



UNIVERSIDAD
POLITECNICA
DE VALENCIA



MASTER INTERUNIVERSITARIO EN MEJORA GENÉTICA
ANIMAL Y BIOTECNOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN

Evaluación de la variabilidad genética mediante el número efectivo en Braford Argentino

Tesis de Master
Valencia, Septiembre 2013
MACOR, Laura

Director:
Cantet, Rodolfo Juan Carlos

AGRADECIMIENTOS

Al culminar esta tesis me encuentro reflexionando sobre los caminos que me llevaron a optar por éste título. Es imposible separar de esos caminos a las personas que me guiaron a él, y acompañaron de una forma u otra durante el recorrido. A ellos, les agradezco y dedico esta tesis hecha con mucho amor, y no menor esfuerzo:

A mis padres que me apoyaron en todas las decisiones de mi vida, y me formaron en la fortaleza, la libertad y el convencimiento de que soy la única responsable de mis acciones. Se agradecen con el alma los mates y abrazos de mamá, y el café con leche de papá a las seis de la mañana.

Al Doctor Rodolfo Cantet, por haber aceptado dirigir esta tesis que de otra manera no hubiese podido realizar. Así como su cálido recibimiento, orientación e invaluable aporte en mi formación. A Agustín Blasco Mateu, por haberme acercado amablemente a la genética cuantitativa, hoy una de mis pasiones, y por su recomendación de optar por el título de maestría. Y junto a él a los profesores Manolo Bancelga y María Antonia Santacreu por la dedicación para con sus alumnos, el compromiso con nuestro aprendizaje, y esas horas de clases que tanto disfruté. A la Fundación Carolina y el IAMZ que permitieron mi primer año de estudios, a sus representantes en mi “bandeja de entrada”: Marta Zabia y Armando Ocon. A Sebastián Munilla y Ana Birchmeier, por su colaboración en éste trabajo. A la Asociación Bradford Argentina por ceder desinteresadamente la información que permitió desarrollar esta tesis. A mis compañeros de maestría por los momentos compartidos, las enseñanzas de vida que cada uno, de una manera u otra, dejó en mi camino. A la querida Águeda por toda la paciencia y su maravillosa capacidad para generar soluciones.

A Vanesa Mainardi, por ser ese terremoto de alegría. Amistad a primera vista, dicen... Gracias haberme apoyado y ayudado incondicionalmente estas últimas semanas, ayuda que incluyó ordenar mi casa, cuando ya no era habitable. A Cecilia Baeza, Cristian Desposito y Martín Marcos por haber estado siempre disponibles a hacer “psicología científica”. A Adriana Ravagnani y Laura Reboyras, guardianas del alma.

A Oscar Bocco, por su incondicional apoyo y acertada guía durante éstos últimos meses. A Gloria Monterubianessi por su dedicación durante mis años de formación en la Unidad Integrada Balcarce, sus enseñanzas se ven reflejadas en esta tesis y lo harán en la próxima. A Carlos Peñafort por sus recomendaciones y palabras de aliento.

A la gran Magui López que me recibió amablemente en su hogar en cada una de mis estadías en Buenos Aires, me repitió tantas veces como fuera necesario el número de los colectivos. Gracias por tu amistad querida, gracias por ser mi conciencia por escrito. A Carito, Izas, Noelia, Estelle y Sophie que me recibieron en sus hogares cuando estaba lejos de casa. A Sarita quien fue como una madre para mí, durante la estadía en Valencia.

A Eliana, mi gran amiga Venezolana por todo lo vivido; por esas cañas estudiando las matrices del modelo animal, por los viajes, la playa y tanta, tanta risa. A Luis, mi compañero de oficina virtual estos meses de trabajo. A Flavia, por nuestra convivencia en Barcelona, las caminatas nocturnas con el mapita a Cerdanyola del Valles, las sopas, el musaka y el vino blanco del consuelo. A Neila y Meriem, por mostrarme un lado de la amistad que no conocía. A Marita, Ana, Nancy y Nora M., Ceci, Ayelen, Edit, Nora, Fernando, Jesica, Cristian, Laureano, Pedro, William, Carlos, Francisco y Gabi: amigos que de una forma u otra estuvieron a mi lado en esta etapa.

A la Luli, que ya no está conmigo, por haberme acompañado con paciencia sentada a mi lado mientras trabajaba. A Meme y Coquita por hacer más amena su ausencia.

Por último, y en principio, agradezco al maravilloso entretrejo de sincronías y amor que es el universo, a ese TODO del que somos parte. Gracias.

INDICE

| | Pág. |
|---|------|
| RESUMEN | 1 |
| SUMMARY | 2 |
| Índice de Tablas, Figuras y Gráficos | 3 |
| I. INTRODUCCIÓN | 4 |
| II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | 7 |
| A. Situación de la ganadería en Argentina | 7 |
| B. Variabilidad genética. | 9 |
| C. Número efectivo de la población. | 11 |
| D. Estimación del número efectivo en diferentes poblaciones bovinas. | 16 |
| III. MATERIALES Y MÉTODOS | 17 |
| A. Descripción de los datos | 17 |
| B. Análisis del pedigrí | 17 |
| C. Consanguinidad y parentesco promedios | 18 |
| D. Representación de fundadores en la raza. | 18 |
| E. Estimación del número efectivo | 19 |
| IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 22 |
| A. Análisis del pedigrí | 22 |
| B. Consanguinidad y parentesco promedios | 25 |
| C. Contribución de los fundadores a la población. | 25 |
| D. Estimación del número efectivo. | 28 |
| 1. Estimación mediante el incremento de la consanguinidad | 28 |
| 2. Estimación considerando poblaciones subdivididas | 29 |
| a. Incidencia del tamaño de las subpoblaciones (N) sobre el N_e. | 34 |
| b. Incidencia de la varianza de la aptitud reproductiva sobre el N_e | 36 |
| V. Conclusiones | 37 |
| VI. Bibliografía | 38 |

RESUMEN

La raza Braford está adaptada a regiones subtropicales argentinas donde el alto nivel de humedad y temperatura, las fuertes restricciones nutricionales y la presencia de endo y ectoparásitos son factores fuertemente restrictivos a la producción animal. La presencia siempre creciente del programa de evaluación genética y el alto uso de la inseminación artificial y la transferencia embrionaria han permitido, respectivamente, la identificación y la difusión de reproductores considerados superiores. En estas condiciones es imprescindible evaluar el estado actual de la variabilidad genética en la raza. El objetivo de esta tesis es estimar la variabilidad genética de la población Braford Argentina, a través del tamaño o número efectivo de la población (N_e) y de otros indicadores relacionados. Para ello se utilizaron los datos genealógicos de 107436 animales nacidos entre 1989 y 2012 correspondientes a 122 criadores. Se analizó la información genealógica, se estimaron los coeficientes de consanguinidad y se analizó el origen de los individuos en la población. El N_e se calculó en primer lugar, utilizando el cambio en la tasa de consanguinidad según diferentes generaciones. El otro enfoque usado para estimar N_e fue el de poblaciones subdivididas, considerando la estructura demográfica, la varianza de la aptitud reproductiva, la varianza de las contribuciones gaméticas y la intensidad de apareamiento no aleatorio. El muy pobre nivel de identificación de las paternidades se tradujo en un valor insignificante de consanguinidad ($F = 0.04$), sugiriendo una fuerte sobreestimación del N_e con este enfoque, que produjo valores de N_e entre 222.32 a 5558.90. El origen de los individuos se caracterizó por un desbalance en el número de animales que contribuyeron equitativamente al material genético de la población: el número efectivo de fundadores fue de 849, considerablemente menor al número real de fundadores (48648), y el número efectivo de ancestros fue igual a 283. El número efectivo de rodeos se estimó en 1.1, consistente con la fuerte presencia de toros de origen australiano. Para caracterizar este proceso se analizó el origen de los padres de toros más representativos en la población desde 1986 y se observó que el 77% era de origen australiano y el resto eran hijos argentinos de aquellos. Empleando el enfoque que considera poblaciones sub-divididas, el N_e fue calculado entre 119.6 y 129.6 individuos. El empleo de parámetros que afectan directamente el N_e como la varianza en la aptitud reproductiva, la presencia de apareamientos entre las subpoblaciones consideradas en el análisis – incluso a nivel de cabañas consideradas estructuralmente como el núcleo de la población – y el origen común del material genético de los padres de toros más representativos en la raza, permitieron explicar esta diferencia. Los valores de N_e obtenidos en esta tesis se encuentran dentro del rango considerado consistente como para permitir una respuesta a la selección razonable.

SUMMARY

The Braford breed of beef cattle performs reasonably well in the subtropics of Argentina, where the high levels of temperature and humidity, the severity of nutritional restrictions and the presence of internal and external parasites pose strong restrictions to animal production. The ever growing presence of genetic evaluation and the use of artificial insemination and embryo transfer have allowed the identification and dissemination, respectively, of genetically superior bulls and cows for selection purposes. Therefore, it seems that it is essential to evaluate the current levels of genetic variability present in Argentine Braford. The goal of this thesis was to estimate the effective population size or number (N_e), as well as of related indicators of variability. Genealogic records of 107436 animals born between 1989 and 2012, belonging to 122 breeding herds were used in the endeavor. Records were used to calculate inbreeding coefficients and to detect the origin (Argentina or Australia) of all animals. The first approach used to estimate N_e was the change in inbreeding rate from consecutive generations. The other approach took into account that the population bred in sub-populations (herds), and considered the demographic structure as well as the variance of reproductive fitness, the variance of gametic contributions among sub-populations and the intensity of non-random matings in the population. The very low level of identified paternities and maternities translated into an insignificant value of inbreeding ($F = 0.04$), which suggests a strong overestimation of genetic variability from the values of N_e estimated (222.32 to 5558.90). Individual origin displayed an imbalance in the number of animals contributing equally to the genetic background of the population: the effective number of founders was equal to 849, a level considerably smaller to the real number of founders (48648), and the effective number of ancestors was equal to 283. The effective number of herds was estimated to be 1.1, which is consistent with the strong presence of Australian bulls while creating the breed. To further characterize this process, the origin of the sires of bulls was evaluated from 1986 to 2005, and it was observed that 77% of those males were from Australian origin and the rest were Argentine sons of the former bulls. Using the sub-divided population approach produced estimates of N_e between 119.6 and 129.6 individuals. The difference in values was explained by the factors affecting N_e under this approach: the variance in reproductive fitness, the presence of matings from individuals in different herds – especially in nucleus herds – and the common origin of the genetic background related to the most popular sires of bulls. The values of N_e estimated in the current thesis are within the range that is considered appropriate for obtaining a reasonable selection response.

INDICE DE TABLAS, FIGURAS Y GRAFICOS

Tablas

| | Pág. |
|---|------|
| Tabla 4.1 Coeficientes de integridad de pedigrí calculados por generación. | 23 |
| Tabla 4.2 Análisis de indicadores de origen de individuos. | 26 |
| Tabla 4.3 Origen de los individuos machos usados como reproductores desde 1986 a 2003, que presentaron mayor número de hijos machos reproductivos. | 27 |
| Tabla 4.4 Estimación del número efectivo de padres de toros (M_e) | 28 |
| Tabla 4.5 Número efectivo de la población estimado por incremento de la consanguinidad. | 29 |
| Tabla 4.6 Estimación de los parámetros del modelo Poisson Bivariado para las diferencias en las contribuciones gaméticas. | 32 |
| Tabla 4.7 Estimación de las varianzas y covarianzas de las contribuciones gaméticas para la población Bradford Argentina. | 32 |
| Tabla 4.8 Resultados del análisis de regresión sobre la aptitud reproductiva (w) | 36 |

Figuras

| | Pág. |
|---|------|
| Figura 2.1 Regiones ganaderas Argentinas: Pampeana (PP), Patagonia (PT), Noroeste Argentino (NOA), Noreste Argentino (NEA) y Semiárida Central (SC). | 8 |
| Figura 2.2 Faena bovina en Argentina en cabezas y toneladas por año (Observatorio Ganadero, 2012). | 8 |
| Figura 2.3. Participación del stock de vientres en las distintas regiones ganaderas en los años 2003 y 2010 en Argentina. | 9 |

Gráficos

| | Pág. |
|---|------|
| Gráfico 4.1 Nivel de integridad del pedigrí | 24 |
| Gráfico 4.2 Valores de Aptitud (w) en las diferentes subpoblaciones. | 31 |
| Gráfico 4.3 Relación entre el tamaño promedio de las subpoblaciones (N) el número efectivo de la población (N_e), estimado a través de las fórmulas Whitlock y Barton (1997) y Wang y Caballero (1999), respectivamente. | 35 |

I. INTRODUCCIÓN

El avance de los cultivos agrícolas de alta rentabilidad (particularmente la soja) ha hecho en la Argentina que la superficie y el stock ganaderos se hayan reducido sustancialmente un 18% en comparación con los valores registrados en 2006. Esto produjo cambios a nivel de la geografía productiva del país, en particular una relocalización de la actividad ganadera de carne hacia zonas consideradas “marginales”, no aptas para la agricultura (Rearte, 2011). En estas zonas subtropicales, el uso de las razas compuestas permitió optimizar la producción sobre la base de retener una alta fracción de la heterosis y la posibilidad de utilizar estos animales sin las complicaciones de manejo que trae el cruzamiento en el vacuno de carne. Un ejemplo de raza compuesta es Braford, existiendo desde hace más de 50 años en el país. Junto a Brangus son las razas base de la expansión ganadera a regiones de condiciones climáticas o territoriales rigurosas y manteniendo niveles de producción altos con muy buena calidad de carne. La Asociación Argentina de Braford (ABA) nuclea a los productores de la raza para promoverla y difundirla, establece los planes de crianza y coordina el programa de evaluación genética con el apoyo técnico del grupo de Mejoramiento Genético Animal de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

Un elemento esencial para generar respuesta a la selección, empleado por una entidad de mejoramiento genético animal como la ABA, es la variabilidad genética de la raza. El conocimiento de la diversidad genética de una población y de los factores que la afectan permite evaluar el efecto de las acciones realizadas, continuar con el programa de selección en uso o tomar acciones correctivas (McManus et al., 2011). La estimación cada vez más precisa del mérito genético individual en conjunto con los avances en la biotecnología reproductiva, han generado un rápido progreso genético en las especies domésticas. Sin embargo, la selección conlleva el impacto de unos pocos padres o familias selectas, hecho que genera cambios en la estructura familiar de las poblaciones e introduce deriva génica y endogamia (Maignel et al., 1996; de Rochambeau, 2000; Hill, 2000; Weigel, 2001; McManus, 2011). El efecto conjunto de la deriva y la selección aumenta el riesgo de pérdida de alelos, no solo para la variabilidad genética relacionada con los caracteres seleccionados, así se produce consanguinidad y reducción de esa variabilidad (de Rochambeau, 2000). Un modo teóricamente justificable, económico y sumamente factible de estudiar dicha variabilidad es a través de la genealogía, utilizando los coeficientes parentesco y consanguinidad (F). La información provista por la

genealogía permite evaluar la variabilidad genética de una población o raza en el tiempo (Maignel et al., 1996; de Rochambeau, 2000; Gutierrez et al., 2003). El nivel de consanguinidad es el método más frecuentemente usado, dado que el aumento en la endogamia está relacionado con una disminución en la heterosis (Maignel et al., 1996). La relación entre el aumento en el coeficiente F y el descenso consecuente de la heterocigosis es mayor en la medida que el tamaño de la población es menor (de Rochambeau, 2000). Wright (1931) estableció como el “número efectivo de la población” (N_e) al número de individuos que se reproducen como un número similar de animales en la población ideal (es decir, parejas no emparentadas dentro y entre ellas).

En circunstancias donde la genealogía es pobre, una buena alternativa para estimar la variabilidad es mediante el número efectivo (N_e) de la población (Caballero y Toro, 2000) empleando parámetros demográficos que pueden estimarse con alta precisión. El N_e se asocia inversamente con la pérdida de la diversidad genética dentro y entre poblaciones y en muchas especies es afectado por el grado de subdivisión (Chesser, 1993; Nunney, 1999) en unidades de crianza zonales, sean naturales (animales salvajes) o artificiales (animales domésticos). En estas últimas poblaciones, la magnitud del N_e afecta la respuesta a la selección y su variabilidad (Goddard y Smith, 1990; Caballero, 1994). El N_e está inversamente relacionado con el coeficiente F y puede estimarse a través de él. En poblaciones bovinas este procedimiento está limitado por la presencia de generaciones solapadas y por el hecho que el valor de F calculado es muy sensible al nivel de integridad y a los errores en el pedigrí. Esta última situación es altamente frecuente en razas compuestas donde una proporción importante de los servicios se realiza de manera natural y colectiva (“multiple sire matings”, Maignel et al., 1996). Por ello se han desarrollado diferentes modelos de estimación del N_e que consideran los fenómenos que influyen la evolución de la variabilidad genética de la población bajo estudio. Entre ellos pueden citarse el número de fundadores, la intensidad de selección, los “cuellos de botella” (generados por el flujo de genes dentro de la población), la deriva genética, la consanguinidad y la subdivisión de la población (Caballero y Toro, 2000, 2002). Un enfoque alternativo para calcular N_e cuando existe poca información del pedigrí es el análisis de la “demografía reproductiva” de la población (Ollivier y James, 2004), particularmente porque la estimación depende de parámetros que son estimados con aceptable precisión en razas compuestas, como demostraron Ron Garrido et al. (2008), en Brangus argentino. El objetivo de la presente tesis es evaluar la variabilidad genética de la raza Braford en Argentina, mediante el N_e calculado con información demográfica reproductiva. Previamente, se evaluará el nivel de integridad del pedigrí para verificar la imprecisión en el cálculo de la variabilidad medida por el cálculo de F .

La tesis está conformada por cuatro capítulos. En el primero de ellos se realiza la Revisión Bibliográfica y se esbozan las causas que motivaron el desarrollo del mismo, el marco teórico y los antecedentes. Luego se describen los Materiales y Métodos, detallando las características de la base de datos empleada, los indicadores calculados y la metodología que se usó para estimar los parámetros. Posteriormente se presentan los Resultados y Discusión. Finalmente, se describen las Conclusiones sobre la variabilidad genética de la raza Braford en Argentina que se obtuvieron en la presente tesis.

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

A. Situación de la ganadería en Argentina

La producción de carne bovina en la República Argentina desde 1888 a 1978 creció a un ritmo de 400.000 cabezas anuales. Las existencias bovinas se encuentran distribuidas irregularmente en cinco regiones productivas: Pampeana (PP), Patagonia (PT), Noroeste Argentino (NOA), Noreste Argentino (NEA) y Semiárida Central (SC) (Figura 2.1). El valor máximo de cabezas registradas ocurrió en 1977; posteriormente la evolución del stock nacional fue oscilatoria y se mantuvo relativamente estancada (Observatorio Ganadero, 2012, Figura 2.2). Una de las principales causas es el desplazamiento de la actividad de cría bovina hacia zonas extra pampeanas, o a zonas menos favorables dentro de la región pampeana, o hacia ambientes menos productivos dentro de los mismos establecimientos (Observatorio Ganadero, 2012). La disminución del stock ganadero registrado en los últimos cinco años generó un aumento de precios que estimuló la actividad y se observó una alta tasa de retención de hembras. Estas medidas, junto a la intensificación de la actividad, favorecieron el desarrollo y el potencial de crecimiento productivo (Rearte, 2011). El aumento de la producción de carne puede realizarse a partir de un mayor número de terneros producidos por vaca, mayor cantidad de carne producida por animal faenado y reduciendo la mortalidad (Observatorio Ganadero, 2012). El desplazamiento de la actividad a ambientes menos productivos puede ser un desafío, dado que el potencial de crecimiento de la actividad está condicionado por las características productivas de cada región geográfica (Rearte, 2011). En los últimos años los márgenes brutos agrícolas han superado ampliamente a los ganaderos y la superficie productiva ganadera se redujo en más de 15 millones de hectáreas (Rearte, 2011). En la figura 2.3 se muestra la participación del stock de vientres entre los años 2000 y 2010 para las diferentes regiones. Entre esos años se observó una disminución del stock del 3.1% y del 1.05 % en las regiones Pampeana y Semiárida Central respectivamente, registrándose aumentos del 1.5% y el 3.7% para las regiones del Noreste y Noroeste Argentino.

Figura 2.1 Regiones ganaderas Argentinas: Pampeana (PP), Patagonia (PT), Noroeste Argentino (NOA), Noreste Argentino (NEA) y Semiárida Central (SC), (Adaptada de Rearte, 2003 y Observatorio Ganadero, 2012).

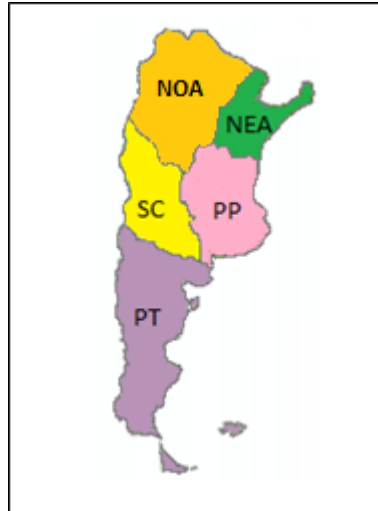
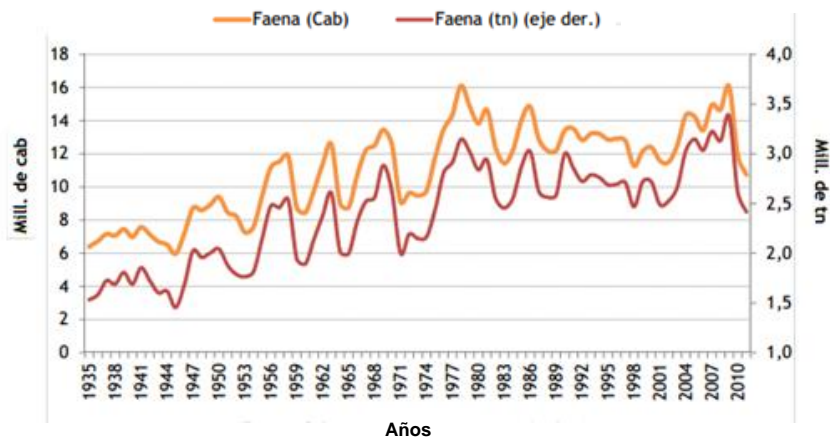


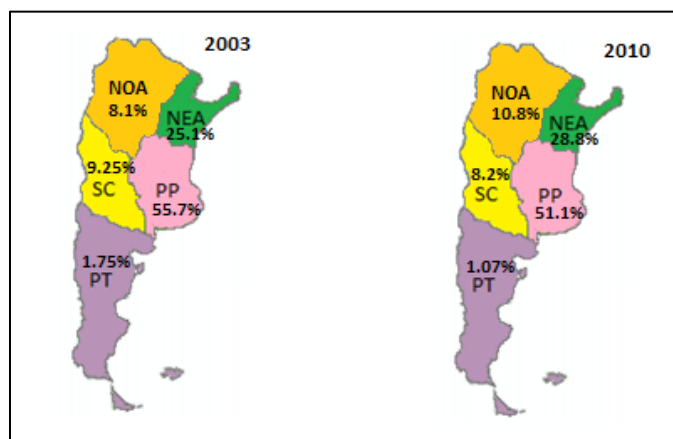
Figura 2.2. Faena bovina en Argentina en cabezas y toneladas por año (Observatorio Ganadero, 2012).



En Argentina, las razas británicas Angus y Hereford tradicionalmente usadas en la zona pampeana, no se adaptan bien a los ambientes extra-pampeanos subtropicales que se caracterizan por elevadas temperaturas y humedad relativa, pasturas de baja calidad, presencia de sequías

durante el invierno y alta incidencia de parásitos externos. En dichas condiciones, el uso de razas compuestas por británicas e índicas o cebuinas, es una alternativa que permite mantener los índices productivos. Además de adaptación, las razas compuestas muestran razonablemente buenas características carniceras, longevidad y fertilidad. Las razas compuestas más difundidas en el país son Brangus y Braford, y su introducción en las regiones del NOA y NEA se ha asociado con una mejora en la eficiencia productiva. De los 50 millones de existencias bovinas registradas en Argentina en 2012, se puede estimar que entre el 10 al 20% corresponde a la raza Braford o a sus derivados y presenta las mayores existencias en la zona del NOA. Desde el año 2006, la Asociación Argentina de Braford (ABA) junto al equipo de Mejoramiento Genético Animal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires producen el programa de evaluación genética para calcular las predicciones del valor de cría de caracteres de crecimiento. Este trabajo permitió identificar animales de mérito genético superior. Es sabido que, junto con el empleo de la inseminación artificial y la transferencia embrionaria, estas técnicas propician el uso masivo de algunos reproductores por sobre otros.

Figura 2.3. Participación del stock de vientres en las distintas regiones ganaderas en los años 2003 y 2010 en Argentina (Adaptada de Observatorio Ganadero, 2012).



B. Variabilidad genética.

La selección de un número restringido de reproductores genera un desequilibrio en las contribuciones gaméticas a las siguientes generaciones y una disminución de la variabilidad

genética de la población (Caballero y Toro, 2000). La pérdida de la diversidad genética conlleva una depresión consanguínea en las variables asociadas con la aptitud reproductiva y a una mayor fluctuación de la respuesta a la selección (Falconer y Mackay, 2001). La disponibilidad de variación genética suficiente permite satisfacer las necesidades de producción en diversos entornos, la adaptación rápida a cambios en los objetivos de selección de un programa de mejoramiento y una respuesta a la selección sostenida en el tiempo (Notter, 1999; Reist-Marti et al., 2003). El monitoreo de la evolución de la variabilidad genética es fundamental dado que permite conocer su estado y de ser necesario, tomar medidas correctivas sobre los planes de mejora y sistemas de apareamiento.

El teorema de Hardy-Weinberg señala que en una población de tamaño infinito, las frecuencias génicas y genotípicas permanecen constantes. En ésta situación ideal se asume apareamiento aleatorio, un número constante de individuos reproductivos, la ausencia de generaciones superpuestas, mutación, deriva génica y selección (Fisher, 1930; Wright, 1931). El muestreo de gametas y su unión, son producto del azar y todos los individuos reproductivos tienen la misma posibilidad de dejar descendencia (Caballero, 1994). Las poblaciones naturales no cumplen con estos supuestos y no todos los individuos tienen la misma probabilidad de dejar descendencia. En estas condiciones, las frecuencias génicas y genotípicas fluctúan al azar de generación en generación como resultado del muestreo de gametas. Estos cambios erráticos se denominan proceso dispersivo o deriva génica (Caballero, 1994). Tanto la selección, como la endogamia y la deriva a la que están sujetas las poblaciones no ideales, contribuyen a la disminución de la variabilidad genética (Hill, 2000). La elección de un número restringido de reproductores contribuye al proceso dispersivo. La consecuencia final de la deriva génica en ausencia de la migración, mutación y selección es la pérdida de variabilidad y la fijación alélica. Sus efectos dependerán del tamaño de la población y de su estructura (Broom y Voelk, 2012) y serán aún más marcados si el tamaño poblacional es pequeño y si existen subdivisiones físicas en la población.

Si la estructura reproductiva real no tolera los supuestos de las poblaciones ideales, el proceso dispersivo puede evaluarse como en un esquema de muestreo (en términos de varianza de las frecuencias génicas), o como un proceso de endogamia (a través de la tasa de consanguinidad) (Falconer y Mackay, 2001). Bajo las condiciones de una población ideal, el muestreo gamético es distribuido en forma binomial y la varianza del cambio en la frecuencia génica es igual a $\sigma_{\Delta q}^2 = \frac{q(1-q)}{2N}$, donde q es la frecuencia alélica de un gen en la población ideal y N el número de individuos reproductivos. El coeficiente de consanguinidad en una generación t (2.1), es la probabilidad de que la unión de dos gametas genere una cigota con dos copias de un gen, idénticas por descendencia, o probabilidad que dos genes descendan de un mismo gen ancestral.

$$F_t = \frac{1}{2N} + \frac{q(1-q)}{2N} \quad 2.1$$

El primer término denota identidad por descendencia de copias de un gen para un individuo en la generación $t-1$ y el segundo en una generación previa (Caballero, 1994). Bajo condiciones ideales la tasa de cambio en la consanguinidad, ΔF , puede calcularse como se muestra en 2.2, donde F representa el efecto acumulado de la deriva genética.

$$\Delta F = \frac{1}{2N} \quad 2.2$$

En poblaciones reales no se cumplen los supuestos y el número de individuos reproductivos (N) no permite describir apropiadamente los efectos de la deriva génica y la consanguinidad (Caballero, 1994; Falconer y Mackay, 2001). Con el objetivo de describir esos efectos en poblaciones reales, Wright (1931) introdujo el concepto de "número (o tamaño o censo) efectivo de la población" (N_e), que reemplaza a N en esas situaciones (Falconer y Mackay, 2001).

C. Número efectivo de la población.

El N_e hace referencia al número de individuos de la población real, que producen una varianza del cambio en la frecuencia génica – o del grado de endogamia – igual a la observada en un número similar de individuos en la población ideal (Caballero, 1994; Falconer y Mackay, 2001). Si se conoce el N_e de una población, sin importar su estructura reproductiva, la tasa de consanguinidad puede calcularse como

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e} \quad 2.3$$

De la misma manera el N_e puede estimarse a partir de la tasa de aumento de la consanguinidad entre dos generaciones discretas, calculada a partir de una genealogía:

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F} \quad 2.4$$

La disminución de la heterocigosidad entre dos generaciones puede estimarse como se muestra en 2.5, donde F_t es el coeficiente de consanguinidad en la generación t -ésima (Wright, 1931). Así ΔF

puede ser predicho por el coeficiente de regresión de la consanguinidad entre generaciones sucesivas ($F_t - F_{t-1} = b$), asumiendo que $1 - F_{t-1} \sim 1$ (Maignel et al., 1996).

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}} \quad 2.5$$

En una población ideal el aumento de la consanguinidad es constante. En poblaciones reales existen generaciones superpuestas, el número de reproductores machos y hembras suele ser diferente, el apareamiento no es aleatorio y en la mayoría de los casos, es difícil – sino imposible – el establecer generaciones discretas. Además, la estimación de la tasa de consanguinidad requiere información detallada de las relaciones ancestrales de varias generaciones. Su estimación y en consecuencia la de N_e , es muy sensible a la calidad de la información de pedigrí. Cuando dicha información es inexistente o incompleta se subestima la tasa de depresión endogámica y el N_e se sobrestima, particularmente si en el cálculo se considera un período de tiempo extenso (de Rochambeau et al., 2000; Casell et al., 2003). Esta situación es frecuente en los registros genealógicos de razas compuestas como Braford, en la que una proporción importante de los servicios son naturales y colectivos (“multiple sire matings”, Maignel et al., 1996). La ecuación 2.3 sólo es aplicable a poblaciones pequeñas con poca profundidad del pedigrí y su utilización en casos más complejos conduce a sobrestimar N_e (Gutiérrez et al., 2008). Cuando la información de la genealogía o frecuencias genotípicas – en el caso de calcularse el N_e a través de la varianza de la deriva génica – no están disponibles o son incompletas, el número efectivo puede ser estimado mediante parámetros demográficos asociados a la distribución del tamaño de familia (Caballero, 1994).

Reproductivamente los vacunos se comportan como una población que se aparea en unidades de cría o rodeos y las hembras pueden tener escasas posibilidades de ser servidas por toros de otros rodeos. Se han desarrollado diferentes modelos de estimación del N_e para poblaciones subdivididas y se ha demostrado que cuando son de tamaño grande, los resultados son convergentes en el largo plazo (Whitlock y Barton, 1997). Las diferencias entre los modelos de estimación están dadas por los parámetros poblacionales utilizados en el cálculo (Whitlock y Barton, 1997; Broom y Voelk, 2012). La subdivisión poblacional es un factor que prevalece en la mayoría de las poblaciones salvajes o domésticas, por lo que su efecto sobre el N_e ha sido ampliamente estudiado. Los modelos que consideran parámetros referidos a la estructura poblacional son independientes de la calidad de la información del pedigrí.

Se define una metapoblación como un grupo de subpoblaciones que presentan un flujo de genes entre ellas. Dentro de la metapoblación la diversidad genética está dada por dos componentes: la

diversidad “entre” y “dentro” de las subpoblaciones (Toro y Caballero, 2005). La subdivisión conduce generalmente a una reducción del tamaño de la población y a un aumento de la velocidad a la que se pierde variabilidad por deriva génica, con la consecuente disminución en N_e (Amos y Harwood, 1998). Muchas de las estimaciones desarrolladas en base a la subdivisión poblacional asumen, implícita o explícitamente, que las distintas subpoblaciones realizan contribuciones igualitarias a la siguiente generación y además que su tamaño es constante a lo largo de las generaciones. Este supuesto simplifica la estimación pero no representa adecuadamente lo que sucede, tanto en poblaciones naturales como en animales domésticos (Wang y Caballero, 1999).

La principal desviación de las poblaciones subdivididas con respecto a una población ideal es el apareamiento no aleatorio. El apareamiento de individuos dentro de una subpoblación es más probable que entre subpoblaciones, e indefectiblemente genera una diferencia en la frecuencia génica entre las subpoblaciones, que se refleja en la heterocigocidad observada en ellas (Amos y Harwood, 1998; Wang y Caballero, 1999). Si las contribuciones de los individuos dentro de las poblaciones son aleatorias y aportan igualitariamente a la siguiente generación, la subdivisión aumentará el N_e . Sin embargo, si existe alguna variación de las contribuciones entre las poblaciones, el N_e será menor (Toro y Caballero, 2005). En las poblaciones bovinas para carne, las subpoblaciones – representadas por las cabañas, o planteles – no contribuyen de manera homogénea a la siguiente generación y la varianza de las contribuciones gaméticas aumenta (Bouquet et al., 2011). Dicha variabilidad puede persistir en el tiempo en una subpoblación, de este modo los alelos encontrados en rodeos individuales con mayor éxito reproductivo aumentarán su frecuencia y el éxito reproductivo de los mismos estará correlacionado a través de las generaciones. A largo plazo la deriva génica será mayor a lo esperado, mientras que N_e será menor, dependiendo de la correlación entre los sucesos reproductivos y la migración a través de las generaciones (Whitlock y Barton, 1997).

Ciertos modelos de estimación del N_e para poblaciones subdivididas incluyen parámetros como el grado de migración y la varianza de la distancia de dispersión. En numerosas ocasiones la estructura poblacional real no es captada por este tipo de modelos y ambos parámetros son difíciles de estimar en la práctica (Wang y Caballero, 1999). Wright (1969) desarrolló una serie de valores conocidos como estadísticos F (F_{ST} , F_{IS} , F_{IT}), que permiten describir la arquitectura genética de una población, sin necesidad de estimar parámetros que incluyan información geográfica. Los mismos pueden utilizarse para estimar N_e cuando parámetros más complejos no puedan ser calculados. El estadístico F_{ST} , estima la probabilidad que dos genes de una población tomados al azar sean idénticos por descendencia: representa la coancestría promedio de la población. La probabilidad de

que dos genes homólogos en un individuo sean idénticos por descendencia, es estimada por F_{IS} . Finalmente, el estadístico F_{IT} indica la probabilidad de identidad global para dos genes homólogos en un individuo, se calcula en base a los otros dos y es una medida de la disminución absoluta de heterocigosidad en la población. Por su parte F_{IS} indica la disminución de la heterocigosidad causada por el apareamiento no aleatorio, mientras que F_{ST} está relacionado con la heterocigosidad asociada al tamaño finito de la población (Caballero, 1994)

Los efectos de la subdivisión sobre N_e son complejos, se pueden identificar varios factores que lo afectan: el tamaño de la población, el grado de diferenciación genética, y la varianza en el éxito reproductivo entre y dentro de las subpoblaciones. Whitlock y Barton (1997) derivaron el N_e en el largo plazo para un modelo general de poblaciones subdivididas. Inicialmente consideraron que el aumento en la reproducción era seguido de migración y que las generaciones se superponían. Bajo el supuesto de equilibrio demográfico, el N_e puede obtenerse combinando la información de la contribución final de cada rodeo o “cabaña” (subpoblaciones) a la futura conformación genética de la población y el estadístico F_{ST} de Wright, de modo tal que:

$$N_e = \frac{n \tilde{N}}{\sum_i \frac{N_i w_i^2 (1 - F_{ST,i})}{n \tilde{N}} + 2 \sum_i \sum_j \frac{w_i w_j N_i N_j \rho_{ij}}{n \tilde{N}}} \quad 2.6$$

En esta fórmula N representa el número total de individuos, \tilde{N} es el promedio de las subpoblaciones, n el número de subpoblaciones, w_i la aptitud de la subpoblación i y ρ_{ij} es el F_{ST} de Wright en la subpoblación i . La aptitud de la subpoblación i (w_i) se calcula mediante la fórmula 2.7, donde N'_i representa el número de individuos la subpoblación i , y N_i el número de individuos reproductivos de la misma.

$$w_i = \frac{N'_i}{N_i} \quad 2.7$$

La estimación 2.6 asume equilibrio demográfico y

$$\sum_i w_i N_i = \sum_i N_i \quad 2.8$$

Bajo estos conceptos, puede derivarse N_e para otros casos, por ejemplo en aquellos que existan contribuciones diferentes de cada subpoblación a la generación siguiente y el tamaño de cada subpoblación sea constante. Asumiendo que la aptitud reproductiva no está correlacionada con F_{ST} ,

$F_{ST,ij} = -\frac{F_{ST}}{(n-1)}$ para $i \neq j$, donde $F_{ST} = \frac{1}{n} - \sum_i F_{ST,ij}$ (Whitlock y Barton, 1997). De esta

manera N_e será igual a

$$N_e = \frac{n N}{(1 - F_{ST}) + 2 N V F_{ST} \left(\frac{n}{n-1} \right)} \quad 2.9$$

En 2.9, N es el número de individuos de las subpoblaciones y V representa a la varianza de la aptitud reproductiva (w_i) entre subpoblaciones. De acuerdo con la expresión 2.9, y en comparación con una población sin subdivisión del mismo tamaño ($n N$), se desprende que la subdivisión puede aumentar o disminuir N_e dependiendo de la varianza de la aptitud reproductiva (V) de las subpoblaciones. Si éstas contribuyen de modo similar a la generación siguiente ($V= 0$) el N_e aumenta. Por el contrario, cuando $V \sim 1/(2 N-1)$, N_e disminuirá.

Whitlock y Barton (1997) observaron que la subdivisión puede implicar un amento en N_e a causa de la diferenciación genética entre las subpoblaciones, así como una reducción del mismo por una variación en el tamaño y las contribuciones gaméticas de cada una de las subpoblaciones. Wang y Caballero (1999) obtuvieron una aproximación (2.10) semejante a la expresión 2.9, basada en una derivación de Nunney (1999) con un enfoque que considera, además de los parámetros utilizados anteriormente, la varianza del tamaño de familia S_k^2 y el parámetro de Wright para apareamiento no aleatorio (F_{IS}). Otros supuestos que implica ésta aproximación es que cada subpoblación presenta igual número de machos que de hembras.

$$N_e = \frac{n N}{\frac{1}{4}(1 - F_{ST}) \left[(1 + 3F_{IS})(S_k^2 + 4V) + 2(1 - F_{IS}) \right] + 2NVF_{ST} \left(\frac{n}{n-1} \right)} \quad 2.10$$

Según Caballero (1994), el tamaño de familia es una variable aleatoria discreta cuya distribución se suele asumir como Poisson, donde la esperanza es igual a la variancia. Este supuesto es altamente restrictivo cuando existe heterogeneidad de las contribuciones gaméticas entre progenitores. Así, Ron Garrido et al. (2008) encontraron en Brangus argentino que el tamaño de familia seguía una distribución discreta bivariada, que consideró sobredispersión de los datos y covarianza entre la familia de hijos machos y hembras: la distribución Poisson bivariada. Esto se debe a la sobredispersión sobre la distribución Poisson que aparece en bovinos de carne y a que los reproductores que aportan más hijos machos también aportan mayor número de hijas hembras.

D. Estimación del número efectivo en diferentes poblaciones bovinas.

Diferentes autores calcularon N_e en poblaciones bovinas empleando distintas metodologías, siendo más comúnmente usadas aquellas que incluyen en su expresión el cambio en la tasa de consanguinidad. Nomura et al., (2001) observó que la mayoría de las estimaciones realizadas hasta la fecha arrojaban valores de N_e en el orden de 100 animales, independientemente del censo poblacional. Contrastando este número, Weigel (2001) estimó $N_e = 39$ individuos para el Holstein Americano, una población de estructura reproductiva muy diferente a la existente en bovinos para carne, donde se han utilizado masivamente las técnicas de reproducción asistida. Conjuntamente, en dos razas francesas de bovinos para leche se informaron valores de N_e de 47 y 106 individuos (Nomura et al., 2001). En un estudio realizado con animales de ocho razas españolas Gutierrez et al. (2003), observaron valores de N_e entre 21 y 127 individuos. Cleveland et al. (2005), estimaron para Hereford americano $N_e = 89$ en la última generación, para lo cual emplearon el enfoque del cambio en la consanguinidad y la consideración del intervalo generacional. En éste caso disponían de un pedigrí en el que ambos padres eran conocidos en el 96.1% de la población. Empleando el mismo enfoque, Márquez et al. (2010) estimaron N_e para Angus Colorado Americano en 445 individuos, un valor considerablemente mayor al observado en otras razas. Por su parte Ron Garrido et al. (2008) observaron en Brangus argentino un número efectivo igual a 273.9 individuos, al emplear la metodología propuesta por Hill (1979) que esencialmente tiene en cuenta la deriva génica a través de las varianzas y covarianzas del tamaño de familia, y de 125 cuando se asumió selección. Este último supuesto es razonable, dadas las tendencias genéticas observadas para varios caracteres que evidencian reproducción diferencial. Claramente, las estimaciones más altas aquí informadas ignoran la selección o la subdivisión poblacional. En todos los casos el enfoque por consanguinidad subestima el efecto de selección y la política de apareamientos.

Varios investigadores han recomendado valores mínimos de $N_e = 50$ individuos para evitar los efectos de la endogamia (FAO, 1998; Frankham et al., 2002). Por su parte Goddard y Smith (1990) sugirieron un N_e mínimo de 40 para poblaciones de ganado lechero. Meuwissen y Woolliams (1994) recomendaron valores entre 30 a 250 individuos. Para mantener la diversidad genética y el potencial evolutivo de la población durante varias generaciones, Frankham et al. (2002) concluyeron que se requiere por lo menos $N_e = 500$, cifra que a todas luces parece ser excesiva en animales domésticos. Por su parte, Hill (2000) informó que para mantener el valor de la variancia aditiva cercano a su valor inicial, el N_e debería ser superior a 250 individuos para un carácter con heredabilidad cercana a un tercio.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Para describir la diversidad genética de la población Braford argentina se realizó un análisis de pedigrí y se estimó N_e mediante modelos que consideraban diferentes parámetros y supuestos en la estimación.

A. Descripción de los datos

Se utilizaron registros de pedigrí de 107436 individuos, provistos por la Asociación Braford Argentina, donde se disponía de información de la madre, el padre, el sexo, el establecimiento de origen y la fecha (o año) de nacimiento de cada animal. Los individuos nacieron entre 1989 y 2012, y correspondieron a 122 criadores.

B. Análisis del pedigrí

El pedigrí fue ordenado y reenumerado para poder procesarlo con el programa PEDIGREE VIEWER 6.5b (Kinghorn, 2011). Los análisis comenzaron con la evaluación de integridad del pedigrí, mediante el cálculo de la contribución de cada ancestro (por vías materna y paterna) en el árbol genealógico hasta la quinta generación parental. Conjuntamente se estimó el coeficiente de integridad del pedigrí (CIP, Mac Cluer et al., 1983). En ambos casos se empleó ENDOG v.3 (Gutiérrez y Goyache, 2005). El CIP es definido para el individuo i como:

$$CIP_i = \frac{2 C_p C_m}{C_p + C_m} \quad 3.1$$

En 3.1 C_p y C_m son las contribuciones de las líneas paternas y maternas, respectivamente, al individuo i . Las citadas contribuciones se calculan tal como se muestra más adelante en 3.2. En esta última expresión, g_{ij} es la proporción de ancestros presentes en la generación j , para el individuo i , siendo d el número total de generaciones que se tienen en cuenta (usualmente 5) (Li et al., 2009). Por ejemplo, para un individuo con ambos padres conocidos, ambos abuelos paternos y sin abuelos maternos $C_p = 0.5$ y $C_m = 0.25$.

$$C_i = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^d g_{ij} \quad 3.2$$

C. Consanguinidad y parentesco promedios

La consanguinidad media se refiere al promedio de los coeficientes de consanguinidad de cada individuo, calculados por la expresión 2.1. El cálculo del nivel de parentesco promedio es complementario al anterior y permite realizar inferencias sobre el parentesco medio existente entre los individuos de la población. El mismo está dado por la probabilidad de que un alelo muestreado aleatoriamente en la población pertenezca a un individuo determinado (Gutiérrez et al., 2003). Los coeficientes de consanguinidad y parentesco promedios se calcularon a partir del pedigrí disponible, con el programa ENDOG v.3 (Gutiérrez y Goyache, 2005).

D. Representación de fundadores en la raza.

Con el objetivo de realizar inferencias sobre el origen del material genético de la población vigente se calcularon los siguientes parámetros: 1) número efectivo de fundadores (f_e), 2) número efectivo de ancestros (f_a) y 3) número efectivo de cabañas o planteles (N_h). Los dos primeros son estadísticos derivados a partir de las contribuciones genéticas que describen la diversidad de las poblaciones y permiten realizar inferencias sobre el efecto de las estrategias de apareamiento (Gutiérrez et al., 2003). El parámetro f_e se define como el número de fundadores con contribuciones similares a la población, que se espera generen la misma diversidad genética en la población bajo estudio (Lacy, 1989; Caballero y Toro, 2000). Cuando los fundadores contribuyen de manera igualitaria, f_e es igual al número total de fundadores, por otra parte si la contribución es desbalanceada éste será menor. De esta manera el parámetro es un indicador del mantenimiento del balance de las contribuciones gaméticas de los fundadores con el correr de las generaciones. Se estima con la expresión 3.3, donde la sumatoria corresponde a las contribuciones genéticas del fundador i en la población actual, N_f es el número total fundadores y N la cantidad de individuos en la población

$$f_e = \frac{1}{\sum_{i=1}^{N_f} \left(\frac{c_{i(0,t)}}{N} \right)^2} \quad 3.3$$

Boichard et al. (1997) definieron f_a al número mínimo de ancestros (fundadores o no) que permiten explicar la diversidad genética de la población bajo estudio y se calcula según la siguiente expresión:

$$f_a = \frac{1}{\sum_{i=1}^m a_i^2} \quad 3.4$$

Donde a_i , es la contribución marginal de cada ancestro y m el número total de ancestros. La contribución marginal se refiere a la correspondiente a un individuo ancestral que no puede ser explicada por sus propios ancestros. Estas se estiman mediante un proceso iterativo que recorre el pedigrí desde el animal más joven hasta al más antiguo, identificando a los padres de individuos con muchas relaciones en la población, para luego descartarlos del análisis de manera de evitar repeticiones en las contribuciones a la población actual (Boichard et al., 1997). Por último N_h permite inferir el predominio en la población de ciertas cabañas o planteles que aportan machos con hijos reproductivos (padres de padres). El parámetro fue definido por Robertson (1953), hace referencia al proceso de difusión de genes en la raza a partir de un número inicial de planteles y está determinado por la probabilidad (C_s) de que los padres de dos individuos tomados al azar pertenezcan a un mismo criador. El cálculo de dicha medida se realizó tal como se muestra en 3.5, donde n_i es el número de padres correspondientes a un criador determinado.

$$C_s = \frac{\sum_i n_i (n_i - 1)}{\sum_i n_i \left(\sum_i n_i - 1 \right)} \quad 3.5$$

Todos los cálculos fueron realizados a partir del pedigrí disponible, a través del programa ENDOG v.3 (Gutiérrez y Goyache, 2005).

E. Estimación del número efectivo

La primera estimación del número efectivo (N_e) se realizó evaluando la consanguinidad calculada por medio de las relaciones de parentesco empleando la ecuación 2.4, para lo cual se utilizó nuevamente ENDOG v.3 (Gutiérrez y Goyache, 2005). Con el objetivo de caracterizar mejor N_e en una población con pedigrí incompleto, se analizó N_e en función del tipo de generación transcurrida: máxima, equivalente y completa. La regresión sobre generaciones máximas consecutivas indica el límite superior del N_e ; cuando se considera el número de generaciones equivalentes se puede inferir el valor real del parámetro y cuando se consideran generaciones completas, se enfatiza en el límite inferior paramétrico (Gutiérrez y Goyache, 2005).

Si los parámetros utilizados en la estimación de N_e dependen en gran medida de la información provista por el pedigrí, y ésta es incompleta o poco fiable, el N_e es sobrestimado (de Rochambeau et al., 2000; Goyache et al., 2003). Consecuentemente, en la presente investigación N_e ha sido estimado mediante las expresiones desarrolladas para considerar la subdivisión poblacional obtenidas por Whitlock y Barton (1997), expresión 3.6 y Wang y Caballero (1999), expresión 3.8.

$$N_e = \frac{n N}{1 - F_{ST} (1 + V) + 2 N V F_{ST} \left(\frac{n}{n-1} \right)} \quad 3.6$$

En 3.6 (Whitlock y Barton, 1997), n representa el número de poblaciones subdivididas (establecimientos o criadores) y N es el número de animales de cada subpoblación. En este caso se decidió utilizar como estimador de N al promedio de las subpoblaciones. El valor F_{ST} es el estadístico de Wright (1969) para poblaciones subdivididas y V es la varianza de aptitud (w o “fitness”) definida por Whitlock y Barton (1997). La aptitud del establecimiento o subpoblación i (w_i) se calculó mediante la expresión

$$w_i = \frac{N'_i}{N_i} \quad 3.7$$

Claramente w_i es el cociente entre el número de individuos en esa subpoblación (N'_i) y el número de animales reproductivos (N_i) del criador i . Para calcular el número de individuos por establecimiento cuando los individuos no registraban criador de origen de la madre, se asumió que las hembras provenían de la misma subpoblación.

Como se comentó en la sección C de la Revisión Bibliográfica, Wang y Caballero (1999) plantearon un modelo de estimación semejante al considerado en 3.6, pero incluyendo F_{IS} y la varianza de las contribuciones gaméticas S_k^2 :

$$N_e = \frac{n N}{\frac{1}{4} (1 - F_{ST}) \left[(1 + 3F_{IS}) (S_k^2 + 4V) + 2(1 - F_{IS}) \right] + 2 N V F_{ST} \left(\frac{n}{n-1} \right)} \quad 3.8$$

La varianza S_k^2 fue estimada considerando un modelo poisson bivariado, tal como sugirieron Ron Garrido et al. (2008). Para el cálculo se utilizó el paquete “bivpois” (Karlis y Ntzoufras, 2005) dentro del entorno de programación R (R core team, 2008). Esta distribución bivariada discreta

considera la covarianza entre el número de progenie de ambos sexos. La distribución de probabilidad se muestra en 3.9, y la estimación de las varianzas asociadas a la misma en 3.10.

$$P(y_{1i}, y_{2i} | \lambda_1, \lambda_2, \lambda_3) = e^{-(\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3)} \left(\frac{\lambda_1^{y_{1i}}}{y_{1i}!} \right) \left(\frac{\lambda_2^{y_{2i}}}{y_{2i}!} \right) \sum_{i=0}^{\min(y_{1i}, y_{2i})} \binom{y_{1i}}{i} \binom{y_{2i}}{i} i! \left(\frac{\lambda_3}{\lambda_1 \lambda_2} \right)^i \quad 3.9$$

$$E(y_{1i}) = \lambda_1 + \lambda_3 = \text{Var}(y_{1i}) \quad E(y_{2i}) = \lambda_2 + \lambda_3 = \text{Var}(y_{2i}) \quad \text{Cov}(y_{1i}, y_{2i}) = \lambda_3 \quad 3.10$$

Los estadísticos F de Wright (1943, 1951) – F_{ST} y F_{IS} – fueron calculados de acuerdo con Caballero y Toro (2002), que implica el uso de los coeficientes de coancestría entre individuos de dos subpoblaciones, en base a la información genealógica:

$$F_{ST} = \frac{\theta - \alpha}{1 - \alpha} \quad F_{IS} = \frac{F - \theta}{1 - \theta} \quad 3.11$$

El valor θ representa la coancestría promedio dentro de rodeos, α la coancestría promedio entre rodeos y F la consanguinidad actual.

Los estadísticos F_{ST} y F_{IS} fueron calculados por ENDOG v.3 (Gutiérrez y Goyache, 2005). Para realizar el manejo de la base de datos y las diferentes estimaciones, se emplearon los programas Microsoft Access 2007 y R (R core team, 2008).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A. Análisis del pedigrí

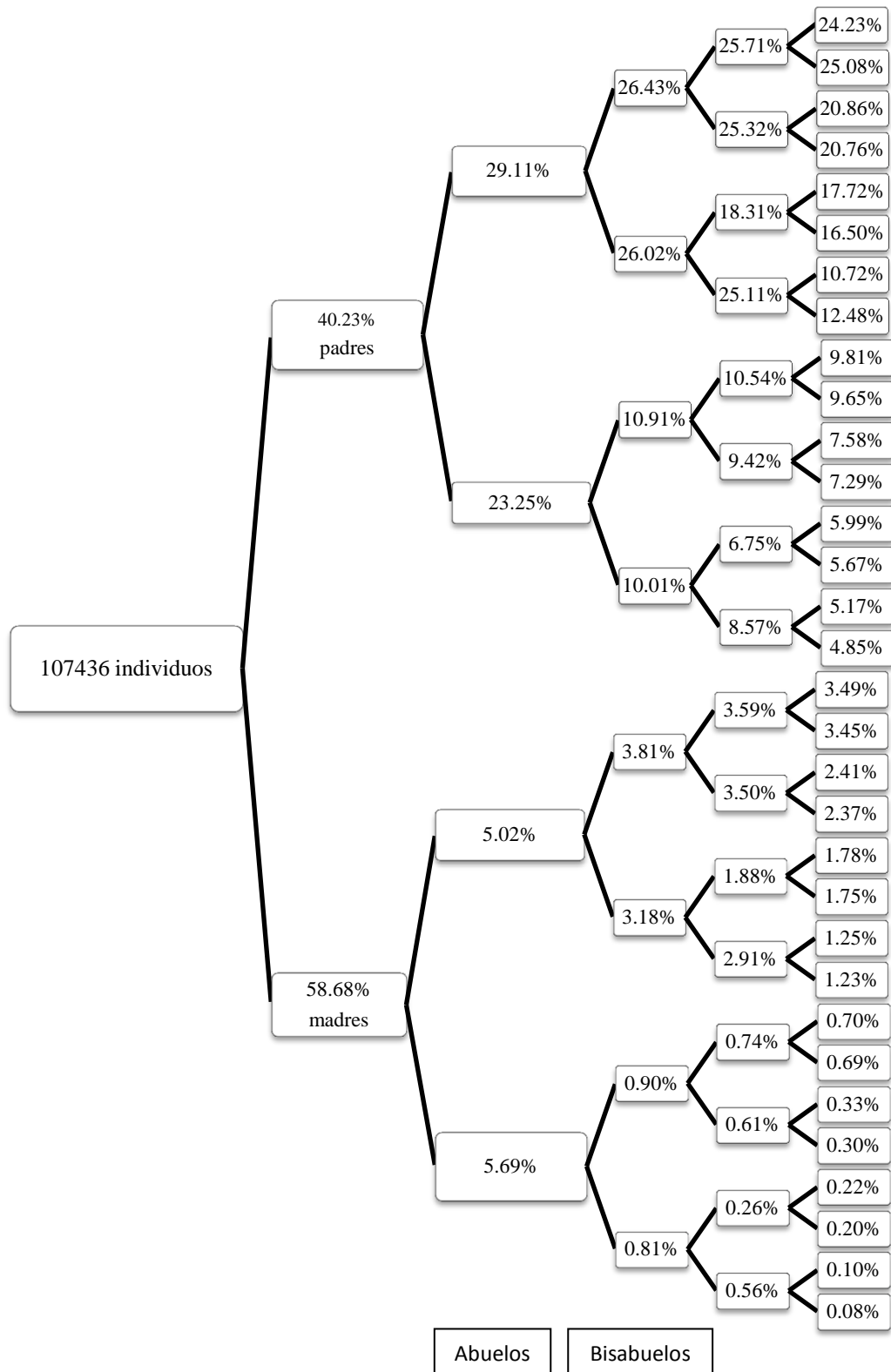
En el gráfico 3.1 se presenta el nivel de integridad del pedigrí. Se observa una mayor proporción de animales con madres identificadas (58.68%) que el de individuos con padres conocidos (40.23%). Sin embargo, la información de la vía de padres fue más completa que la de madres, presentando valores mayores al 24%, en relación con el 6% encontrado en la línea de madres. También se puede apreciar que, conforme se acercaba a la generación base, el nivel de información disminuyó. En la vía de madres el porcentaje de individuos que presentaron ancestros identificados durante cinco generaciones fue muy escaso (menor al 4%). Los resultados observados en la población Brangus de Argentina por Ron Garrido et al. (2008) fueron superiores a los aquí encontrados, principalmente por la vía materna. En la generación más cercana, el porcentaje de madres identificadas fue 61.4% y el de padres 58.6 %. Si bien el pedigrí de la raza Brangus de Argentina presentó menor información de las líneas maternas conforme transcurrieran las generaciones, los valores obtenidos en este caso fueron superiores a los observados en Braford. Se observaron diferencias entre las dos razas superiores a 10% en la generación de abuelas, y a 5% en la generación de bisabuelas. En las líneas paternas también se observó mayor información en el pedigrí Brangus, siendo más marcadas las diferencias en la generación de bisabuelos. En relación a éstos resultados puede decirse que, si bien en las cabañas la identificación de los padres es generalmente más común que la de las madres (como se observa a nivel de abuelos y bisabuelos), en la generación actual se registró un mayor número de individuos producto de servicios colectivos, dado que éstos son incluidos en la evaluación genética de la raza.

Los resultados del cálculo del coeficiente de integridad del pedigrí (CIP) se muestran en la Tabla 4.1. Nótese que los valores observados no superan la cifra de 0.6 en ninguna de las generaciones, con valores menores a 0.15 en la mayoría de los casos. En la generación más cercana el CPI llega a un valor próximo a 0.5, lo que indicaría que en los últimos años – coincidiendo con el comienzo del programa de evaluación genética– aumentó el número de registros en el pedigrí. Mac Cluer et al. (1983), consideraron que un pedigrí dispone de información suficiente para darle confiabilidad a las estimaciones cuando el valor CPI es mayor a 0.6. Según éste criterio puede indicarse que el pedigrí Braford es muy incompleto y no brinda la información necesaria como para obtener estimaciones confiables de la consanguinidad. Esta situación es esperable por ser una raza relativamente reciente en el país que además presenta una alta incidencia de servicios colectivos, en los que sólo la madre de los terneros puede ser identificada.

Tabla 4.1 Coeficientes de integridad de pedigrí calculados por generación.

| Generación | CIP |
|-------------------|-------------------------|
| 1 | 0.4945506 |
| 2 | 0.1594092 |
| 3 | 0.1025788 |
| 4 | 0.008189665 |
| 5 | 0.007050236 |
| 6 | 0.005703738 |
| 7 | 0.004787772 |
| 8 | 0.003736905 |
| 9 | 0.0254615 |
| 10 | 0.0148781 |
| 11 | 0.0007212048 |
| 12 | 0.0002675171 |
| 13 | 7.198173 ⁻⁰⁴ |
| 14 | 1.19505 ⁻⁰⁴ |
| 15 | 1.46946 ⁻⁰⁵ |
| 16 | 5.845792 ⁻⁰⁷ |
| 17 | 1.245783 ⁻⁰⁸ |

Grafico 4.1 Nivel de integridad del pedigrí.



B. Consanguinidad y parentesco promedios

Los coeficientes de consanguinidad (F) y de parentesco promedios (AR) fueron estimados en 0.04 % y 0.10 %, respectivamente. Valores de F de esa magnitud son indicadores de un nivel de consanguinidad prácticamente nulo. Valores de AR mayores a F pueden ser indicadores de una estimación inadecuada del parámetro. En base a esto, y en coincidencia con las conclusiones expresadas en la sección anterior sobre la integridad del pedigrí, se puede inferir que tanto el coeficiente de consanguinidad como el de parentesco han sido subestimados en esta base de datos. La noción es además reforzada por las estimaciones de Ron Garrido et al. (2007, 2008) en la población Brangus Argentina, donde obtuvieron valores de 0.24% y 0.15%, para F y AR, respectivamente, y que disponían – como se comentó anteriormente – de un pedigrí con mayor calidad de información.

C. Contribución de los fundadores a la población.

En la Tabla 4.2 se presentan los diferentes indicadores asociados con el origen de los individuos de la población. El número de fundadores que contribuyeron a la población de referencia – conformada por aquellos individuos con madre y padre conocidos – fue de 48058. El número total de fundadores de una población refleja pobremente la diversidad genética original porque ellos pueden estar emparentados entre si y las contribuciones genéticas de estos animales pueden resultar desbalanceadas. El número efectivo de fundadores (f_e) fue de 849 y el número efectivo de ancestros (f_a) resultó igual a 283 individuos. Tanto f_e (considerablemente menor al número de fundadores), como f_a (menor a f_e) son indicadores de un desbalance en el número de animales que contribuyeron equitativamente al origen del material genético de la población. Esta situación que resulta del uso preferencial de determinados reproductores, es consistente con una pérdida de material genético en la población.

Tabla 4.2 Análisis de indicadores de origen de individuos.

| | |
|--|-------|
| Número de animales en la población de referencia | 68002 |
| Número de fundadores | 48648 |
| Número de fundadores equivalentes | 47922 |
| Número de ancestros que contribuyeron a la población de referencia | 48058 |
| Número efectivo de fundadores | 849 |
| Número efectivo de ancestros | 283 |
| Número de cabañas en la población de referencia | 60 |
| Número efectivo de cabañas | 1.1 |

Respecto a la intervención de los planteles como responsables de la variabilidad genética, se observó que de las 122 cabañas consideradas en el análisis, 60 estaban representadas en la población de referencia (individuos con ambos padres conocidos). El valor de N_h obtenido fue igual a 1.1 reflejando la dependencia del material genético importado de Australia, el que fue considerando enteramente como un único rodeo. En cuanto a la organización de la estructura genética de la población, se observó que casi el 30% (29.16%) de las cabañas actuaron como un núcleo argentino, que importan reproductores australianos, realizan selección internamente, producen reproductores, semen o embriones, y los venden a otros planteles. Los planteles restantes (70.3 %) eran multiplicadores argentinos: utilizan reproductores propios y de otras cabañas y no venden reproductores al núcleo sino a los rodeos comerciales. En cuanto a los reproductores pertenecientes a las propias cabañas, se observó que eran utilizados en un 68.57% por los planteles del núcleo y en un 17.64% en los multiplicadores. Se analizó entonces la procedencia del porcentaje de los toros con hijos reproductivos (padres de padres) en el tiempo, dado que refleja la intensidad de selección en la población y permite evaluar el origen de la mayor fuerza de selección: argentina o australiana. Para ello se efectuó una caracterización de los padres con mayor proporción de hijos toros en la población; los resultados se muestran en la Tabla 4.3. Se puede observar que de los 19 machos con mayor número de hijos toros, el 73.6 % fue importado. La falta de cabañas que preponderantemente produzcan padres de toros en la estructura genética de la raza y el alto uso de reproductores de origen importados permiten explicar el valor observado de N_h .

Tabla 4.3 Origen de los individuos machos usados como reproductores desde 1986 a 2003, que presentaron mayor número de hijos machos reproductivos.

| Reproductor | Año | Número de hijos toros | Origen |
|--------------------|------------|------------------------------|---------------|
| A | 1986 | 7 | importado |
| B | 1993 | 7 | importado |
| C | 1994 | 13 | nacional |
| D | 1994 | 14 | importado |
| E | 1996 | 7 | nacional |
| F | 1996 | 9 | importado |
| G | 1996 | 9 | importado |
| H | 1997 | 8 | importado |
| I | 1997 | 11 | importado |
| J | 1998 | 7 | nacional |
| K | 1998 | 7 | importado |
| L | 1998 | 10 | nacional |
| M | 1999 | 8 | importado |
| N | 2000 | 7 | importado |
| Ñ | 2000 | 26 | nacional |
| O | 2000 | 28 | importado |
| P | 2000 | 35 | importado |
| Q | 2002 | 12 | importado |
| R | 2003 | 7 | importado |

Nótese en la Tabla 4.3 un número de hijos toros por padre muy variable. Consecuentemente es de utilidad conocer cuál es el número efectivo de padres de toros (M_e), concepto empleado por Goddard y Smith (1990) para calcular el óptimo número M_e que genera respuesta a la selección con máxima intensidad y mínimo impacto de la depresión consanguínea por reducción del N_e . Para ello se define el número efectivo de padres de toros de modo similar al que lo hicieran Fiumera et al. (2004), sobre la base de la expresión del número efectivo obtenida por Kimura y Crow (1963) con su fórmula (8):

$$M_e = \frac{N_k \bar{k} - 2}{\bar{k} - 1 + \frac{\sigma_k^2}{\bar{k}}} \quad 4.1$$

En esta fórmula N_k es el número observado de padres de toros, \bar{k} es el promedio de hijos toros por padre y σ_k^2 es la varianza en el número de hijos toros por padre. En la Tabla 4.4 se muestran los resultados obtenidos.

Tabla 4.4 Estimación del número efectivo de padres de toros (M_e)

| Parámetro | General | Generación 1 | Generación 2 | Generación 3 |
|------------------|---------|--------------|--------------|--------------|
| N_k | 50 | 13 | 26 | 11 |
| \bar{k} | 7.1 | 6.23 | 8.65 | 4.45 |
| σ_k^2 | 41.88 | 12.35 | 67.11 | 7.67 |
| M_e | 29.42 | 10.95 | 14.46 | 9.07 |

Goddard y Smith (1990) observaron que M_e debe disminuir a un valor óptimo, de modo de lograr la máxima intensidad de selección sin comprometer la pérdida de respuesta generada por efecto Bulmer y depresión consanguínea. Para una población como esta que prueba entre 200 y 400 toros por generación el óptimo de M_e posiblemente sea del orden de 6-7 (última línea de la Tabla 4.4). La fluctuación de valores en las tres generaciones observadas no sugiere una situación estabilizada en el valor de M_e , observación consistente con que la raza Braford argentina se encuentra en expansión y en evolución acelerada de su estructura genética (Cantet, R.J.C, comunicación personal).

D. Estimación del número efectivo.

1. Estimación mediante el incremento de la consanguinidad

En la Tabla 4.5 se presentan las estimaciones de N_e realizadas sobre la base de la consanguinidad. Los diferentes valores obtenidos en las distintas generaciones transcurridas pueden asociarse al nivel de integridad del pedigrí que, como puede observarse en la sección A de éste capítulo, es extremadamente incompleto.

Tabla 4.5 Número efectivo de la población estimado por incremento de la consanguinidad.

| Generación transcurrida para estimar N_e | ΔF | N_e |
|--|------------|--------|
| Generación máxima | 0.01% | 5558.9 |
| Generación equivalente | 0.08% | 633.9 |
| Generación completa | 0.22% | 222.3 |

El N_e estimado por el aumento en la consanguinidad de la última generación (últimos 5 años) fue de 5558.90. Este resultado puede relacionarse con el elevado número de individuos con padres no identificados producto de la práctica de servicio colectivo, situación que ha generado una sobrestimación del N_e a causa de una subestimación de la consanguinidad real. La estimación del N_e se redujo a 222.32 cuando se tomó el incremento de la consanguinidad por generaciones completas. En todos los casos, los valores son superiores a los obtenidos en la población Brangus Argentina, donde el límite inferior mediante el N_e , estimado por el aumento en la consanguinidad por generaciones completas fue 50 (Ron Garrido et al., 2007). Estas diferencias se relacionan con la marcada inestabilidad del estimador cuando la información genealógica es parcial (de Rochambeau et al., 2000), tal como ocurre en la población estudiada.

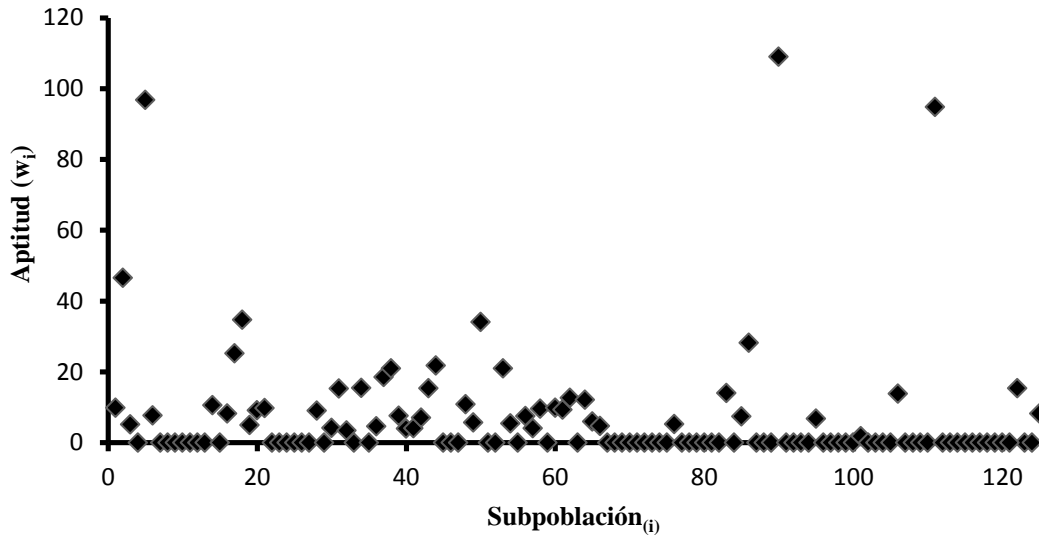
2. Estimación considerando poblaciones subdivididas

Se presenta a continuación la estimación de los parámetros necesarios para el cálculo de N_e en Braford argentino empleando los estimadores de Whitlock y Barton (1997, fórmula 3.6) y Wang y Caballero (1999, fórmula 3.8) para poblaciones subdivididas. En una primera aproximación se consideraron en el análisis 111476 individuos correspondientes a 125 criadores. El tamaño de cada subpoblación o cabaña (N) se estimó mediante el promedio aritmético (891.8 individuos). El valor del estadístico F_{ST} de Wright fue igual a 0.007. La varianza de la aptitud se estimó luego de determinar el valor de w_i para cada criador y arrojó un resultado de 280.02. Entonces

$$N_e = \frac{(111476)}{1 - 0.007(1 + 280.0192) + 2(891.80)(280.0192)0.007\left(\frac{125}{125-1}\right)} = 31.62 \quad 4.2$$

Así, la estimación de N_e según Whitlock y Barton (1997) utilizando los valores de los parámetros más arriba mencionados resultó en 31.62 individuos. Este valor es menor al que puede esperarse en una población de formación relativamente reciente como el Braford argentino. Dicha consideración surge de confrontar la estimación de N_e con aquella de Weigel (2001) para el Holstein Americano: 39 individuos. La población Holstein de EEUU ha estado sometida a una elevada intensidad de selección desde hace más de 60 años y presenta un nivel muy alto de aplicación de tecnologías reproductivas asociadas con la transmisión de material genético (Van Tassell y Van Vleck, 1991). Un valor muy superior ($N_e = 125$ o 273.9 , según el estimador enfatizase en selección o deriva, respectivamente), fue obtenido por Ron Garrido et al., (2008) en Brangus argentino, una población con características muy semejantes a la evaluada en este trabajo, pero con una historia como raza establecida más extensa. Consecuentemente, para analizar la robustez del resultado, se evaluaron los diferentes parámetros empleados en 4.2 que afectarían al estimador: F_{ST} y V . El estadístico F_{ST} mide la reducción promedio de la heterocigosis de una subpoblación relativa a la población total, por causa de la deriva genética entre subpoblaciones. Dicho valor ($F_{ST} = 0.007$) es comparable con el que obtuvieran Ron Garrido et al. (2007) para la población Brangus Argentina (0.005). Valores de F_{ST} con esta magnitud son indicadores de escasa diferenciación entre las subpoblaciones y son consistentes con una muy escasa variabilidad total, si bien posiblemente reflejen más una pobre identificación de paternidades, tanto en Brangus como en Braford, y consecuentemente subestimen el parámetro. El otro valor que afectó la estimación del N_e , fue la varianza de la aptitud, V . Cuando $V=0$, las aptitudes de las subpoblaciones contribuyen igualmente a la próxima generación. Por lo tanto, mientras mayor sea el valor de V mayor será la desigualdad en las contribuciones de los establecimientos para la generación siguiente (Wang y Caballero, 1999). La inferencia sobre las contribuciones que puede realizarse utilizando el valor de V aquí obtenido e igual a 280.02, es que existió una diferencia importante entre criadores, implicando una mayor deriva génica y por consiguiente, una reducción en N_e . Comparando este resultado con la información provista por F_{ST} se observó un antagonismo. Dado que no existen otras estimaciones de V en la literatura de la mejora genética animal, se evaluó la distribución de w_i graficándose las estimaciones para cada criador (Grafico 4.2), con el objeto de explicar la causa de la contradicción entre los valores estimados para ambos parámetros.

Gráfico 4.2 Valores de aptitud (w) en los diferentes rodeos (subpoblaciones).



En el Gráfico 4.2 puede observarse que en tres de las subpoblaciones, w_i tomó valores alejados del promedio. Cuando se las inspeccionó en más detalle se observó que esas cabañas no tenían identificado al criador de origen de la madre de ningún individuo en el establecimiento. En consecuencia, los animales pertenecientes a estas subpoblaciones fueron retirados del análisis y se estimó nuevamente F_{ST} , V y N_e , con 107436 individuos correspondientes a 122 criadores y un valor de $N=880.6$ individuos. Los nuevos valores estimados fueron: $F_{ST} = 0.0069$, valor muy similar a su previa estimación, mientras que $V = 67.6$, un valor muy inferior al de su primera estimación. Con dichas estimaciones se obtuvo:

$$N_e = \frac{(107436)}{1 - 0.0069(1 + 67.61) + 2(880.6)(67.61)(0.0069)\left(\frac{122}{122-1}\right)} = 129.60 \quad 4.3$$

El valor $N_e = 129.6$ individuos es similar al de Brangus argentino ($N_e = 125$) obtenido por Ron Garrido et al. (2008) cuando asumió selección y consistente con el esperado para una población con estas características.

Finalmente se realizó la estimación del N_e según Wang y Caballero (1999, fórmula 3.8), para lo cual fue necesario una estimación de la varianza de las contribuciones gaméticas S_k^2 . La estimación de los otros parámetros se realizó bajo el supuesto de que el tamaño de familia sigue una distribución Binomial Negativa, considerando una correlación entre la cantidad de crías de cada

sexo, tal como propusieran Ron Garrido et al. (2008), ante la circunstancia de que en bovinos de carne la media y la varianza de las contribuciones familiares son diferentes (invalidando el supuesto Poisson) y que el número de crías de cada sexo covarían. Las estimaciones se realizaron utilizando una muestra de los padres con hijos toros y vacas (Tabla 4.6).

Tabla 4.6 Estimación de los parámetros del modelo Poisson Bivariado para las diferencias en las contribuciones gaméticas.

| Parámetros | Padres | Madres |
|-------------|-----------|-----------|
| λ_1 | 20.500020 | 0.7481724 |
| λ_2 | 1.348234 | 0.1053152 |
| λ_3 | 1.294623 | 1.0375419 |

A partir de estos parámetros, se estimaron las varianzas y covarianzas de las contribuciones gaméticas para madres de padres (S_{mp}^2), madres de madres (S_{mm}^2), padres de padres (S_{pp}^2) y padres de madres (S_{pm}^2) como se muestra en la Tabla 4.7. Estos resultados fueron semejantes a los obtenidos por Ron Garrido et al. (2008) en Brangus que, de modo similar observaron una mayor heterogeneidad en las contribuciones de los machos.

Tabla 4.7 Estimación de las varianzas y covarianzas de las contribuciones gaméticas para la población Bradford Argentina.

| | | Hijos machos progenitores | Hijas hembras progenitoras |
|---------------|------------|------------------------------|-------------------------------|
| Padres | Varianza | $S_{pp}^2 = 2.64$ | $S_{pm}^2 = 21.79$ |
| | Covarianza | $COV_{(pp,pm)} = 1.29$ | |
| Madres | Varianza | $S_{mp}^2 = 1.14$ | $S_{mm}^2 = 1.79$ |
| | Covarianza | $COV_{(mp,mm)} = 1.04$ | |

La varianza de las contribuciones gaméticas fue calculada del modo siguiente:

$$S_k^2 = \frac{(S_p^2 + S_m^2)}{2}, \text{ con } S_p^2 = S_{pp}^2 + S_{pm}^2 + 2\text{COV}(pp,pm) \quad , \quad S_m^2 = S_{mp}^2 + S_{mm}^2 + 2\text{COV}(mp,mm) \quad 4.4$$

y resultó igual a $S_k^2 = 16.01$. El estadístico F_{IS} que permite hacer inferencias relacionadas con el apareamiento no aleatorio dentro de los rodeos fue negativo: -0.007829 . Un valor de F_{IS} menor a cero sugiere un nivel importante de apareamientos entre subpoblaciones (Nomura, 2001). La estimación fue similar a la obtenida por Ron Garrido et al. (2007) para la población Brangus Argentina (-0.004038). Con todos estos valores paramétricos el N_e , – estimado según Wang y Caballero (1999), expresión 3.8 – fue igual a 119.59 dado que:

$$N_e = \frac{(107436)}{\frac{1}{4}(1-0.0069)[1+3(-0.007829)(16.01+4(67.61))+2(1-(-0.007829))] + 2(880.6)(67.61)(0.0069)\left(\frac{122}{122-1}\right)} = 119.59 \quad 4.5$$

Dos restricciones para ambas expresiones aquí empleadas son: 1) el supuesto del tamaño constante de las subpoblaciones, y 2) la representación homogénea del número de machos y hembras en la población. Claramente dichos supuestos no son válidos en poblaciones bovinas para carne. Sin embargo, ambas expresiones consideran la varianza en la aptitud reproductiva, y la segunda incluye en su cálculo la varianza de las contribuciones gaméticas de la población. Consecuentemente, tanto el efecto del tamaño de la subpoblación, como el número de machos y hembras en los rodeos están considerados en la estimación.

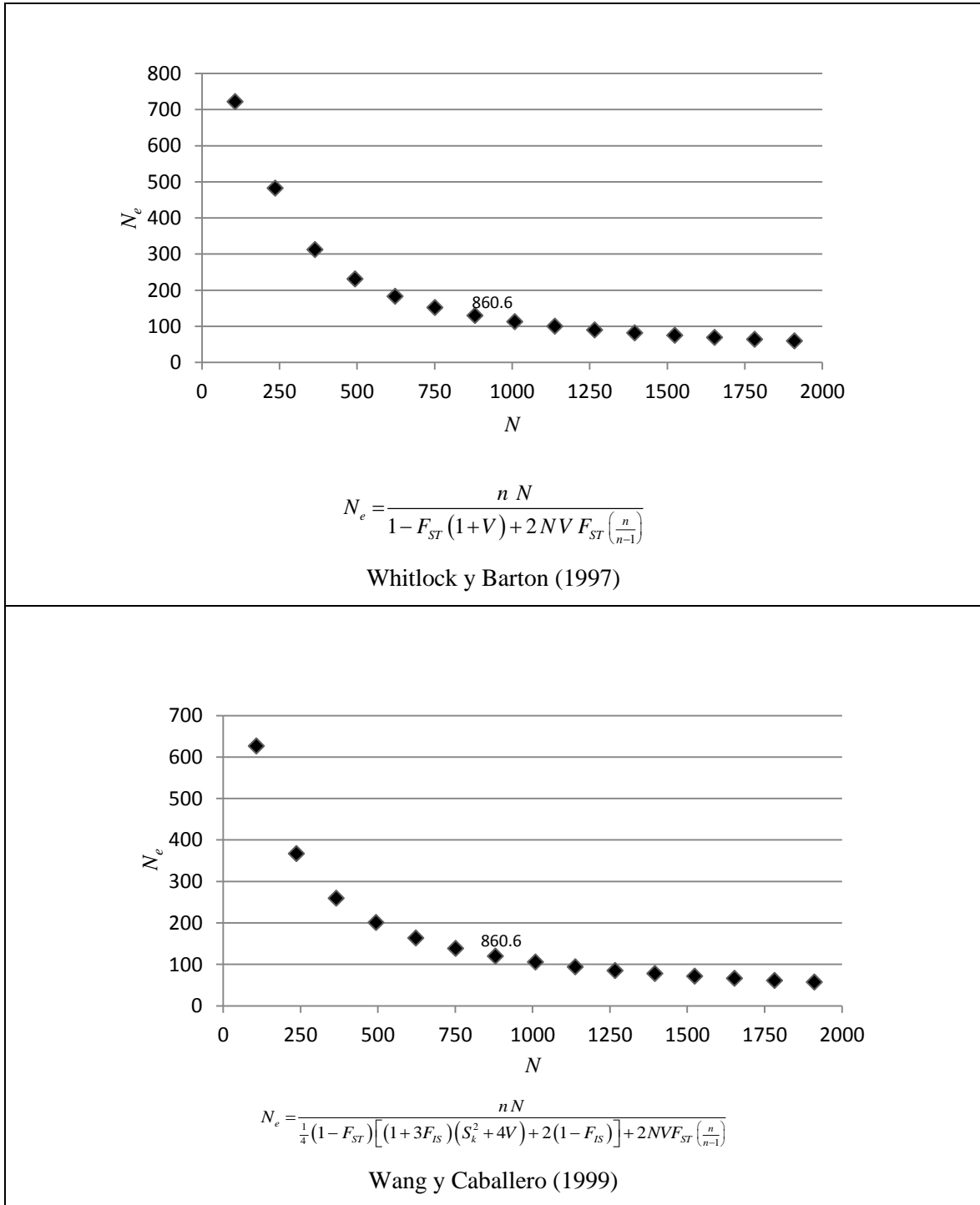
Los resultados obtenidos para $N_e = 129.60$ y 119.59 , son indicadores de la presencia de suficiente variabilidad genética en la raza, sin llegar a constituir una población con variabilidad holgada. Los valores son menores al reportado en Brangus por Ron Garrido et al. (2008), que informaron un N_e de 273.9 individuos (bajo deriva), y a las presentadas por Cleveland et al. (2005) y Márquez et al. (2010) en Hereford y en Angus Colorado Americano respectivamente. Estas tres estimaciones son difíciles de justificar porque tanto la deriva como el pedigrí parcialmente completo y desconocido en la población base, tienden a sobrestimar fuertemente la variabilidad genética. A diferencia de las estimaciones en estas razas, las expresiones utilizadas para el cálculo en Braford incluyeron diferentes factores demográficos que afectan el N_e en poblaciones subdivididas, consideración que ha contribuido seguramente a los menores valores observados. El análisis de los mismos, en conjunto, permitió explicar los menores resultados obtenidos. La aptitud reproductiva se encuentra correlacionada con el N_e a largo plazo (Reed, 2005) y la presencia de variabilidad en la aptitud de las subpoblaciones, como se observó en ésta población, influye

negativamente sobre N_e (Whitlock y Barton, 1997). La falta de diferenciación genética observada entre las subpoblaciones, también afectó la estimación de manera negativa. En éste caso los resultados pueden relacionarse con la importante influencia del material genético importado, sobre la diversidad de la raza, principalmente a nivel de padres de toros provenientes de Braford australiano. La estimación basada empleando la expresión de Wang y Caballero (1999) fue de menor magnitud. Esta expresión consideró además la presencia de apareamientos entre subpoblaciones –mediante el valor de F_{IS} – y la estructura reproductiva – mediante S_k^2 . Ambos factores contribuyeron al menor valor observado en éste segundo modelo. El apareamiento entre subpoblaciones se observó incluso a nivel de cabañas que podrían considerarse el núcleo de la raza. Por su parte, la S_k^2 estimada estuvo influenciada principalmente por la varianza en la contribución de padres de vacas. La incidencia del tamaño de las subpoblaciones y de la metodología de cálculo de la varianza de la aptitud reproductiva sobre las estimaciones, se discuten en las secciones subsiguientes.

a. Incidencia del tamaño de las subpoblaciones (N) sobre el N_e .

Como se mencionó anteriormente, una limitación que imponen las aproximaciones al N_e empleadas, es el supuesto de homogeneidad en el tamaño de las subpoblaciones (N). El mismo no se cumple en la población evaluada, y para realizar las estimaciones precedentes se tomó el promedio aritmético, situación que puede afectar la correcta estimación del N_e . En el Gráfico 4.3 se presenta la variación del N_e para las expresiones 3.6 y 3.8 cuando N varía un desvío estándar (128.79 individuos). En ambos casos se observa una distribución exponencial. A medida que N es menor, mayor es el cambio observado en N_e . Si se consideran valores de N en el intervalo ($-3,3$ desvíos estándares), la estimación de N_e estaría en el intervalo (85.14, 200 individuos). Si bien estos valores son distintos a los obtenidos, ponen la estimación en un intervalo razonablemente observable como para suponer que hubo un error importante en la estimación debido al uso del tamaño promedio de N durante el cálculo realizado.

Gráfico 4.3 Relación entre el tamaño promedio de las subpoblaciones (N) y el número efectivo de la población (N_e), estimado a través de las fórmulas de Whitlock y Barton (1997) y de Wang y Caballero (1999), respectivamente.



b. Incidencia de la varianza de la aptitud reproductiva sobre el N_e

Se calculó la aptitud reproductiva de cada subpoblación (w_i) de modo de poder obtener la varianza de la aptitud reproductiva de la población (V , 3.7). Los valores de w obtenidos se muestran en el gráfico 4.2. Al remover los valores de w considerados como “outliers” (sección D.2. de este capítulo), el valor estimado de V cambió considerablemente de 280.01 a 67.61, situación que se tradujo en un cambio importante en la estimación del N_e , el cual pasó de 31.62 a 119.59 individuos. Como se explicó en Materiales y Métodos, w se calculó considerando el número real de individuos de cada subpoblación, y el número de toros y vacas. Para analizar la incidencia de los mismos sobre w se realizó un análisis de regresión lineal mediante el programa *R* (*R* core team, 2008), regresando w con el número real de individuos de cada subpoblación y el número de vacas, dado que el número de toros no afectó significativamente la variable w . Los resultados de la estimación paramétrica se muestran en la Tabla 4.8, e indican que la aptitud depende fundamentalmente de la cantidad de individuos totales, particularmente de las hembras, mientras que los machos tienen escasa incidencia debido posiblemente a su número mucho menor que el de vacas.

Tabla 4.8. Resultados del análisis de regresión sobre la aptitud reproductiva (w).

| | Estimación | Error Estándar | Estadístico t | Valor p |
|---|-------------------|-----------------------|-----------------------------------|----------------|
| Ordenada al origen | 3.073 | 3.948 | 0.778377 | 0.000134 |
| Vacas | -0.029 | 0.011 | -2.692 | 0.008122 |
| Individuos totales | 0.006 | 0.001226 | 5.054 | 1.59e-06 |
| Error Estándar Residual: 7.423, 119 grados de libertad. | | | | |
| R^2 : 0.1987, R^2 ajustado: 0.1852 | | | | |

V. CONCLUSIONES

El objetivo de este trabajo fue evaluar la variabilidad genética presente en la población Braford argentina a través de la estimación del número efectivo (N_e). Las estimaciones calculadas mediante la tasa de cambio de la consanguinidad tendieron a sobreestimar la variabilidad, debido a la muy pobre información en el pedigrí, principalmente en las líneas maternas. Para generar una estimación independiente de los registros genealógicos se probaron modelos que incluían parámetros relacionados con la estructura poblacional en el cálculo. Los mismos permitieron considerar la influencia de la aptitud reproductiva, la diferenciación genética entre subpoblaciones, el apareamiento entre ellas y la varianza de las contribuciones gaméticas, sobre el N_e . Las estimaciones de N_e obtenidas con este enfoque de poblaciones subdivididas estuvieron entre 129.60 a 119.59 individuos. Estos valores de N_e se encuentran dentro del rango considerado consistente como para permitir una respuesta a la selección razonable.

VI. BIBLIOGRAFÍA

AMOS, W., HARWOOD, J. 1998 Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353: 177-186

BOICHARD D., MAIGNEL L., VERRIER E. 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genet. Sel. Evol.* 29:5-23.

BOUQUET, A. , VENOT, E, LALOË, D., FORABOSCO, F., FOGH, A., PABIOU, T., MOORE, K., ERIKSSON J.Å., RENAND G., PHOCAS, F. 2011 Genetic structure of the European Charolais and Limousin cattle metapopulations using pedigree analyses. *J. Anim. Sci.* , 89:1719-1730.

BROOM, M. Y VOELKL, B. 2012 Two measures of effective population size for graphs. *Evol.*

CABALLERO A. 1994. Developments in the prediction of effective population size. *Hered.* 73: 657-679.

CABALLERO A., TORO, M. 2000. Interrelations between effective population size and other pedigree tool for the management of conserved populations. *Genet. Res.* 75:331-343.

CABALLERO A., TORO M. 2002 Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. *Conserv. Genet.* 3: 289-299.

CASSELL B.G., ADAMEC V., PEARSON, R.E. 2003 Effect of incomplete pedigrees on estimates of inbreeding and inbreeding depression for days to first service and summit milk yield in Holsteins and Jerseys. *J Dairy Sci.* Sep 86 (9) : 2967-76.

CHESSER, R. K., RHODES, O. E., SUGG, D. W, SCHNABEL, A. 1993. Effective sizes for subdivided populations. *Genetics*,135(4): 1221-1232.

CLEVELAND, M. A., BLACKBURN, H. D., ENNS, R. M., GARRICK, D. J. 2005 Changes in inbreeding of US Herefords during the twentieth century. *J. Anim. Sci.* 83(5): 992-1001.

FALCONER, D.S., MACKAY T.F.C. 2001 *Introducción a la genética cuantitativa*. Ed. Acribia

FISHER R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

FIUMERA, A. C., PORTER, B. A., LOONEY, G., ASMUSSEN, M. A., AVISE, J. C. 2004. Maximizing offspring production while maintaining genetic diversity in supplemental breeding programs of highly fecund managed species. *Conserv. Biol.*, 18 (1) : 94-101.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION.1998 *Secondary Guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management Plans: Management of Small Populations at Risk*. FAO, Rome, Italy.

FRANKHAM, R. 2002 *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press.

GODDARD, M. E., SMITH C. 1990. Optimum number of bull sires in dairy cattle breeding. *J. Dairy Sci.* 73:1113.

GOYACHE, F., GUTIÉRREZ, J.P., FERNÁNDEZ, I., GÓMEZ, E., ÁLVAREZ, I., DIEZ, J., ROYO, L.J. 2003 Using pedigree information to monitor genetic variability of endangered populations: the Xalpa sheep breed of Asturias as an example. *J. Anim. Breed. Genet.*, 120: 95-105.

GUTIÉRREZ, J.P., ALTARRIBA, J., DÍAZ, C., QUINTANILLA, R., CAÑÓN, J., PIEDRAFITA, J. 2003 Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genet. Sel. Evol.* 35, 43–63

GUTIÉRREZ J., GOYACHE F. 2005 A note on ENDOG: a computer program for analyzing pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.* 122:172-176.

GUTIÉRREZ, J. P., CERVANTES, I., MOLINA, A., VALERA, M., GOYACHE, F. 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating effective sizes from pedigrees. *Genet. Sel. Evol.* 40: 359-378.

HILL W. 1979. A note on effective population size with overlapping generations. *Genet.* 92: 317-322.

HILL, W.G. 2000 Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes *Liv. Prod. Sci.* 63: 99–109

KARLIS D., NTZOUFRAS I. 2005. Bivariate Poisson and diagonal inflated bivariate Poisson regression models in R. *J. Statistical Software.* 14, Issue 10.

KIMURA, M., CROW, J. F. 1963 The measurement of effective population number. *Evol.*, 279-288.

KINGHORN B. P. 2011 An algorithm for efficient constrained mate selection. *Genet. Sel. Evol.* 43:4

LACY R. 1989. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalence. *Zoo. Biology.* 8:111-124.

LI, M.H., STRANDÉN, I., KANTANEN, J. 2009 Genetic diversity and pedigree analysis of the Finnsheep breed *J. Anim. Sci.*, 87:1598-1605.

MAC CLUER, J., BOYCE, B., DYKE, L., WEITZKAMP, D., PFENNING, A., PARSONS, C., 1983. Inbreeding and pedigree structure in Standardbred horses. *J. Hered.* 74: 394-399.

MAIGNEL, L., BOICHARD, D., VERRIER, E. (1996). Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. *Interbull Bull.* (14), 49.

MÁRQUEZ, G. C., SPEIDEL, S. E., ENNS, R. M., GARRICK, D. J. 2010 Genetic diversity and population structure of American Red Angus cattle. *J. Anim. Sci.*, 88(1): 59-68.

McMANUS, C., COBUCCI, J., BRACCINI NETO, J., PAIVA, S. 2011 Decision making in animal breeding programs and their consequences for animal production. *Rev. Bras. Reprod. Anim.*, Belo Horizonte, v.35, 2: 69-76

MEUWISSEN, T. H. E., WOOLLIAMS J. A. 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. *Theor. Appl. Genet.* 89:1019–1026.

NOMURA T., HONDA T., MUKAI F. 2001. Inbreeding and effective population size of Japanese black cattle. *J. Anim. Sci.* 2001: 366-370.

NOTTER D. R., 1999 The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. *J. Anim. Sci.*, 77:61-69.

NUNNEY, L. 1999 The effective size of a hierarchically structured population. *Evol.*, 1-10

OBSERVATORIO GANADERO (2012). Producción de carne bovina de Argentina: Análisis de factores determinantes. Observatorio de la Cadena de la Carne Bovina de Argentina, informe N°1. Buenos Aires, Argentina. 56 pág.

OLLIVIER, L., JAMES, J.W. 2004. Predicting the annual effective size of livestock populations. *Genet. Res.* 84: 41-46.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008). 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>.

REARTE, D. 2003 El futuro de la Ganadería Argentina, Programa Nacional de Investigación Carne y Leche, INTA, Bs.As.

REARTE, D. 2011 Situación actual y prospectiva de la ganadería argentina, un enfoque regional. Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Vol 19, Cap 3-4: 46-49

REED D.H. 2005 Relationship between population size and fitness. *Conserv Biol*, 19: 563–568

REIST-MARTI S.B., SIMIANER H., GIBSON J., HANOTTE O. & REGE J.E.O. 2003 Weitzman's approach and conservation of breed diversity: an application to African breeds. *Conserv. Biol.* ,17: 1299–311

ROBERTSON A.1953. A numerical description of breed structure. *J. Agric. Sci.* 43:334-336.

ROCHAMBEAU de, H. FOURNET-HANOCQ F, VU TIEN KHANG, J. 2000 Measuring and managing genetic variability in small populations. *Ann. Zootech.* 49: 77–93

RON GARRIDO, L., BIRCHMEIER, A. N., MUNILLA, S., CANTET, R. J. C. 2007 Evaluación de la diversidad genética y estructura poblacional en bovinos de carne. Tesis de maestría. Programa de Biometría y Mejoramiento. Escuela para graduados Alberto Soriano. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

RON GARRIDO, L., BIRCHMEIER, A. N., MUNILLA, S., CANTET, R. J. C. 2008 Estimation of effective population size using bivariate discrete distributions for modeling family size in beef cattle. *Livest. Sci.*, 117: 43-51.

TORO, M.A., CABALLERO, A. 2005 Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations *Phil. Trans. Roy. Soc. Series B*, 360: 1367-1378

VAN TASSEL, C. P., VAN VLECK, L. D. 1991 Estimates of genetic selection differentials and generation intervals for four paths of selection. *J Dairy Sci.* 74:1078–1086

VOZZI, P.A., MARCONDES, C.R., BEZERRA, L.A.F., LOBO, R.B. 2007 Pedigree analyses in the Breeding Program for Nellore Cattle. *Gen Mol Res* 29: 482-485

WANG J., CABALLERO A. 1999 Developments in predicting the effective size of subdivided populations *Hered.* 82: 212-226

WEIGEL, K. 2001. Controlling inbreeding in modern breeding programs. *J. Dairy Sci.* 84(E. Suppl.):E177-E184.

WHITLOCK, M. C., BARTON, N. H. 1997. The effective size of a subdivided population. *Genet.* 146:427–441.

WRIGHT, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genet.* 16:97–259.

WRIGHT S. 1943. Isolation by distance. *Genet.* 28:114-138.

WRIGHT S. 1951. The genetical structure of population. *Ann. Eugen.* 15: 323-354.

WRIGHT, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations Volume 2: the Theory of Gene Frequencies*, pág. 294–295. Univ. of Chicago Press, USA.