2003. Estimation of genetic variability of the founder population in a conservation scheme using microsatellites. *Animal Genetics* 34, 226–228.
- Ulloa-Arvizu, R., Gayosso-Vazquez, A., Ramos-Kuri, M., Estrada, F.J., Montañón, M., Alonso, R.A., 2008. Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 125, 351–359.
- Villalobos, A., 2009. Historia de los bovinos en Panamá y su relación con las poblaciones bovinas de Iberoamérica. *Archivos de Zootecnia* 58, 121–129.
- Weir, B.S., 1996. *Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data*. Sinauer Assoc., Inc; Sunderland, MA, USA: 1996.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358–1370.
- Wright, S., 1965. The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19, 395–420.