UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMÍA
COMISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
DOCTORADO EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
MARACAY

CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA DEL CERDO CRIOLLO VENEZOLANO PRESENTE EN LOS EDOS. APURE, BARINAS Y GUÁRICO, UTILIZANDO MARCADORES MICROSATÉLITES

RAFAEL GALÍNDEZ

Maracay, Diciembre 2013

Trabajo presentado como requisito final para optar al título de

Doctor en Ciencias Agrícolas

Ing. Agr. M.Sc. Rafael Galíndez

"CARACTERIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA DEL CERDO CRIOLLO VENEZOLANO PRESENTE EN LOS EDOS. APURE, BARINAS Y GUÁRICO, UTILIZANDO MARCADORES MICROSATÉLITES".

PhD. Gonzalo Martínez

Tutor

Dra. Catalina Ramis

Comité Consejero

Dr. José A. Aranguren

Comité Consejero

VEREDICTO

AGRADECIMIENTO

Mi más sincero agradecimiento al Profesor Gonzalo Martínez por su labor orientadora, apoyo y consejos oportunos para desarrollar el programa doctoral.

A los Profesores Catalina Ramis y José Atilio Aranguren por su paciencia, apoyo y enseñanza en la ejecución del trabajo de investigación.

A los Profesores Luís Ángulo, Ángela Bedoya, Greivan España, Ing. Gino Campos y la Técnico de Laboratorio Katy de Farías por su colaboración y apoyo desinteresado.

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico por el financiamiento a través del proyecto de grupo nº: PG 01 – 00 – 5844 – 2005.

Al Hato Masaguaral, Fundo Hato Viejo, Fundo La Tranca, Fundo Laurelito, Fundo Puerto España y Hato Santa Bárbara por permitir la toma de muestras de cerdos Criollos Venezolanos presentes en dichas unidades productivas.

Profundo agradecimiento a los habitantes y productores agropecuarios de Guayabal, El Socorro, Guadarrama y Cunaviche al guiarme y colaborar en la captura de los ejemplares de cerdos Criollos Venezolanos.

Al personal de la Escuela Superior de Agronomía Tropical y del Laboratorio de Biotecnología Animal – INIA.

Especial mención a los señores Félix Gutiérrez, Fabricio y Roberto Malavé, María Hernández y José Trechi.

DEDICATORIA

El resultado de la crianza durante la vida de las personas depende directamente de las enseñanzas y guías iniciales. En el hogar se forman los verdaderos hombres y mujeres, siendo la familia los pilares de la educación. Por ello, doy gracias a Dios por permitirme estar en una familia tan linda, ***"FAMILIA GALÍNDEZ"***. Especial dedicatoria a mi ***MADRE ELINA VICENTA GONZÁLEZ*** y mi ***PADRE JUSTO RAFAEL GALÍNDEZ***, quienes me enseñaron las cosas buenas de la vida, el amor, respeto y valores. Dedico este trabajo a las dos personas que me presentaron y enseñaron a amar la ***"UNIVERSIDAD", "LA CASA QUE VENCE LAS SOMBRAS"*****,** desde muy pequeño.

A mis viejos queridos…

TABLA DE CONTENIDO

	Página
TÍTULO	I
PRESENTACIÓN	II
VEREDICTO	III
AGRADECIMIENTO	IV
DEDICATORIA	V
TABLA DE CONTENIDO	VI
ÍNDICE DE CUADROS	IX
ÍNDICE DE GRÁFICOS	XII
ÍNDICE DE FIGURAS	XIV
ÍNDICE DE ANEXOS	XV
RESUMEN	XVI
ABSTRACT	XVIII
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	3
REVISIÓN DE LITERATURA	4
1. El cerdo Criollo y sus orígenes.	4
2. Biodiversidad y conservación.	5
3. Caracterización genética de cerdos Criollos y mejorados.	9
3.1. Marcadores moleculares.	10
3.2. Variabilidad genética.	11
3.2.1. Número Promedio de alelos por locus (A).	12
3.2.2. Porcentaje de loci polimórficos (P).	15
3.2.3. Frecuencias alélicas (p_i).	17
3.2.4. Heterocigosidad observada (Ho) y esperada (He).	20
3.2.5. Índice de contenido polimórfico (PIC).	24
3.2.6. Equilibrio Hardy – Weinberg.	26
3.3. Verificación de la probabilidad de exclusión como	

herramienta de control genealógico en poblaciones de cerdos. 28
3.4. Diferenciación genética. 31
3.4.1. Estadísticos “F” y “G_{ST}”. 31
3.4.1.1 Índice “F_{IT}”. 31
3.4.1.2. Índice “F_{IS}”. 33
3.4.1.3. Índices “F_{ST}” y “G_{ST}”. 37
3.4.2. Distancias genéticas. 40
3.4.3. Análisis de agrupamiento. 44
3.5. Análisis de la estructura de las poblaciones y asignación de individuos a clúster. 51
MATERIALES Y MÉTODOS. 54
1. Generalidades. 54
2. Obtención de las muestras. 55
3. Laboratorio. 57
4. Protocolos de extracción de ADN. 57
5. Visualización de la calidad y cantidad de ADN extraído. 58
6. Amplificación de ADN. 59
7. Tipificación de los fragmentos amplificados. 61
8. Análisis estadístico. 62
8.1. Variabilidad genética. 62
8.2. Probabilidad de exclusión. 62
8.3. Diferenciación genética 63
8.4. Estructura de las poblaciones 63
RESULTADOS Y DISCUSIÓN 65
1. Estandarización de protocolos. 65
1.1. Extracción de ADN. 65
1.2. Tipificación de los fragmentos. 66
2. Variabilidad genética. 67
2.1. Número promedio de alelos por locus. 67

2.2. Porcentaje de loci polimórficos. 70
2.3. Frecuencias alélicas. 73
2.4. Heterocigosidad observada (Ho) y esperada (He). 75
2.5. Índice de contenido polimórfico (PIC). 80
2.6. Equilibrio Hardy – Weinberg. 83
3. Verificación de la probabilidad de exclusión como herramienta de control genealógico en poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y poblaciones referenciales. 86
4. Diferenciación genética. 90
4.1. Estadísticos “F” y coeficiente de diferenciación genética “G_{ST}”. 90
4.1.1. Índice “F_{IT}” 90
4.1.2. Índice “F_{IS}”. 92
4.1.3. Índices “F_{ST}” y “G_{ST}”. 94
4.2. Distancias genéticas. 96
4.3. Análisis de agrupamiento. 99
5. Análisis de la estructura de las poblaciones y asignación de individuos a clúster. 107
CONCLUSIONES 113
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 115
ANEXOS 129

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Título	Página
1	Número de alelos por locus (microsatélites) de cerdos Criollos y mejorados reportados por varios autores.	13
2	Porcentajes de loci polimórficos reportados para varios grupos raciales de cerdos de diferentes países.	16
3	Frecuencias alélicas promedio para varios loci marcadores microsatélites en el grupo racial de cerdos Chato murciano puros y cruzados.	18
4	Heterocigosidades observada y esperada por locus en varias poblaciones de cerdos europeos y asiáticos.	22
5	Índice de contenido polimórfico de varios loci microsatélites para las razas de cerdos Pietrain y Duroc.	26
6	Probabilidad de exclusión para cada locus con la ausencia de información de los dos progenitores (PE2), de uno de los progenitores (PE1) para distintas poblaciones de cerdos.	30
7	Valores de "F_{IT}" para varios locus microsatélites de cerdos encontrados para varias razas europeas, chinas y latinoamericanas.	33
8	Coeficientes de endocría "F_{IS}" para varios microsatélites reportados en razas porcinas chinas, europeas y latinoamericanas.	35
9	Valores de coeficiente de endocría "F_{IS}" para varias razas de cerdos en estudios realizados en México y China.	36
10	Índices de fijación "F_{ST}" y "G_{ST}" para varios loci (microsatélites) y promedio total de varias poblaciones que incluyen cerdos Criollos y mejorados.	39
11	Distancia genética estándar de Nei para varias	

	poblaciones de cerdos ibéricos y de la raza Duroc.	42
12	Distancia genética estándar de Nei para varias poblaciones de cerdos criollos y mejorados en México.	43
13	Marcadores microsatélites utilizados en el análisis de diversidad genética del cerdo Criollo venezolano.	60
14	Concentración y volumen de los componentes usados en la mezcla (Mix) para PCR.	61
15	Número de alelos por locus (microsatélites) de las muestras de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	68
16	Frecuencias alélicas (%) para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y cuatro referenciales.	71
17	Heterocigosidades observada y esperada para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos.	76
18	Heterocigosidades observada y esperada para 14 microsatélites en cerdos de origen ibérico, razas comerciales y total de todas las poblaciones incluyendo los cerdos Criollos venezolanos.	77
19	Índice de contenido polimórfico para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	80
20	Equilibrio Hardy – Weinberg para 14 microsatélites en cinco poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	84
21	Probabilidad de exclusión para cada locus*, con ausencia de información de los dos progenitores (PE2), con ausencia de información de uno de los progenitores (PE1) para la combinación de poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	87

22	Probabilidad de exclusión para cada locus*, con ausencia de información de uno de los progenitores (PE1) para cada población de cerdos Criollos venezolanos y razas comerciales.	89
23	Estadísticos “F” y “G_{ST}” por marcador para el promedio de todas las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	91
24	Estadístico “FIS” para cada población de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	93
25	Distancia genética Cavalli - Sforza (DC) para varias poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	96
26	Distancia genética (DA) de Nei (1983) para varias poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.	97
27	Proporción de miembros de cada población de cerdos predefinida asignada a cada uno de los seis posibles clústeres, a partir de los genotipos de 14 microsatélites por individuo.	110

ÍNDICE DE GRÁFICOS

Gráfico	Título	Página
1	Dendrograma basado en la Distancia Genética de Nei, construido con el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), considerando razas de cerdos asiáticos, silvestres y comerciales.	46
2	Dendrograma basado en la Distancia Genética de Nei (D_A), construido con el método del vecino más cercano; entre 25 razas de cerdos de América y Europa.	48
3	Representación gráfica tridimensional del análisis factorial de correspondencia de cerdos en Uruguay. Referencias: IB: ibérico, CL: celta, BK: Berkshire, DC: Duroc, LD: Landrace, LW: Large White, P: Pietrain.	50
4	Representación gráfica del análisis de estructura de poblaciones de cerdos, obtenida mediante el programa Structure para 9 agrupaciones raciales y K=2 a K=9. Referencias: PR: Pampa Rocha; IB: ibérico; CL: celta; BK: Berkshire; DC: Duroc; P: Pietrain; LW: Large White; LD: Landrace; MS: Meishan.	52
5	Dendrograma basado en la distancia Genética Cavalli – Sforza (D_C), construido con el método del vecino más cercano; entre 6 variedades de cerdo Criollo venezolano, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.	100
6	Dendrograma basado en la distancia Genética de Nei (D_A), construido con el método del vecino más cercano; entre 6 variedades de cerdo Criollo venezolano, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.	102
7	Representación gráfica tridimensional del análisis	

	factorial de correspondencia, representando a los grupos de cerdos Criollos venezolanos, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.	105
8	Expresión gráfica del análisis de estructura de poblaciones, obtenida mediante el programa Structure para 10 agrupaciones de cerdos (K=2 a K=10) Criollos venezolanos y referenciales.	108

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Título	Página
1	Municipios del los estado Apure, Barinas y Guárico donde se tomaron las muestras de los cerdos Criollos venezolanos.	54
2	Cerdos Criollos venezolanos (negro, rojo, manchado).	55
3	Gel de agarosa al 0,8%, mostrando el ADN extraído de las muestras de cerdos Criollos venezolanos. Carril 1: marcador Lambda (50 ng/µL), carriles 2 – 20: ADN de cerdos Criollos venezolanos.	65
4	Gel de poliacrilamida 6% mostrando los fragmentos de ADN amplificados (microsatélite SW240) de 22 cerdos Criollos venezolanos (Carriles 1 – 22), Carril 23: marcador de pares de bases, (25 bp DNA Step Ladder).	67
5	Proporción del genoma individual de cerdos Criollos venezolanos Guayabal (G) asignada a los 6 clúster elegidos, considerando 14 microsatélites.	111
6	Proporción del genoma individual de cerdos Criollos venezolanos El Socorro (S) asignada a los 6 clúster elegidos, considerando 14 microsatélites.	112

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo	Título	Página
1	Cerdos Criollos Venezolanos de Masaguaral criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	130
2	Cerdos Criollos Venezolanos de El Socorro criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	130
3	Cerdos Criollos Venezolanos de Arismendi criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	130
4	Cerdos Criollos Venezolanos de Guayabal criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	131
5	Cerdos Criollos Venezolanos de Capanaparo criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	131
6	Cerdos Criollos Venezolanos de Cunaviche criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).	131
7	Cerdos Criollos Venezolanos y Verraco de raza comercial (Large White), en rojo.	132

RESUMEN

Con el objetivo de caracterizar la diversidad genética del cerdo Criollo venezolano presente en los estados Apure, Barinas y Guárico, utilizando marcadores microsatélites, se analizaron muestras de ADN de folículos pilosos o sangre de 22 individuos de Masaguaral, 26 El Socorro, 31 Guayabal, 31 Arismendi, 29 Capanaparo, 32 Cunaviche, 29 alentejanos, 30 ibéricos, 21 Landrace y 14 Large White. Se analizaron en el Laboratorio de Genética Molecular del Centro de Investigaciones en Biotecnología Agrícola en el Instituto de Genética de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Se amplificaron 14 marcadores microsatélites por la técnica de PCR y se tipificaron los fragmentos mediante tinción con plata. Se calculó el número de alelos, frecuencias alélicas, contenido de información polimórfica, las heterocigosidades, equilibrio Hardy – Weinberg, probabilidad de exclusión, distancias genéticas, árboles filogenéticos, estadísticos "F", índice de Nei y análisis de la estructura de las poblaciones. El número de alelos por locus se ubicó entre 3,31 (alentejano) y 4,15 (Masaguaral) para un total de 63 alelos. Con excepción del marcador SW122 los demás loci resultaron polimórficos. Los alelos 155, 165 y 171 (S0225) están privados en la raza Landrace; el alelo 240 (S0227) está privado en la población de Arismendi; mientras que el alelo 219 está solo en los cerdos Criollos venezolanos. Las heterocigosidades y el índice de contenido polimórfico se ubicaron en el rango de 0,408 – 0,609, siendo la heterocigosidad esperada generalmente superior a la observada. Dentro de las poblaciones los marcadores en desequilibrio variaron entre dos (Masaguaral y Guayabal) y siete (Large White). La probabilidad de exclusión por población usando un panel de 10 marcadores se ubicó en valores superiores al 99%. Se observó moderada diferenciación genética (F_{ST} = 12,5%; G_{ST} = 13,6%) y un ligero aumento de homocigosis en algunas poblaciones (F_{IS} = 0,034 – 0,167). Las distancias genéticas revelaron que los grupos más cercanos son El Socorro y

Arismendi y estos a su vez muy cercanos a las razas comerciales. Los cerdos de Capanaparo y Guayabal se separan en un grupo distinto; mientras que los cerdos de Cunaviche se aproximan a los cerdos de la Península Ibérica. El análisis de agrupamiento utilizando las distintas metodologías corroboró la agrupación descrita, considerándose al final la existencia de seis clúster bien diferenciados. Se concluye que existe variabilidad genética dentro y entre los cerdos Criollos venezolanos y representan grupos definidos que justifican aplicar planes de conservación, multiplicación y mejora genética.

ABSTRACT

In order to characterized the Venezuelan Creole pig genetics diversity at Apure, Barinas and Guárico state, using microsatélites markers, were analyzed AND of hairless follicles or blood of 22 individual of Masaguaral, 26 of El Socorro, 31 Guayabal, 31 Arismendi, 29 Capanaparo, 32 Cunaviche, 29 Alentejanos, 30 Iberian, 21 Landrace and 14 Large White. They were analyzed in the Centro de Investigaciones en Biotecnología Agrícola, Instituto de Genética de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. 14 microsatellites markers were amplified for PCR technique and were typified with silver staining. Was calculated the alleles numbers, allelic frequency, polymorphic information content, heterozygosities, Hardy – Weinberg equilibrium, exclusion probability, genetics distances, phylogenetic trees, “F” statistics, Nei index and population structure analyses. Allele number by locus was between 3.31 (Alentejano) and 4.15 (Masaguaral) for 63 total alleles. With the exception SW122 marker the other loci were polymorphic. The 155, 165 and 171 (S0225) alleles are private in Arismendi; however, 219 allele is only in Venezuelan Creole pigs. The heterozygosities and polymorphic content index were in 0.408 – 0.609 range, being expected heterozygosities higher than observed. Within populations the disequilibrium ranges between two markers (Masaguaral and Guayabal) and seven (Large White). Exclusion probability by population using 10 markers was greater than 99%. Moderated genetic differentiation was observed (F_{ST} = 12.5%; G_{ST} = 13.6%) and sligth increase in homozygosis in some populations (F_{IS} = 0.034 – 0.167). Genetics distances revealed that that the closest groups are El Socorro and Arismendi and this are near commercial breeds. Capanaparo and Guayabal pigs are separate into a distinct group; while Cunaviche pigs are near to Iberian Peninsula pigs. The cluster analysis using different methodologies corroborated the grouping described, whereas in the end the existence of six distinct cluster. It is concluded that there is genetic variability

within and between the Venezuelan Creole pigs and represent defined groups that justify implementation of plans for the conservation, multiplication and genetic improvement.

INTRODUCCIÓN

Desde hace algunos años existe en el mundo un creciente interés por la preservación y conservación de los recursos genéticos autóctonos y Criollos. Es así como la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) ha impulsado un programa mundial para la conservación de la biodiversidad en el planeta. En América Latina algunos países como Argentina, Brasil, Cuba, México y Uruguay ya han adelantado estudios de sus especies nativas y Criollas, donde los cerdos Criollos han ocupado un lugar privilegiado. Dicho interés se debe a la pérdida de biodiversidad, que en el área de la producción animal, una de las causas tiene que ver con las técnicas modernas de genética poblacional aplicadas en forma masiva y errada en los rebaños de animales domésticos.

En el caso particular de los cerdos, el uso intensivo y concentrado de algunos grupos raciales como Large White, Landrace, Duroc y Hampshire, ha contribuido y acelerado la pérdida de la variabilidad genética presente en las poblaciones. Si bien es cierto que con programas intensos de selección se ha logrado aumentar los rendimientos en producción y calidad de carne; también es notorio que dichas prácticas han ocasionado el desplazamiento de muchos grupos raciales potencialmente valiosos, entre estos los cerdos Criollos, los cuales pudiesen expresar un comportamiento favorable o de interés para los productores como lo es, la resistencia a enfermedades. Estos últimos han sido poco estudiados, sobre todo en cuanto al comportamiento productivo se refiere. Esta situación es particularmente acentuada en Venezuela, donde sólo se conoce de los trabajos llevados a cabo por Hurtado (2004) y Hurtado *et al*. (2005, 2006). Dichos estudios trataron algunos aspectos morfológicos de los cerdos Criollos venezolanos, acompañados de la descripción preliminar de rasgos productivos particulares (peso adulto, tamaño de camada). Sin embargo, hasta ahora no se ha cubierto una premisa señalada por la FAO (2004): la planificación,

conservación y mejora de los grupos genéticos Criollos y autóctonos debe incluir el estudio genético molecular de estas poblaciones, de manera de separar los grupos y poder identificar sus orígenes. Dicha aseveración parte del hecho que las características del material genético presente en una unidad productiva, representan el insumo principal para realizar los ajustes necesarios en dichas unidades y así poder incrementar y/o mantener la producción sin poner en peligro la sostenibilidad del sistema, donde la permanencia en el tiempo de los animales de interés zootécnico con niveles productivos adecuados representa la piedra angular en estas unidades de explotación.

Muchos autores han señalado que los cerdos Criollos presentes en los países de Latinoamérica poseen un ancestro común que es el cerdo Ibérico, el cual fue traído en tiempos de la colonia por los habitantes de España (Ly y Diéguez, 1995; Barba *et al.*, 1998; Santana, 1999; Hurtado y González, 2000; Vadell, 2000). Una manera certera de verificar esta afirmación es realizar estudios valiéndose de las herramientas de genética molecular, los cuales han demostrado efectividad en la determinación de la lejanía o cercanía entre grupos poblacionales considerados distintos. Dentro de estos estudios la utilización de marcadores microsatélites para determinar el número de alelos, heterocigosidad, índice de contenido polimórfico, índices de fijación y distancias genéticas son procedimientos de común aplicación en la investigación de la divergencia genética entre grupos. La presente investigación pretende explorar la variabilidad genética presente dentro de los grupos de cerdos Criollos venezolanos, establecer sí existe diferencia genética entre los distintos grupos de cerdos Criollos venezolanos descritos por Hurtado *et al.* (2005), así como entre estos grupos y algunas razas especializadas de uso común en la producción porcina.

OBJETIVOS

General

- Caracterizar la diversidad genética del cerdo Criollo venezolano presente en los estados Apure, Barinas y Guárico, utilizando marcadores microsatélites.

Específicos

- Caracterizar la variabilidad genética existente dentro y entre las poblaciones del cerdo Criollo venezolano.
- Examinar la utilidad del panel de microsatélites propuesto en el control genealógico de las poblaciones, dentro de los programas de conservación y mejora del cerdo Criollo venezolano.
- Determinar la diferenciación genética y las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de cerdos consideradas, en pro de esclarecer sus orígenes y contribuir con los programas de conservación.
- Analizar la estructura de las poblaciones de los cerdos Criollos venezolanos Alentejano, Ibérico y de razas mejoradas incluidas en el estudio, así como la posible asignación de individuos a raza; de manera de coadyuvar con la gestión de los futuros programas de conservación.

REVISIÓN DE LITERATURA

1. El cerdo Criollo y sus orígenes.

Señalan Mariante *et al.* (2000) y Planas y Guerra (2000) que el término “Criollo” es comúnmente utilizado para señalar a los animales que son descendientes de las razas o grupos raciales traídos por los colonizadores. Esta aseveración fue expresada con anterioridad por varios autores, los cuales se referían específicamente a la procedencia de los cerdos Criollos, coincidiendo todos en el hecho de que los cerdos Criollos presentes en Latinoamérica, descienden del cerdo Ibérico, y que este fue traído por los españoles en tiempos de la colonia (Ly y Diéguez, 1995; Barba *et al.*, 1998; Santana, 1999; Hurtado y González, 2000; Vadell, 2000). Sin embargo, algunos autores señalan la introducción de grupos de cerdos de otras regiones. En este sentido, Velázquez *et al.* (1998) señalan que los cerdos negros Criollos cubanos aun cuando poseen rasgos corporales similares a los cerdos mediterráneos presentes en la región sur de España, pudiesen tener genes provenientes de cerdos prehispánicos presentes en las Islas Canarias, los cuales poseen un origen distinto a los troncos mediterráneos. Asimismo, Lemus *et al.* (2001) manifiestan que el cerdo Pelón Mexicano tiene entre sus ancestros no sólo al cerdo Ibérico, si no que ha recibido la influencia de grupos provenientes probablemente de Japón, China y Filipinas. Por otra parte, Dominique *et al*. (2000) manifiestan que el cerdo Criollo de Guadalupe, además de los genes del cerdo Ibérico, recibió genes provenientes de un cerdo nativo francés el cual fue llevado a estas islas en el siglo XVI.

Por muchos años Iberoamérica se ha constituido en una región del mundo en la que existen estrechos vínculos históricos, culturales y sociales entre los habitantes de los países que la componen. En el área de la producción animal estos vínculos se expresan (entre otras formas) por las

relaciones filogenéticas entre las razas de animales de interés zootécnico de los pueblos de la Península Ibérica y Latinoamérica. Estas relaciones incluso llegan hasta los sistemas tradicionales de explotación (Delgado, 2000); puesto que, la explotación de los cerdos Criollos en Latinoamérica se realiza de manera similar a las explotaciones de cerdos Criollos realizadas en Europa.

Los cerdos Ibéricos son originarios del cerdo del Mediterráneo (*Sus scrofa mediterraneus*), el cual a su vez es una forma intermedia entre sus dos ancestros: el Céltico (*Sus scrofa domesticus*), de orejas largas y colgantes (Francia, Inglaterra, Norte de Alemania, Dinamarca, Suecia y Noruega) y los de orejas cortas y erectas (Rusia) (Dubuc, 1986; Delgado *et al*., 2004). Todos estos grupos poseen un ancestro común: el Jabalí Europeo (Hurtado, 2004). Aparicio y Vargas (2002) realizaron una revisión sobre el origen del cerdo, manifestando que la mayoría de los autores coinciden en indicar al jabalí como el ancestro de la especie porcina actual, que durante el sexto milenio antes de Cristo llega a la Península Ibérica en dos vertientes principales, por el Norte el *Sus scrofa ferus* (cerdo europeo salvaje) y por el litoral mediterráneo el *Sus scrofa mediterraneus*, del cual desciende el actual cerdo Ibérico.

2. Biodiversidad y conservación.

Tal y como señala la FAO (2003), los recursos animales usados en las crías familiares, explotaciones agropecuarias o trabajos de ingeniería genética, representan un patrimonio mundial de inestimable valor. Esta afirmación no es realizada por casualidad, debido a que el afán de los criadores por aumentar sus rendimientos ha conducido a la utilización masiva de razas especializadas con fines productivos específicos. La aplicación errónea de los planes de selección dirigidos hacia caracteres económicamente importantes, ha sido en parte, responsable de la erosión

genética de muchas de las especies actualmente explotadas en las granjas. Esta reducción puede limitar en el futuro, la selección sobre caracteres que pudiesen ser vitales, mermando asimismo, la capacidad de los sistemas agropecuarios de mantener y mejorar la producción, socavando el principio sustentable que debe caracterizar estos sistemas (FAO, 2003; Russell *et al*., 2003). La erosión genética es alarmante; en Europa se han extinguido aproximadamente la mitad de las razas de animales domésticos reportadas a principios del siglo XX, del 50% restante, cerca del 40% se encuentra en peligro de extinción en un tiempo no mayor a 20 años (FAO, 2003). En América, aun cuando los datos no son exactos, se estima que más de un tercio de las razas de las especies de interés zootécnico poseen poblaciones muy pequeñas o insignificantes (FAO, 2003). En otras regiones del mundo la situación es similar, estimando los estudios que alrededor del 30% de las razas de animales domésticos corren riesgos de extinción, y que cada mes desaparecen seis razas. Lo que llama la atención es que dentro de este abanico de razas de los animales de interés zootécnico que se encuentran en peligro de desaparecer, aproximadamente la mitad se encuentran en países desarrollados (FAO, 2003). La razón es conocida: el carácter especializado de la producción pecuaria moderna; la cual utiliza un número reducido de razas para producir altos volúmenes de carne, leche o huevos con grandes cantidades de alimentos y brindando condiciones reguladas a los animales bajo explotación. La difusión de estos sistemas en los países latinoamericanos representa un alto riesgo para las razas locales. Está demostrado que en los países de la franja tropical la producción pecuaria utilizando razas especializadas tiene limitantes; por una parte, por las condiciones ambientales imperantes y por otra, por la baja disponibilidad de insumos para sostener estas producciones. Por ello, la conclusión de muchos investigadores y organizaciones apunta a que la producción pecuaria intensiva basada en tecnologías importadas, no es asequible ni sostenible para la mayoría de los países en desarrollo (FAO, 2003).

Algunos factores imprevisibles como fluctuaciones del mercado, necesidades sociales, enfermedades y necesidades de nutrición humanas pudiesen ser resueltos con la variabilidad genética presente en las razas de los animales de granja, ya que estas pueden ofrecer a los agricultores nuevas oportunidades para seleccionar u obtener nuevas razas que puedan reaccionar ante los cambios que pudiesen suscitar (FAO, 2003).

Las razas autóctonas generalmente poseen cualidades que son producto de la adaptación al medio ambiente donde se han desarrollado, dentro de estos rasgos productivos son señalados la resistencia a enfermedades, elevada fertilidad, calidad de los productos y producción aceptable con alimentos de baja calidad nutricional (Tena, 2000; Vásquez *et al.*, 2000; Sierra *et al.*, 2005).

Según Dobao y Mujica (2000) la conservación de las razas autóctonas debe ser punto de honor de los países en vía de desarrollo, por las organizaciones supranacionales y por las asociaciones de productores, recalcándose que el beneficio de estas acciones se centra en:

- Defensa de la biodiversidad, tema obligatorio en la agenda medioambiental de muchos países.
- En muchos casos constituye el único medio de vida para la población humana en determinadas regiones; el fomentar la producción en estas zonas pudiera reducir la migración hacia las ciudades.
- Sus productos únicos pueden ir a mercados especializados, lo cual redundaría en un valor agregado que retribuirá a los mismos productores.

Entre las interrogantes que pudiesen tener los productores, técnicos, entes gubernamentales e investigadores están: ¿Cómo mantener la diversidad genética de los animales domésticos?,¿cuál material genético

conservar?. En la vía de diseñar planes concretos y adecuados de preservación y rescate de los recursos genéticos autóctonos, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación ha propuesto los siguientes pasos a seguir (FAO, 1995):

- Realizar un censo de los recursos genéticos animales presentes en cada país.
- Aplicación de políticas estatales que conlleven al manejo integral de los recursos genéticos animales.
- Caracterización económica y productiva de las razas.
- Estudio genético molecular comparativo de las razas presentes.

Por otra parte, es necesario remitirse a un documento publicado por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, en el cual se listan una serie de actividades a realizar para cumplir con el objetivo de mantener la diversidad; entre estas se mencionan (FAO, 2003):

- Inventario y caracterización mundial de los recursos genéticos animales.
- Formulación y aplicación de estrategias de ordenación.
- Vigilancia, capacitación e investigación.
- Detección de las razas que corren peligro de extinción y aplicación de las medidas de protección.
- Fomento de la conservación de las razas en peligro en sus hábitats de origen.
- Mejora de la capacidad genética de los animales en el mundo en desarrollo.

En este sentido y sabiendo que las estrategias de conservación de los recursos genéticos animales de interés zootécnico puede coadyuvar al

sostenimiento y aumento de la variedad de alimentos para consumo humano, se deben adoptar políticas nacionales que promuevan dichas acciones, donde intervengan todos los entes relacionados a la producción animal, sean estos públicos o privados; para de esta manera y combinando esfuerzos se cumpla con el objetivo principal: **“ Una Producción Animal Sostenible”**, cónsona con el ambiente y los objetivos sociales planteados.

3. Caracterización genética de cerdos Criollos y mejorados.

El objetivo principal de los trabajos de caracterización genética animal es detectar la variabilidad genética entre y dentro de poblaciones animales, este concepto converge plenamente con uno de los objetivos del mejoramiento animal: detectar la variación existente dentro de las poblaciones o entre varias poblaciones. La diferencia radica en que en el caso del mejoramiento animal por métodos tradicionales (estadísticos) se estima el mérito genético a partir del fenotipo; sin embargo herramientas modernas permiten detectar a nivel molecular la presencia o no de alelos específicos. Generalmente en los trabajos que estudian diversidad animal, la variabilidad se puede medir a nivel fenotípico o a nivel genético utilizando marcadores moleculares (Revidatti, 2009). Lo interesante es que muchos autores coinciden en señalar que la diferenciación genética es mayor dentro de cada población que entre poblaciones (Cañón *et al*., 2001; Fang *et al.*, 2009). En todos los casos existen procedimientos y programas estadísticos que permiten estimar la variabilidad dentro de la población o comparar entre poblaciones; lo importante es saber que la diversidad dentro de una población o raza es muy importante en los procesos de selección; mientras que cuando la estrategia de mejora es cruzamiento la diversidad entre poblaciones o razas es la que cobra importancia (García y Cañón, 2007).

3.1. Marcadores moleculares

Con este nombre se designan a fragmentos específicos de ADN los cuales son fácilmente identificables dentro del genoma de cualquier especie, adicionando el hecho que se pueden marcar genes o cualquier carácter de interés (Greenfacts, 2009). Revidatti (2009) emitió un concepto que coincide con el citado anteriormente, estableciendo que los marcadores moleculares son *loci* que poseen rasgos que son detectables y que pueden variar de un individuo a otro, por tanto son polimórficos.

Existe una gran variedad de marcadores moleculares que se utilizan o han utilizado para estudio de la variación genética. En principio en los años 50`s se utilizaron los grupos sanguíneos y polimorfismos bioquímicos (Warwick y Legates, 1980), a finales de la década de los años 80`s la técnica de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (Mullis y Faloona, 1987) potencializó el estudio de la variación genética directamente en el ADN, ya que dicha reacción permite la amplificación o reproducción en laboratorio de un fragmento específico de ADN (Aranguren – Méndez, 2002). Dentro de los marcadores moleculares más utilizados en la actualidad se mencionan los polimorfismos de la longitud de fragmentos de restricción (RFLP`s, Restriction Fragment Length Polymorphisms), ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD`s, Randomly Amplified Polymorphic DNA), polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados (AFLP, Amplified Fragment Length Polimolimorfism), ADN mitocondrial y microsatélites, entre otros (Aranguren – Méndez *et al.,* 2005). Los marcadores moleculares del tipo microsatélites son en la actualidad los más usados para el estudio de variabilidad genética de muchas especies. Son secuencias de 1 a 6 pares de bases intercaladas en el genoma y la variabilidad está determinada por el número de repeticiones de los pares de bases (Montenegro, 2012). Estos últimos marcadores presentan ventajas cuando son comparados con otros marcadores moleculares (Aranguren - Méndez *et al.,* 2005):

- Presentan un elevado grado de polimorfismo.
- Son codominantes (se puede distinguir entre individuos homocigotos y heterocigotos).
- Son fáciles de medir y analizar.
- Son repetitivos y automatizables.

Por otra parte, uno de los principales aspectos que deben ser considerados en los estudios genéticos que utilizan cualquier tipo de marcador molecular es el polimorfismo; es decir, que en un locus, se presente más de una alternativa para el carácter en estudio. La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación ha establecido que para que un marcador del tipo microsatélite sea utilizado para estudios de diversidad genética debe reunir los siguientes requisitos (FAO, 2004):

a. Debe ser de dominio público.
b. No debe mostrar ligamiento.
c. Debe exhibir herencia mendeliana.
d. Debe mostrar por lo menos cuatro (04) alelos.
e. La información de los microsatélites debe estar publicada.
f. No debe presentar alelos nulos.
g. Son preferibles los loci microsatélites que pueden ser usados en varias especies relacionadas.

3.2. Variabilidad genética.

La variabilidad o diversidad genética puede ser evaluada por el número de alelos por locus, número promedio de alelos para todos los loci, porcentaje de loci polimórficos, frecuencias alélicas, heterocigosidad observada, heterocigosidad esperada, índice de contenido polimórfico y equilibrio Hardy – Weinberg (Li *et al.*, 2004).

3.2.1. Número promedio de alelos por locus (A).

El número de alelos por locus se obtiene a través del conteo directo de todos los alelos presentes; asimismo se asume que cuando se observe un solo alelo, el individuo es homocigoto para ese locus, excluyendo de esta manera la ocurrencia de alelos nulos (Revidatti, 2009). El número promedio de alelos por locus se define como la sumatoria de todos los alelos en todos los loci, dividido entre el número de loci. La fórmula a utilizar es la siguiente (Vicente de *et al.*, 2004):

$$A = (1/K)\sum_{i=1}^{K} n_i, \quad \text{donde:}$$

K = número de loci.

n_i = número de alelos detectados por locus.

En el Cuadro 1 se muestra el número de alelos encontrados para algunos de los loci microsatélites recomendados por la FAO (2004) para estudios de diversidad de cerdos, en los distintos trabajos consultados. El número de alelos oscila entre 1 y 24, las menores diferencias se observan en los loci S0218, SW857 y SW632. En el mismo, son evidentes las diferencias entre uno y otro trabajo; sin embargo, en todos los loci estudiados se observa polimorfismo. El caso excepcional se observa en el microsatélite S0215, el cual se presentó monomórfico en dos de los trabajos consultados. Es probable que la presencia de un solo alelo en este microsatélite sea consecuencia de alelos nulos, que tal y como refiere Aranguren – Méndez (2002) es producto de una mutación en el punto de hibridación del cebador.

La mayor diferencia en el número de alelos detectados se observa en el locus microsatélite SW24. Sin embargo, es necesario recalcar que probablemente la diferencia entre las dos investigaciones se derive del hecho de que, en el reporte de Martínez *et al.* (2007) la investigación se basó en Cerdo Negro canario, cuya población, según los autores es muy homogénea

y de baja variabilidad genética debido al aislamiento geográfico, lo que contrasta con el gran número de alelos detectados en el Jabalí de la Reserva de Doñana (Landi *et al.,* 2012).

Cuadro 1. Número de alelos por locus (microsatélites) de cerdos Criollos y mejorados reportados por varios autores.

	Referencias Bibliográficas								
Marcador	**a**	**b**	**c**	**d**	**e**	**f**	**G**	**h**	**i**
S0005	23	5	9	4	2	10	17	5	8
S0155	12	4	9	4	3	5	3	11	5
S0215	NR	1	5	1	2	NR	8	7	4
S0218	6	NR	NR	NR	4	NR	NR	NR	NR
S0225	15	3	9	5	3	NR	9	7	5
S0227	16	NR	4	4	4	2	5	NR	4
SW122	NR	3	NR	NR	4	NR	NR	24	NR
SW24	11	4	NR	2	3	8	11	24	4
SW240	NR	2	9	3	NR	7	5	14	10
SW632	NR	4	9	6	NR	NR	11	9	5
SW857	NR	4	9	NR	3	7	4	7	6
SW911	NR	5	8	4	3	5	7	10	3
SW936	NR	6	11	4	NR	6	11	8	8
SW951	NR	NR	5	2	5	3	5	9	3

a: Lemus *et al.* (2001); b: Peinado *et al.* (2003); c: Martínez *et al*. (2005b); d: Martínez *et al.* (2007); e: Chang *et al.* (2009); f: Delgado *et al.* (2009); g: Revidatti *et al.* (2009); h: Landi *et al.* (2011); i: Montenegro (2012); NR: no reportado.

Precisamente resalta el alto polimorfismo de los loci analizados en la población de jabalíes mencionada, lo cual pueda ser producto de la conservación y diferenciación de estos animales, que incluye el mantenimiento de varios grupos en forma separada; es decir, se mantienen como poblaciones cerradas, lo que a la postre, y como consecuencia de los procesos de deriva genética, resulta en diferenciación entre los grupos; esta observación coincide con la afirmación de Luetkemeier *et al.* (2010), autores

que evidenciaron mayor riqueza alélica en los cerdos silvestres cuando son comparados con los cerdos domésticos. Los resultados del número de alelos para cada marcador molecular son variables y dependen tanto de la raza utilizada como de la estirpe, sin dejar de lado que el proceso de domesticación ocasiona por sí mismo reducción de la variabilidad genética. Calvo *et al.* (2000) encontraron que los ocho marcadores utilizados (SW240, S0155, IGF1, SW857, S0002, SW122, S0225 y S0227) para estudiar las poblaciones de Chato Murciano, resultaron polimórficos, con valores que oscilaron entre dos (02) y cinco (05) alelos. En las razas europeas, las cuales incluyen animales sometidos a programas de mejora genética, cerdos Criollos y silvestres, se ha reportado un promedio de 5.72 alelos/locus (Laval *et al.*, 2000), 4.16 alelos/locus (Martínez *et al.*, 2003), 14.5 alelos/locus (SanCristobal *et al.*, 2003). Confirmando los datos presentados en el Cuadro 1; Li *et al.* (2004) evidenciaron un número de alelos/locus que osciló entre 13 y 35, con un promedio de 24.8, para 20 marcadores moleculares que utilizaron para el estudio de diversidad genética de diez (10) razas autóctonas chinas y la raza Duroc. En Latinoamérica Lemus *et al.* (2001) encontraron un promedio de 13.8 alelos/locus, en un intervalo que osciló entre 9 alelos (para el locus SW72) y 23 alelos (para el locus S0005) en un estudio de diversidad genética de las razas Pelón mexicano, Landrace, Large White, Hampshire y Duroc. Asimismo, Martínez *et al.* (2005b) reportaron un promedio de 8.15 alelos/locus con un mínimo de 4 alelos (para el locus S0227) y un máximo de 12 alelos (para el locus S0068), en una investigación basada en 20 loci microsatélites y que comprendió las razas Criollo cubano, ibérico, Chato murciano y Duroc. Es de resaltar que las diferencias observadas entre uno y otro trabajo probablemente tengan que ver con las razas utilizadas, los programas de reproducción inadecuados, la ubicación, separación geográfica de cada una de estas y el número de individuos, que generan composiciones genéticas particulares en cada subpoblación. En otro orden de ideas, es menester mencionar la ocurrencia de los

denominados alelos privados, los cuales se presentan solo en una población. Este aspecto fue observado en dos loci por Li *et al.* (2004) en cerdos Criollos chinos y en nueve loci en un estudio que involucró cerdos de razas comerciales y Criollo portugués (Vicente *et al*., 2008). Finalmente, Barker (1994) manifestó que para maximizar la utilidad de un marcador genético del tipo microsatélite en estudios de diversidad genética, este debería tener al menos cuatro alelos, debido a que de esta manera se reducen los errores de estimación. Por ello y considerando todos los estudios consultados, los marcadores considerados son útiles para el análisis de diversidad de las poblaciones de cerdos Criollos y mejorados.

3.2.2. Porcentaje de loci polimórficos (P).

El polimorfismo expresa diversidad en un locus en términos de la presencia de dos o más alternativas (alelos) para ese locus particular. Por otra parte, Aranguren – Méndez (2002) explica que un locus puede considerarse polimórfico si la frecuencia del alelo más común en la población es inferior al 95%.

Se calcula como el número de loci polimórficos entre el número total de loci, expresándose los resultados en porcentaje. La fórmula a utilizar es la siguiente (Vicente de *et al.*, 2004):

$P = (np_j/n_{total}) \times 100$, donde:

P = porcentaje de loci polimórficos.
np_j = número de loci polimórficos.
n_{total} = número total de loci.

Diversos estudios realizados en Latinoamérica, Europa y China (Cuadro 2) reflejan que la mayoría de los loci utilizados para estudios de

diversidad genética son polimórficos; es decir, presentan dos o más alternativas para cada locus analizado.

Cuadro 2. Porcentajes de loci polimórficos reportados para varios grupos raciales de cerdos de diferentes países.

	Marcadores Moleculares			
Grupos Raciales	**Totales**	**Polimórficos**	**Monomórficos**	**Porcentaje Polimórficos**
Mestizos de razas blancas y chinas[1]	338	338	0	100
Chato murciano[2]	8	7	1	87,5
Ibérico[3]	25	25	0	100
Pelón mexicano[4]	10	10	0	100
Negro de Los Pedroches[5]	26	26	0	100
Chato murciano[6]	26	25	1	96,2
Chinos[7]	26	26	0	100
Chinos[8]	20	20	0	100
Criollo cubano[9]	20	20	0	100
Pelón mexicano[10]	26	26	0	100
Varios[11]	21	18	3	85,7
Taiwanés[12]	19	19	0	100

1: Rohrer *et al.* (1994); 2: Calvo *et al.* (2000); 3: Martínez *et al.* (2000b); 4: Lemus *et al.*(2001); 5: Martínez *et al.* (2003); 6: Peinado *et al*. (2003); 7: Yang *et al.* (2003); 8: Li *et al.* (2004); 9: Pérez (2005); 10: Sierra *et al*. (2005); 11: Luetkemeier et al. (2010); 12: Chang *et al.* (2009).

Esta situación es favorable al momento de estudiar la diversidad genética, puesto que la presencia de una u otra alternativa para un gen, es lo que determina las diferencias entre las distintas poblaciones, llegando inclusive en algunos casos a estar presentes alelos particulares sólo en poblaciones específicas (alelos privados). Es por ello que Revidatti (2009) manifiesta que el polimorfismo de los alelos microsatélites utilizados en su estudio expresa variabilidad genética.

El polimorfismo no siempre es observado en todos los marcadores moleculares. En el Cuadro 2 puede evidenciarse que en dos estudios en los cuales se analizó la diversidad genética del cerdo Chato murciano, se presentaron dos loci monomórficos, los cuales corresponden a los marcadores moleculares microsatélites S0215 y S0227. En estos casos, tal y como lo señalan los autores, el número de alelos se reduce en estas poblaciones para todos los marcadores de manera general, llegando a ser en los casos mencionados de sólo un alelo presente en las subpoblaciones. Es probable que el aislamiento de esta raza respecto a las otras razas criollas y mejoradas ocasione que se fijen alelos como consecuencia principalmente de los procesos de deriva genética y selección tanto natural como artificial. Por otra parte, la ocurrencia de alelos nulos; es decir, que uno de los alelos no puede ser amplificado por la reacción en cadena de la polimerasa debido a mutaciones en los sitios de hibridación de los cebadores; ocasiona que ese individuo sea erróneamente clasificado como homocigoto para ese alelo (Dawson *et al.*, 1997).

3.2.3. Frecuencias alélicas (p_i).

Dado que los marcadores a utilizar (microsatélites) son codominantes, el número de alelos y su frecuencia de aparición se puede estimar directamente. Las frecuencias génicas hacen referencia a la constitución genética de una población, basándose en los genes presentes; es decir, hacen alusión a los alelos presentes en cada locus y sus respectivas proporciones (Falconer, 1970). Las frecuencias alélicas se pueden calcular considerando la siguiente fórmula (Warwick y Legates, 1980):

p_i = número de alelos “i” / número total de alelos, donde:

p_i = frecuencia del alelo “i”.

El Cuadro 3 refleja los resultados de las frecuencias alélicas encontradas para 20 loci microsatélites en poblaciones puras y cruzadas de la raza porcina Chato murciano. En el mismo es evidente que la mayor frecuencia promedio corresponde a los marcadores moleculares S0215 (1.000) y SW591 (0.932).

Cuadro 3. Frecuencias alélicas promedio para varios loci marcadores microsatélites en cerdos Chato murciano puros y cruzados.

Marcador	Alelos/Frecuencias alélicas					
	1	2	3	4	5	6
S0215	**1,000**					
S0355	0,787	0,213				
SW911	0,500	0,278	0,173	0,043	**0,006**	
SW936	0,329	0,268	0,171	0,147	0,079	**0,006**
SW632	0,701	0,181	0,111	0,007		
SW24	0,908	0,035	0,022	0,035		
S0227	0,889	0,111				
S0225	0,650	0,231	0,119			
SW122	0,640	0,330	0,030			
S0090	0,391	0,308	0,237	0,058	**0,006**	
S0226	0,722	0,172	0,106			
SW951	**0,932**	0,068				
S0228	0,590	0,410				
S0005	0,269	0,375	0,338	0,012	**0,006**	
S0386	0,480	0,294	0,153	0,073		
S0002	0,692	0,150	0,158			
SW857	0,652	0,219	0,056	0,073		
S0026	0,607	0,202	0,149	0,042		
S0155	0,616	0,317	0,061	**0,006**		
SW240	0,567	0,433				

Frecuencias alélicas en negrilla representan los extremos.

Fuente: Peinado *et al.* (2003)

Probablemente esta situación es producto de apareamientos consanguíneos; es decir, aquellos que no ocurren al azar, sino más bien entre individuos con algún grado de parentesco. Dicho sistema de reproducción conduce a la presencia en mayor proporción de algunos alelos en detrimento o desaparición, en casos extremos, de otros alelos.

Como se explicó con anterioridad la deriva genética ocasiona este tipo de comportamiento; puesto que, al estar cerradas las poblaciones (caso del Chato murciano) sin inclusión de genes nuevos, la tendencia es a fijar los alelos que están presentes en los individuos que componen esta población. Asimismo, la ocurrencia de alelos nulos pudiese ser la causa de los resultados observados (S0215).

Los loci microsatélites que menor frecuencia alélica (0.006) expresaron fueron SW911, SW936, S0090, S0005, SW72 y S0155, para los alelos 4, 5 y 6. Es menester recalcar, que si bien es cierto que estos alelos reflejan desventaja respecto a sus homólogos; también es notorio en el Cuadro 3, que en estos loci para el mismo locus existen varias alternativas, 4, 5 o 6 según el caso. Este hallazgo que expresa baja frecuencia alélica también fue descrita por Calvo *et al.* (2000) en los microsatélites SW240, S0155, SW857, S0002, SW122, S0225 y S0227; explicando los autores que probablemente los cruces con cerdos de otras razas filogenéticamente distantes, pudieron introducir genes nuevos en la población. En este mismo orden de ideas, Landi *et al.* (2011) expresan que una menor presencia de variantes alélicas también puede ocurrir por el aislamiento geográfico.

Por otra parte, es interesante mencionar que Canul *et al.* (2005) encontraron que no necesariamente el alelo más frecuente de un locus microsatélite en una población es el más frecuente en otra población, por tanto según los autores, estos loci pudiesen ser candidatos para ser utilizados para la comparación genética de poblaciones de cerdos Criollos.

Con la excepción del locus S0215, los resultados reflejan un alto grado de polimorfismo, puesto que la mayoría de los marcadores moleculares utilizados presentaron varios alelos, afirmación que se refleja en frecuencias alélicas menores a 1,0 en 19 de los 20 marcadores moleculares listados. Finalmente, tal y como establecen Thuy *et al*. (2006) las frecuencias de los alelos de un número suficiente de loci son útiles para la comparación genética entre razas.

3.2.4. Heterocigosidades observada (Ho) y esperada (He).

Se define como la frecuencia relativa de individuos heterocigotos para cualquier loci en la muestra de la población (Aranguren – Méndez, 2002). La heterocigosidad observada (H_o) se calcula mediante conteo directo, cuando se refiere al conteo de todos los genotipos de la población para todos los loci, se denomina heterocigosidad media observada. Se aplica la siguiente fórmula:

H_o = Nº IH/TI, donde:

H_o = heterocigosidad observada.
Nº IH = número de individuos heterocigotos.
TI = total de individuos.

La heterocigosidad esperada (H_e) se calcula mediante la siguiente fórmula (Vicente de *et al,* 2004):

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^{n} p_i^2, \quad \text{donde:}$$

H_e = heterocigosidad esperada.
p_i = frecuencia alélica.

En los estudios realizados el valor medio de heterocigosidad para cada locus varía ampliamente (Cuadro 4). Vicente *et al.* (2008) señalan valores (en su mayoría altos) que oscilan entre 0,18 y 0,76 para doce loci microsatélites reportados en cerdos Criollos portugueses.

El menor valor es evidenciado para el locus S0215 y el mayor valor para el locus SW857; el valor medio de todos los loci se ubica entre 0,62 y 0,67, valor cercano al reportado por Martínez *et al.* (2000a). Para el cerdo Salvaje Europeo y Criollos Chinos se observan valores similares que oscilan entre 0.29 y 0.85 (Luetkemeier *et al.,* 2010). Los reportes son análogos a los señalamientos de Lemus *et al*. (2001), Pérez *et al.* (2004) y Revidatti (2009), quienes expresan valores que oscilan entre 0,12 y 0,89 con un promedio cercano a 0,60, para la heterocigosis de 10 loci microsatélites. En los estudios citados se observa una alta variabilidad genética para estos loci microsatélites, puesto que según Montenegro (2012), cuando la heterocigosidad supera 0,5 se considera que la población tiene alta variabilidad genética; en el mismo orden de ideas Takezaki y Nei (1996) demostraron que marcadores con una heterocigosidad entre 0,3 y 0,8 son muy útiles para estudios de diversidad genética. Entre las explicaciones a esta situación Fang *et al.* (2009) lo atribuyen a la existencia de subestructura de la población y apareamiento entre linajes genéticamente separados, sobre todo en sitios donde se aplican programas de conservación y mejora de los cerdos Criollos; aun cuando Li *et al.* (2004) le atribuyen el aumento de la variabilidad genética medida como heterocigosis a una baja presión de selección. Valores bajos se evidencian en los loci S0005 (0.05) y S0228 (0.10) en el estudio de Landi *et al.* (2011), lo que expresa una reducción de la heterocigosis. Estos valores expresan disminución de la variabilidad genética de estos loci dentro de la población descrita, coincidiendo con los señalamientos de Martínez *et al.* (2000a) y Martínez *et al.* (2007).

Cuadro 4. Heterocigosidades observada y esperada por locus en varias poblaciones de cerdos europeos y asiáticos.

Marcador	Vicente *et al.* (2008)[1]		Luetkemeier *et al.* (2010)[2]		Landi *et al.* (2011)[3]	
	Ho	**He**	**Ho**	**He**	**Ho**	**He**
S0155	0,62	0,68	0,55	0,79	0,69	0,69
S0005	0,61	0,76	0,54	0,83	0,05	0,05
S0215	0,18	0,38			0,42	0,46
SW122	0,70	0,74			0,74	0,72
SW24	0,66	0,63	0,54	0,76	0,73	0,73
SW951					0,67	0,67
SW936	0,63	0,65	0,55	0,83	0,60	0,60
S0002	0,71	0,71	0,62	0,84	0,61	0,63
SW857	0,76	0,75	0,57	0,81	0,44	0,43
S0386					0,58	0,62
SW240	0,58	0,62			0,74	0,75
S0228	0,43	0,48	0,64	0,84	0,10	0,10
S0225	0,28	0,29			0,70	0,71
S0026	0,62	0,64	0,63	0,76	0,50	0,53
S0218			0,66	0,78		
S0226	0,70	0,67	0,51	0,85	0,52	0,55
S0227	0,22	0,23				
S0355	0,55	0,67	0,29	0,66	0,40	0,43
SW632	0,63	0,69	0,69	0,83	0,71	0,69
SW911	0,64	0,66	0,71	0,78	0,72	0,73
Media	0,62	0,67	0,61	0,81	0,56	0,57

1: Cerdo portugués; 2: Jabalí europeo, cerdos asiáticos, razas mejoradas; 3: Jabalí europeo.

Es necesario aclarar que probablemente la disminución de la variabilidad genética para los loci mencionados en el último estudio, sea

consecuencia del aislamiento geográfico de las poblaciones (poblaciones cerradas); conclusión que coincide con los señalamientos de Calvo *et al.* (2000) y Canul *et al.* (2005), los cuales trabajaron con poblaciones puras del cerdo Chato murciano y cerdo Pelón mexicano, respectivamente.

Por otra parte, resalta el hecho de que en la mayoría de los casos la heterocigosidad observada es menor que la esperada, diferencia que según Luetkemeier *et al.* (2010) manifiesta un déficit de heterocigosis por la presencia de alelos nulos. En el mismo orden de ideas Maudet *et al.* (2002) dejan abierta la posibilidad de que la subdivisión de las poblaciones (efecto Wahlund) y la pérdida de la neutralidad de la selección (en favor de la homocigosis) sean causas probables de las diferencias entre los dos índices de heterocigosidad.

En otro orden de ideas, estos mismos estudios se han llevado a cabo para identificar la diversidad genética, no de las poblaciones en conjunto, sino para verificar las diferencias entre estas. En este sentido, en el reporte de Martínez *et al.* (2004) se compararon las variedades del cerdo Ibérico, encontrándose heterocigosidades cercanas a 0.5 con pocas diferencias entre variedades, siendo los valores inferior para el Manchado de Jabugo que se ubicó en 0.44. Manifiestan los autores que está variedad ha sido sometida a un sistema de crianza muy cerrado y por ende ha sufrido pérdida de alelos, con la consecuente disminución de variabilidad. Esta resultado es comprobable con los trabajos de Calvo *et al.* (2000), Laval *et al.* (2000), Martínez et al. (2000a,b), Lemus *et al.* (2001), Yang *et al.* (2003), Fabuel *et al.* (2004), Li *et al.* (2004), Kim *et al.* (2005), Thuy *et al.* (2006), Vicente *et al.* (2008), Fang *et al.* (2009), Luetkemeier *et al.* (2010), Landi *et al.* (2011); puesto que estos autores evidenciaron diferencia en la heterocigosidad entre las poblaciones de cerdos Criollos y mejorados estudiados.

3.2.5. Índice de contenido polimórfico (PIC).

Según Aranguren - Méndez (2002) el PIC es indicativo de que tan informativo es un marcador en la población, considerando como base la frecuencia de sus alelos; señalando el mismo autor que sus valores oscilan entre 0 y 1. La fórmula de cálculo es la siguiente (Botstein *et al*., 1980):

$$\mathbf{PIC = 1 - (\Sigma_{i=1}^{n} p_i^2) - \Sigma\Sigma_{i=1 j=i+1}^{n-1\ n} 2p_i p_j^2, \text{ donde:}}$$

p_i y p_j = frecuencias del "*i – ésimos*" y "*j – ésimo*" alelos en un locus.

n = número de alelos.

El cálculo de este índice depende del número de alelos y sus frecuencias y aun cuando se ha señalado que no es suficiente para elegir los marcadores a utilizar (Revidatti, 2009); la información que proveen se puede clasificar según su magnitud (Martínez *et al.*, 2005b) de la siguiente manera:

- ✓ Valores superiores a 0,5: muy informativos.
- ✓ Entre 0,25 y 0,5: medianamente informativos.
- ✓ Menores a 0,25: poco informativos.

Diversos estudios se han llevado a cabo considerando el PIC como referencia; en este sentido, en Brasil se realizó un trabajo científico que involucró bovinos de la raza Nelore, en el cual se evaluó la importancia de cada locus en estudios de segregación. Para ello los autores se apoyaron en el cálculo del PIC como indicativo de su valor en estudios genéticos (Debenedetti *et al.*, 2000). Recientemente se condujo una investigación en cerdos Criollos, que involucró a los cerdos Criollo cubano, ibérico y animales de razas mejoradas (Duroc y Hampshire), afirmando el autor que el PIC es un indicativo de la información que aporta cada locus microsatélites (Pérez, 2005). En dicho trabajo los resultados reflejan que el PIC osciló entre 0,22 y

0,82; señalando el autor que estos índices coinciden con los marcadores que poseían el menor y el mayor número de alelos, respectivamente. Asimismo, se evidencia en el trabajo que catorce de veinte (70%) microsatélites analizados arrojaron valores del PIC superiores a 0,50, concluyéndose que dichos marcadores son muy informativos; y que además representan una herramienta muy importante para futuros estudios de paternidad y de asignación de individuos a las razas.

Por otra parte, en el Cuadro 5 se reflejan los resultados del PIC obtenidos en un estudio genético llevado a cabo en las razas de cerdo Pietrain y Duroc. En el mismo se puede observar que los valores extremos corresponden a 0,15 (S0227) y 0,78 (S0005) para la raza Pietrain y 0,14 (S0355) y 0,82 (S0005) para la raza Duroc.

En este caso particular, para la raza Pietrain el 64% (9) de los marcadores estudiados evidenciaron valores superiores a 0,50; mientras que para la raza Duroc el 71% (10) de los microsatélites exhibieron valores superiores al 50%; coincidiendo estos resultados con los obtenidos por Martínez *et al.* (2005b) y Pérez (2005), por lo tanto, la misma conclusión es aplicable. Otros autores han encontrado resultados similares (Li *et al.,* 2004, Thuy *et al.,* 2006; Vicente *et al.,* 2008; Chang *et al.,* 2009; Montenegro, 2012). Por su parte, Martínez *et al.* (2007) han reportado baja variabilidad genética expresada en valores bajos de PIC.

Por otra parte, es de resaltar que muchos investigadores coinciden en señalar que los marcadores moleculares con mayores valores de PIC son los que tienen mayor diversidad alélica (Pérez, 2005; Revidatti, 2009; Montenegro, 2012). Asimismo, la disminución del valor de PIC a menudo es relacionado con la presión de selección en caracteres cuantitativos, lo cual reduce la variabilidad genética (Li *et al.,* 2004). Otra teoría expresada por Landi *et al.* (2011) manifiesta que la reducción del PIC es producto de secuencias conservadas en el género *Sus* en poblaciones cerradas, que no necesariamente expresa disminución de la variabilidad genética.

Cuadro 5. Índice de contenido polimórfico de varios loci microsatélites para las razas de cerdos Pietrain y Duroc.

Locus	Raza	
	Pietrain	**Duroc**
S0155	0,69	0,67
SW240	0,75	0,57
SW72	0,30	0,73
S0227	0,15	0,24
S0005	0,78	0,82
S0101	0,55	0,53
SW911	0,60	0,67
SW951	0,40	0,35
S0386	0,47	0,45
S0090	0,41	0,61
SW857	0,71	0,53
S0355	0,55	0,14
SW936	0,56	0,61
SW24	0,71	0,73
Promedio	0,59	0,59

Fuente: Delgado *et al.* (2009)

3.2.6. Equilibrio Hardy – Weinberg.

El equilibrio parte del teorema Hardy – Weinberg, mediante el cual se establece que en una población grande con apareamiento al azar, en ausencia de migración, mutación y selección, las frecuencias génicas y genotípicas son constantes de una generación a otra (Falconer, 1970). Algunos factores como la deriva genética, subdivisión dentro de la población (Principio de Wahlund), coancestros y antepasados comunes, muestreo incorrecto y presencia de alelos nulos pueden causar el desequilibrio Hardy – Weinberg (Montenegro, 2012). En estos casos, si el desequilibrio ocurre en

un locus en algunas poblaciones podría asumirse que ha habido selección que afecta a dicho locus (efecto de arrastre) o que existan alelos nulos. Por el contrario, si una población se desvía del equilibrio en varios loci, puede sospecharse que existe subdivisión de la población, migración o la ocurrencia de apareamientos no aleatorios (Montenegro, 2012). Para detectar el posible desequilibrio presente en las poblaciones puede utilizarse la diferencia entre las heterocigosidades observada y esperada. En este sentido el cálculo del índice de fijación (F) (Wright, 1965) es útil para tales propósitos. Otros métodos comparan la distribución de genotipos observada con la distribución esperada, asumiendo que existe equilibrio Hardy – Weinberg. Entre estos métodos se menciona la prueba de χ^2, la cual arroja resultados aceptables cuando el número de individuos es grande y el número de alelos para cada locus es pequeño (Revidatti, 2009). Está prueba generalmente no es aplicable a estudios con microsatélites debido al gran número de genotipos que se generan (Wellek, 2004). Sin embargo, gracias a la ayuda de programas informáticos este inconveniente en la actualidad es superado utilizando el procedimiento de la simulación de Monte Carlo, mediante el cual se genera una distribución simulada de la población, repitiendo el procedimiento muchas veces y generando la probabilidad de equivocarse al rechazar la hipótesis nula; es decir la hipótesis de que los valores observados son iguales a los esperados; otros procedimientos usan algoritmos en Cadena de Markov para el cálculo no sesgado de la probabilidad exacta (Raymond y Rousset, 1995a,b; Revidatti, 2009).

El estudio del equilibrio de los marcadores puede realizarse dentro de cada población o en las poblaciones en su conjunto o totales. En este orden de ideas Calvo *et al.* (2000) demostraron que existen diferencias cuando se analizan las poblaciones de Chato Murciano puro (100% de equilibrio) y cuando se incluyen además de los puros a los individuos cruzados (75% equilibrio). Para este trabajo los loci microsatélites SW240 y S0002 se reportaron en desequilibrio Hardy – Weinberg, atribuyéndose el desbalance a

la presencia de exceso de heterocigotos para este marcador como consecuencia de la introducción de alelos poco frecuentes que provienen de otras razas a través del cruzamiento. Resultado similar fue reportado por Martínez *et al.* (2004, 2007) en las variedades del cerdo Ibérico. Por el contrario Chang *et al.* (2009) reportaron 15 de 19 (79%) loci microsatélites en desequilibrio, asumiéndose para este caso que el comportamiento es producto de un déficit de heterocigotos derivado del aumento de la consanguinidad en poblaciones cerradas o el efecto fundador, conclusión que ha sido esgrimida por Laval *et al.* (2000), Yang *et al.* (2003), Vicente *et al.* (2008) y Revidatti (2009) al estudiar cerdos de razas europeas, chinas y americanas, respectivamente. Recientemente Landi *et al.* (2011) observaron que casi todos los loci microsatélites utilizados para estudiar la diversidad genética del Jabalí europeo estaban en desequilibrio; empero al subdividir las poblaciones y tratarlas como razas (efecto Wahlund) el desequilibrio desaparecía. Por otra parte, Li *et al.* (2004), Kim *et al.* (2005) y Fang *et al.* (2009) evidenciaron desequilibrio en 2 a 10 poblaciones de cerdos Criollos chinos y coreanos para diferentes loci, refiriendo los autores que el aislamiento geográfico puede causar este efecto.

3.3. Verificación de la probabilidad de exclusión (PE) como herramienta de control genealógico en poblaciones de cerdos.

La PE para un marcador según Debenedetti *et al.* (2000), refleja la probabilidad de excluir la paternidad de un macho cualquiera en la población en relación a una pareja madre – hijo escogida al azar. Por otra parte, Aranguren - Méndez (2002) emite un concepto más amplio, puesto que define la PE como la probabilidad de que una asignación incorrecta de un progenitor (madre o padre) sea detectada por el análisis. La fórmula para el cálculo se expresa a continuación (Jamieson, 1994):

$$PE = \sum_{i=1}^{n} p_i(1 - p_i)^2 - \sum_{i>j=1}^{n} (p_i p_j)^2 [4 - 3(p_i + p_j)], \text{ donde:}$$

PE = probabilidad de exclusión

p_i ...p_n= frecuencias de los alelos.

Asimismo se puede calcular la probabilidad de exclusión combinada (PEC) para todos los loci, utilizando la ecuación propuesta por Jamieson y Taylor (1997):

$$PEC = 1 - (1 - PE_1)(1 - PE_2)(1 - PE_3)\ldots(1 - PE_k), \text{ donde:}$$

PEC = probabilidad de exclusión de paternidad combinada del panel de microsatélites utilizado.

k = número total de loci dentro del panel de microsatélites utilizado.

El Cuadro 6 muestra los valores de las probabilidades de exclusión para varios loci microsatélites en varios grupos raciales de cerdos. De manera general, se observa que existe consistencia en los índices reportados para los distintos grupos raciales; es decir, existe similitud en los valores de probabilidad. Sin embargo, se evidencia de la misma manera, que los valores reportados en el trabajo que incluyó la combinación de razas de color y blancas (VGR) los índices son ligeramente superiores, evidenciándose el mayor polimorfismo, probablemente como consecuencia de un número superior de alelos en las poblaciones. .Asimismo, es notoria la presencia de una tendencia de aumento de los valores cuando se cuenta con la información de al menos uno de los progenitores (PE1), situación que es de esperarse, puesto que la precisión aumenta en este caso; en otras palabras, la ubicación de la paternidad usando este análisis es más precisa cuando se tiene la información de uno de los progenitores.

Cuadro 6. Probabilidad de exclusión para cada locus con la ausencia de información de los dos progenitores (PE2), de uno de los progenitores (PE1) para distintas poblaciones de cerdos.

Locus/	**Pietrain**		**Duroc**		**VGR[2]**	**MP[3]**
Grupo Racial	PE2	PE1	PE2	PE1	PE1	PE1
S0155	0,324	0,505	0,302	0,475	0,605	0,629
SW240	0,405	0,584	0,210	0,390	0,586	0,501
SW72	0,050	0,171	0,362	0,541	0,351	
S0227	0,013	0,078	0,035	0,126	-----	0,152
S0005	0,449	0,624	0,524	0,690	-----	0,795
S0101	0,195	0,420	0,175	0,340	0,410	0,400
SW911	0,233	0,398	0,304	0,482	0,439	0,470
SW951	0,100	0,231	0,073	0,211	0,261	
S0386	0,146	0,289	0,135	0,275	0,320	
S0090	0,109	0,236	0,242	0,397	0,507	0,482
SW857	0,354	0,533	0,189	0,324	0,624	0,654
S0355	0,192	0,358	0,010	0,071	0,408	0,657
SW936	0,211	0,369	0,238	0,392	0,479	0,506
SW24	0,560	0,542	0,379	0,557	0,663	0,660
PEC[1]	0,976	0,999	0,978	0,999	0,999	0,999

1: Probabilidad de exclusión combinada, considerando todos los loci en conjunto; 2: promedio de las razas Pietrain, Duroc, Landrace y Large White; 3: promedio de las razas Pietrain, alentejano, Bísaro, Duroc, Landrace y Malhado de Alcobaça.

Fuente: Delgado *et al*. (2006, 2009); Vicente *et al.* (2008)

Los valores oscilan entre 0.010 para el marcador S0355 y 0.795 para el locus S0005. Es de hacer notar que la probabilidad de exclusión combinada (PEC) considerando la ausencia de información de los dos progenitores es alta (>0.97); asimismo, en los trabajos citados se han desarrollado un conjunto de catorce y doce microsatélites, respectivamente,

a ser utilizados en cerdos, cuya probabilidad de exclusión combinada es de 0.999, los cuales constituyen una herramienta muy útil para llevar los controles genealógicos y realizar sistemas de apareamiento dirigidos con la finalidad de reducir la consanguinidad, lo cual resulta muy útil en los programas de conservación y mejora genética (Martínez *et al.*, 2005b).

3.4. Diferenciación genética.

3.4.1. Estadísticos "F" y "G_{ST}".

Los estadísticos "F" representan las correlaciones entre unidades gaméticas en la población a diferentes niveles, siendo muy útiles para verificar la variación existente dentro y entre poblaciones Aranguren – Méndez *et al.* (2005). En este sentido, se analiza la estructura de la población y sus subdivisiones considerando los siguientes índices (Wright, 1965; Vicente de *et al.*, 2004):

3.4.1.1. Índice "F_{IT}".

Este índice explica la correlación que existe entre dos unidades gaméticas tomadas al azar del total de la población (Aranguren - Méndez *et al*., 2002; 2005). Puede tomar valores negativos y se calcula mediante la siguiente fórmula (Vicente de *et al*., 2004):

$$F_{IT} = 1 - (H_{op}/H_{ep}),$$ **donde:**

F_{IT} = coeficiente de endocría en el total de la población.

H_{op}= heterocigosidad promedio observada en un grupo de poblaciones.

H_{ep} = heterocigosidad esperada en la población total, estimada a partir de las frecuencias alélicas combinadas.

De manera general, los valores más bajos de F_{IT} reportados en la literatura consultada son señalados por Pérez *et al.* (2004) para un estudio del cerdo Criollo cubano (Cuadro 7). Por el contrario, en las otras investigaciones consultadas, se han reportado valores más altos para este coeficiente, oscilando dichos índices entre 0,110 para el locus SW857 y 0,794 para el locus S0215.

Esta última situación refleja, tal y como lo expresan los autores, un desequilibrio de las frecuencias genotípicas del total de la población con respecto a las frecuencias alélicas obtenidas; es decir, en el conjunto de la población existe una alteración de las frecuencias genotípicas esperadas probablemente por causas de apareamientos entre parientes.

En las investigaciones de Laval *et al*. (2000) y Yang *et al.* (2003) pudiesen estar ocurriendo apareamientos que no son aleatorios; ya que, en el primer caso con la excepción del cerdo salvaje europeo, las otras razas incluidas en el estudio pertenecen a sistemas intensivos especializados con el uso masivo de reproductores genéticamente mejorados; el segundo trabajo estudió razas chinas, las cuales, generalmente, vienen de poblaciones pequeñas y cerradas. En ambos casos la concentración de genes provenientes de los mejores reproductores es lo que pudiese estar ocasionando el aumento de los coeficientes de consanguinidad para la población considerada como un todo. La teoría es soportada por Vicente *et al.* (2008), los cuales establecen que los valores positivos reflejan déficit de heterocigotos (exceso de homocigotos) como consecuencia del desequilibrio presente en la población considerada como un todo. Agregan además que no solo los apareamientos consanguíneos causan el desequilibrio, sino que la presencia de alelos nulos puede ocasionar también la desviación de las proporciones esperadas, añadiendo que la subdivisión de la población (efecto Wahlund) puede causar también este efecto.

Cuadro 7. Valores de "F_{IT}" para varios locus microsatélites de cerdos encontrados para varias razas europeas, chinas y latinoamericanas.

	Referencia				
Locus	**a**	**b**	**c**	**d**	**e**
S0155	0,179	0,284	0,522	0,035	0,249
SW240	0,167	0,190	0,522	0,038	0,210
S0226	0,195	0,374	0,182	0,025	0,121
S0002	0,115	0,247	0,388		0,132
S0227		0,327	0,445	0,039	0,246
S0005	0,208	0,185	0,155		0,321
IGF1	0,112	0,165	0,325	0,037	0,286
SW122	0,266	0,138	0,476		0,167
S0225	0,075	0,458	0,277	0,032	0,429
S0178	0,152	0,154	0,302	0,038	0,358
SW911	0,194	0,362	0,225	0,038	0,096
SW951	0,017	0,409	0,364	0,038	
S0090	0,199	0,375	0,472	0,028	0,292
S0215	0,126	0,794	0,455	0,036	0,636
SW857	0,050	0,328	0,311	0,044	0,110
SW24	0,278	0,367	0,412		0,283
Total		0,306	0,330		0,239

a: Martínez *et al.* (2000b); b: Laval *et al*. (2000); c: Yang *et al.* (2003); d: Pérez *et al*. (2004); e: Vicente *et al.* (2008).

3.4.1.2. Índice "F_{IS}".

Para este caso el coeficiente de consanguinidad es interpretado como la asociación entre pares de genes homólogos, los cuales siguen la misma vía en el pedigrí desde los individuos fundadores u originales dentro de las subpoblaciones (Nei, 1973). También se entiende que representa la deficiencia o el exceso de heterocigotos dentro de cada población.

Al igual que el índice anterior puede tomar valores negativos y se calcula de la siguiente manera (Vicente de *et al*., 2004):

$F_{IS} = 1 – (H_{op}/H_{es})$, donde:

F_{IS} = coeficiente de endocría en la subpoblación.

H_{op}= heterocigosidad promedio observada en un grupo de poblaciones.

H_{es} = heterocigosidad promedio esperada, estimada a partir de cada subpoblación.

Manifiestan SanCristobal *et al.* (2003) que un exceso de homocigosis, denotada como valores de (F) mayores a cero, implica la existencia de consanguinidad en la muestra analizada. Por el contrario, un exceso de heterocigosis, expresada con valores de (F) inferiores a cero, manifiesta probablemente, manejos específicos conducentes a reducir la consanguinidad (principalmente apareamientos dirigidos). En la literatura se han reportado coeficientes de endocría para un locus y para grupos raciales (promedio de todos los loci en la subpoblación). En este sentido, en el Cuadro 8 se evidencian los coeficientes de endocría consultados para varios loci microsatélites utilizados para el estudio de diversidad genética. Los promedios oscilan desde valores menores a cero hasta valores altos y positivos. Los valores más bajos e incluso negativos son obtenidos por Landi *et al.* (2011); estos valores bajos expresan que los apareamientos consanguíneos son mínimos en la población analizada e inclusive puede ocurrir hibridación entre poblaciones aisladas (Landi *et al.*, 2011).

Cuadro 8. Coeficientes de endocría "F_{IS}" para varios microsatélites reportados en razas porcinas chinas, europeas y latinoamericanas.

	Referencia				
Locus	**a**	**b**	**c**	**d**	**e**
S0215	0,126			0,352	0,042
S0355	0,494	0,610		0,302	0,076
SW911	0,194		0,070	0,145	0,074
SW936	0,114			0,057	0,034
SW632	0,165		0,115	-0,050	-0,025
SW24	0,278	0,040	0,060	0,341	0,119
S0225	0,075	0,300	0,146	0,234	0,097
SW122	0,266		-0,002	0,452	0,024
S0090	0,199		0,018	0,462	0,061
S0226	0,195	0,350	0,105	0,133	0,109
S0155		0,290	0,040	0,481	0,033
S0218		0,280	0,090	0,000	
S0005		0,270	-0,009	0,095	0,185
S0026		0,170		0,333	0,056
S0227		0,440	0,24	0,425	
SW240			0,03	0,455	0,098
S0002			0,07	0,335	-0,143
SW857			0,07	0,260	0,211
SW951				0,234	0,005
S0386				0,326	0,224
S0228				0,090	-0,038
Promedio	0,165	0,280	0,052	0,274	0,028

a: Martínez *et al.* (2000b), b: Lemus *et al.* (2001), c: Laval *et al*. (2000), d: Yang *et al.* (2003), e: Landi *et al.* (2011).

Los valores negativos expresan exceso de heterocigosis. Se observan diferencias claras entre un trabajo y otro, lo cual puede tener su origen en la composición de la población analizada; no es lo mismo el análisis dentro de una población pura, que aquella población que incluye varias razas y los cruces entre estas.

En el caso del estudio de la homocigosis presente dentro de las razas; la literatura señala valores promedios para todas las razas de 0,28 y 0,24 (Cuadro 9). Promedio que reflejaría que de manera general los apareamientos no están ocurriendo al azar en las poblaciones estudiadas; por tanto, estos deben estar efectuándose entre parejas que son parientes.

Cuadro 9. Valores de coeficiente de endocría "F_{IS}" para varias razas de cerdos en estudios realizados en México y China.

Raza[a]	México[c]	Raza[a]	China[d]
Nayarit 1	0,25	Dong Shan	0,26
Nayarit 2	0,22	Gan Xi	0,23
Nayarit 3	0,30	JinHua	0,10
Guerrero	0,30	Jian Li	0,15
Tabasco	0,02	JianXing	0,28
Veracruz 1	0,26	HuaiNan	0,33
Veracruz 2	0,54	HaiNan	0,35
Landrace	0,31	Nan Yang	0,28
Large White	0,24	ShengXian	0,12
Hampshire	0,31	ShaziLing	0,29
Duroc	0,56	Duroc	-0,59
Promedio[b]	0,28	Promedio[b]	0,24

a: las razas criollas son definidas por la localidad; b: ajustado; c: Lemus *et al.* (2001); d: Li *et al.* (2004).

Este efecto es aún más notorio cuando se analizan las razas por separado, evidenciándose que el valor del coeficiente se eleva en algunos casos a niveles superiores a 0,5. Los datos reflejan que la homocigosis incrementa por causas de apareamientos consanguíneos, lo cual es más evidente en la raza Duroc del estudio de Lemus *et al.* (2001) y en la raza nativa HaiNan del estudio de Li *et al*. (2004).

De manera general se observa alta homocigosis en las poblaciones de animales autóctonos chinos y Criollos mexicanos, situación que es de esperar debido al número reducido de individuos que generalmente está presente en estas poblaciones y a la no introducción, en la mayoría de los casos, de razas nuevas (genes nuevos). Cabe resaltar el caso de la raza Duroc, la cual en el estudio que involucra razas Criollas mexicanas tiene un alto grado de consanguinidad (F_{IS} = 0,56), mientras que en el estudio que incluyó razas chinas existe un grado elevado de heterocigosis (F_{IS} = - 0,59) para la misma raza. Quizás la diferencia sea producida por un control superior de los apareamientos en el estudio realizado en China; mientras que por el contrario, en el caso mexicano los apareamientos se estén realizando sin control alguno; ocurriendo en esta raza apareamientos consanguíneos.

3.4.1.3. Índices "F_{ST}" y "G_{ST}".

Los índices "F_{ST}" y "G_{ST}" representan medidas de diferenciación genética entre poblaciones. La escala de medición oscila entre 0 y 1 (Nei, 1973); de esta manera se ha establecido la siguiente gradación (Vicente de *et al.*, 2004):

- 0,00 a 0,05 — Pequeña.
- 0,05 a 0,15 — Moderada.
- 0,15 a 0,25 — Grande.
- > 0,25 — Muy grande.

Las fórmulas de cálculo se establecen de la siguiente manera (Nei, 1973; Vicente de *et al.*, 2004):

$F_{ST} = 1 – (H_{es}/H_{ep})$, donde:

F_{ST} = coeficiente de endocría o índice de fijación.

H_{es} = heterocigosidad promedio esperada, estimada a partir de cada subpoblación.

H_{ep} = heterocigosidad esperada en la población total, estimada a partir de las frecuencias alélicas combinadas.

$G_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$, donde:

G_{ST} = Diferenciación genética de Nei (1973).

H_S = heterocigosidad promedio esperada dentro de las poblaciones.

H_T = heterocigosidad promedio esperada por locus en la población total.

Considerando la escala mencionada y los datos reportados por la literatura (Cuadro 10), se puede afirmar que de manera general en los cuatro estudios consultados, la mayor diferenciación genética está presente dentro de cada una de las poblaciones. En este sentido, en las poblaciones de cerdos europeos (Laval *et al.*, 2000) y chinos (Yang *et al.,* 2003), 0.27 y 0.22 de la diferenciación promedio (diferencia entre las frecuencias alélicas de los loci microsatélites estudiados) es observada entre una subpoblación y otra; mientras que, el restante 0,73 – 0,78 de la variación está presente dentro de las subpoblaciones. Aun así y considerando la escala propuesta, la diferenciación entre subpoblaciones es elevada, coincidiendo con los hallazgos de Luetkemeier *et al.* (2010) al estudiar el jabalí y razas mejoradas europeas. Explican estos últimos autores que el índice refleja apareamientos aislados dentro de cada región. En el caso del cerdo Pelón mexicano y las

razas chinas (Lemus *et al.*, 2001 y Yang *et al.*, 2003) la divergencia entre subpoblaciones es aún menor (0,08 y 0,11, respectivamente); creciendo así los valores de la diferenciación genética que se observa dentro de las subpoblaciones (0,92 y 0,89, respectivamente).

Cuadro 10. Índices de fijación "F_{ST}" y "G_{ST}" para varios loci (microsatélites) y promedio total de varias poblaciones que incluyen cerdos Criollos y mejorados.

	Referencia			
Locus	**Laval *et al.* (2000)[1]**	**Yang *et al.* (2003)[1]**	**Lemus *et al*. (2001)[1]**	**Fang *et al.* (2005)[2]**
S0215	0,74	0,16		0,29
S0355		0,04	0,15	0,36
SW911	0,31	0,09		0,21
SW936		0,05		0,25
SW632	0,28	0,07		0,21
SW24	0,33	0,11	0,09	0,24
S0225	0,37	0,06	0,12	0,28
SW122	0,14	0,04		0,33
S0226	0,30	0,06	0,10	0,24
S0155	0,25	0,08	0,16	0,11
S0218	0,24	0,07	0,08	0,20
S0005	0,19	0,07	0,08	0,16
S0026		0,11	0,12	0,11
S0227	0,12	0,04	0,10	0,21
SW240	0,17	0,12		0,18
SW857	0,28	0,07		0,14
SW951	0,32	0,17		0,21
Promedio[a]	0,27	0,08	0,11	0,22

a: reportado por los autores, 1: "F_{ST}", 2: "G_{ST}".

Cuando se analizan los valores de "F_{ST}" y "G_{ST}" por cada locus microsatélite estudiado, se aprecia que el locus que refleja mayor discrepancia entre las subpoblaciones es el S0215 (Cuadro 10), en otras palabras, es alta la diferencia entre las frecuencias alélicas de este locus entre las subpoblaciones. Por el contrario, los microsatélites que reflejan menor valor son S0355, SW122 y S0227; lo que evidencia que la mayor variación para este locus está presente dentro de las subpoblaciones.

3.4.2. Distancias genéticas.

Su uso se basa relaciones evolutivas entre poblaciones, y permiten obtener información para la caracterización de razas (Montenegro, 2012). Las distancias genéticas son calculadas a partir de las frecuencias alélicas y estas tienen a su vez un significado biológico, el cual dependerá del modelo de divergencia utilizado. En el análisis de microsatélites, los cuales por teoría son nulos; es decir no se ven afectados por la selección, la variabilidad está determinada principalmente por los procesos de deriva y mutación; sin embargo, por ser corto el período de tiempo en el estudio de razas (algunos cientos de años) el efecto de la mutación se puede ignorar debido a que en el modelo clásico de deriva genética – mutación, ésta última es importante cuando los periodos de tiempo (miles de años) son más largos (Montenegro, 2012). Existen opiniones encontradas sobre la distancia genética más efectiva a usar para estudiar las poblaciones ganaderas; sin embargo las correlaciones entre varias medidas de distancia son usualmente altas. Es de uso común calcular al menos dos medidas de distancia y examinar la similitud o diferencias entre ellas, y así concluir sobre la precisión o robustez del análisis aplicado (Revidatti, 2009); sin embargo, algunos autores han señalado que las distancias genéticas "D_C" (Cavalli– Sforza y Edwars, 1967; citado por Takezaki y Nei, 1996) y "D_A" (Nei *et al.,* 1983; citado por Takezaki y Nei, 1996) son las más precisas al reducir el coeficiente de variación y

arrojar topologías de árboles más concisas (Takezaki y Nei, 1996; 2008). A continuación se expresan las fórmulas pertinentes:

- ✓ **Distancia de cuerda (D_C; Cavalli – Sforza y Edwars, 1967, citado por Takezaki y Nei, 1996):**

$$\frac{}{} \qquad \frac{}{}$$

= Constante.

r = radio.

= número de alelos en el *"j – ésimo"* locus.

= frecuencias de los "*i – ésimos"* alelos en el "*j – ésimo"* locus en las poblaciones "*X"* y "*Y",* respectivamente.

- ✓ **Distancia "A" de Nei (D_A; Nei *et al*., 1983, citado por Takezaki y Nei, 1996):**

$$\frac{}{} \qquad \frac{}{}$$

r = radio.

= número de alelos en el *"j – ésimo"* locus.

= frecuencias de los "*i – ésimos"* alelos en el "*j – ésimo"* locus en las poblaciones "*X"* y "*Y",* respectivamente

Con la finalidad de obtener la distancia genética que separa a 10 variedades del cerdo Ibérico y la raza Duroc, Martínez *et al.* (2000b) realizaron los cálculos utilizando el método propuesto por Nei en 1972 (Cuadro 11). Dicho estudio refleja que la raza Duroc y las distintas

variedades del cerdo ibérico están genéticamente diferenciadas; la afirmación anterior es soportada por los valores de distancia genética encontrados entre las distintas variedades del cerdo Ibérico y la raza Duroc, los cuales oscilaron entre 0,33 y 0,57; para la distancia entre la raza Duroc y el Dorado Gaditano, y el Duroc y el Torbiscal, respectivamente. El mismo estudio evidenció la diferenciación entre el Manchado de Jabugo y las otras variedades de cerdo Ibérico, con valores de distancia cercanos a 0,40; reportándose además, valores inferiores para las distancias genéticas entre el resto de las variedades. Conclusiones similares fueron obtenidas por Martínez *et al.* (2003), señalando los autores la diferencia clara entre la raza Duroc y las distintas variedades de cerdo ibérico. En este trabajo se añadió una variedad nueva de cerdo Ibérico al análisis (Negro de Los Pedroches), el cual mostró las menores distancias con el Negro Lampiño (0.19) y el Negro Entrepelado (0,17), concluyendo así los autores que es muy posible que estas variedades hayan intervenido en los orígenes del Negro de Los Pedroches.

Cuadro 11. Distancia genética estándar de Nei para varias poblaciones de cerdos ibéricos y de la raza Duroc.

Pob[1]	RP	MA	EN	RE	LA	TO	SI	MN	MX	DO
MA	0,33									
EN	0,17	0,17								
RE	0,19	0,18	0,05							
LA	0,27	0,29	0,18	0,16						
TO	0,30	0,28	0,24	0,26	0,23					
SI	0,22	0,22	0,09	0,09	0,18	0,18				
MN	0,41	0,39	0,29	0,28	0,39	0,45	0,34			
MX	0,23	0,11	0,09	0,09	0,21	0,25	0,16	0,36		
DO	0,32	0,30	0,15	0,18	0,22	0,34	0,20	0,51	0,21	
DU	0,43	0,53	0,34	0,39	0,37	0,57	0,39	0,50	0,45	0,34

1: Población, RP: Retinto Portugués, MA: Mamellado, EN: Entrepelado, RE: Retinto Extremeño, LA: Lampiño, TO: Torbiscal, SI: Silvela, MN: Manchado de Jabugo, MX: Mamellado x Silvela, DO: Dorado Gaditano, DU: Duroc.

Fuente: Martínez *et al.* (2000b)

El Cuadro 12 muestra la matriz de distancias genéticas calculadas por el método de Nei resultantes de un estudio del cerdo Pelón mexicano y su comparación con grupos raciales mejorados. En el mismo se puede observar claramente la cercanía entre las razas comerciales; los datos evidencian que las razas Landrace y Large White, son genéticamente cercanas; la misma situación es observada entre las razas Large White y Hampshire. Asimismo, se nota la diferencia genética entre las variedades del Pelón mexicano y las razas mejoradas. Dentro de las variedades del cerdo Pelón mexicano las distancias menores son encontradas en las subpoblaciones que se encuentran dentro de la misma localidad.

En un estudio que incluyó diversas razas europeas silvestres, criollas y comerciales (Laval *et al.*, 2000), se reportan un valor de 0,10 para la menor distancia genética entre las razas Pietrain (Bélgica) y Landrace (Bélgica); y el mayor coeficiente (0.44) es señalado para la distancia genética entre las razas francesas Basque y Limousin.

Cuadro 12. Distancia genética estándar de Nei para varias poblaciones de cerdos criollos y mejorados en México.

Pob[1]	NY2	NY3	GRO	TAB	VER1	VER2	LAN	LW	HAM	DUR
NY1	0,21	0,28	0,19	0,26	0,24	0,48	0,35	0,29	0,40	0,38
NY2		0,08	0,20	0,15	0,24	0,40	0,23	0,19	0,23	0,38
NY3			0,20	0,15	0,25	0,41	0,24	0,23	0,27	0,42
GRO				0,17	0,20	0,39	0,32	0,22	0,21	0,29
TAB					0,15	0,30	0,29	0,24	0,29	0,39
VER1						0,24	0,22	0,27	0,40	0,42
VER2							0,36	0,34	0,49	0,53
LAN								0,20	0,34	0,33
LW									0,20	0,33
HAM										0,38

1: Población, NY1: Nayarit 1, NY2: Nayarit 2, NY3: Nayarit 3, GRO: Guerrero, TAB: Tabasco, VER1: Veracruz 1, VER2: Veracruz 2, LAN: Landrace, LW: Large White, HAM: Hampshire.

Fuente: Lemus *et al.* (2001)

Otros estudios reflejan valores diversos para la distancia de Nei en distintas poblaciones de razas chinas, las cuales han sido comparadas con la raza Duroc (Yang *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2004). Ambos estudios reflejan la clara diferenciación genética entre las razas chinas y la raza Duroc, con valores de distancia que oscilan entre 1,26 y 3,47. Entre las variedades chinas la mayor distancia es reportada entre Dong Shan y Jian Li (0.28); mientras que, el menor coeficiente es señalado para las razas NingXiang y Mashen (1,15). En el estudio de Revidatti (2009) se comprobó que dos variedades de cerdos Criollos argentinos están genéticamente más cercanos de los Criollos latinoamericanos (cubano, ecuatoriano, salvadoreño y mexicano) que del cerdo ibérico al cual se le atribuye el origen de los cerdos Criollos latinoamericanos. Asimismo, se evidencia la distancia genética alta entre los cerdos Criollo argentinos y las razas mejoradas Duroc Jersey, Large White y Landrace. Similarmente, en otro estudio se detectaron elevadas distancia genéticas entre el cerdo Criollo uruguayo (Pampa Rocha) y las distintas variedades del cerdo ibérico, así como con cerdos de razas mejoradas (Montenegro, 2012).

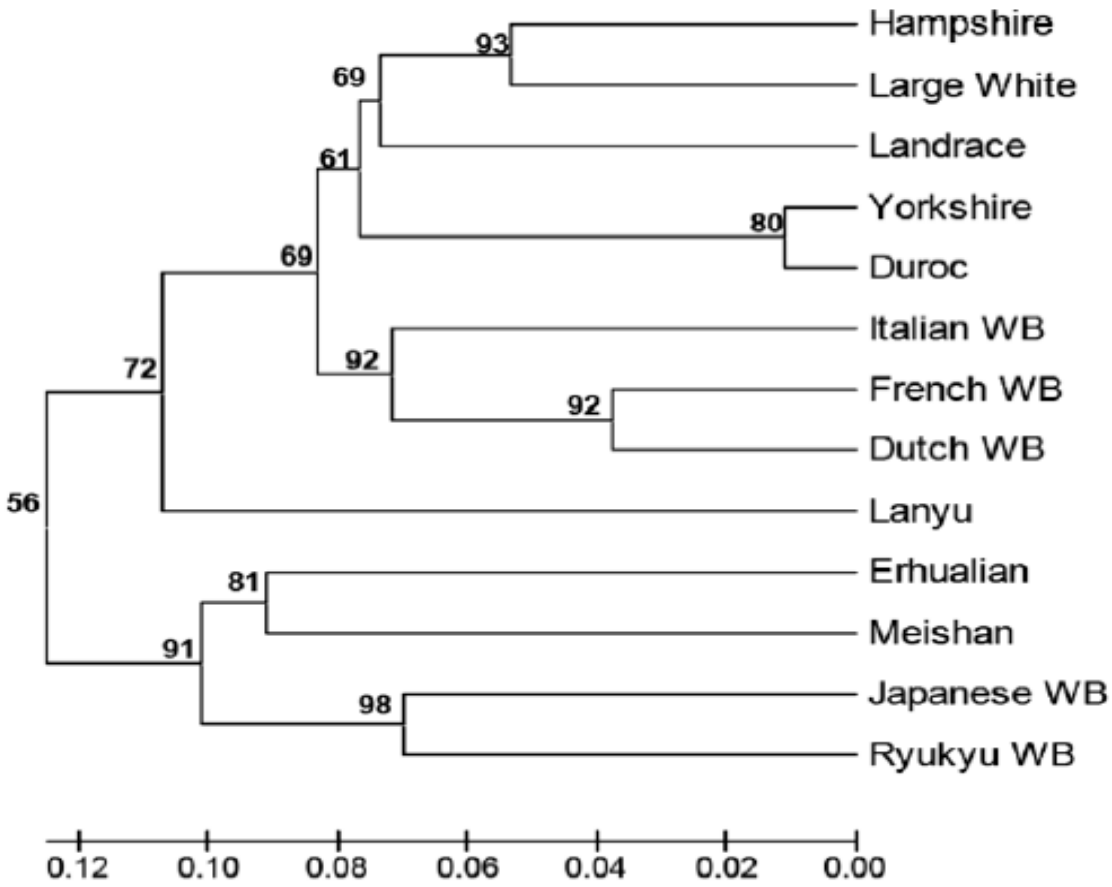
3.4.3. Análisis de agrupamiento.

Generalmente el análisis de agrupamiento se realiza construyendo dendrogramas, los cuales no son más que una representación gráfica de una matriz de distancias y que pueden ser consideradas como una estimación de la filogenia (Aranguren – Méndez, 2002). Existen varios métodos para la construcción de árboles filogenéticos, siendo los más empleados el Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages (UPGMA) y Neighbor – Joining (NJ). Cuando se grafican los ascendentes en el dendrograma se dice que los árboles tienen raíz, expresando el ordenamiento temporal de las especies o genes en el árbol; por el contrario los árboles que no tienen raíz expresan solamente las unidades consideradas sin tomar en cuenta la ascendencia.

El método UPGMA (ligamiento promedio no ponderado entre pares) arroja dendrogramas mediante sucesivos agrupamientos, considerando el promedio de todas las distancias de los miembros, tomadas por pares (Montenegro, 2012). Esté procedimiento asume la existencia de un reloj evolutivo y los árboles tienen raíz (Aranguren – Méndez, 2002; Revidatti, 2009). La técnica NJ (vecino más cercano) identifica las unidades taxonómicas (poblaciones) más próximas minimizando de esta manera la longitud total del árbol. El dendrograma es construido sobre la base de la mínima longitud de las ramas de los grupos apareados (Aranguren – Méndez, 2002; Revidatti, 2009).

En un estudio que incluyó cerdos autóctonos asiáticos, jabalíes europeos y cerdos de razas mejoradas (Luetkemeier *et al.,* 2010; Gráfico 1), los resultados reflejan una clara separación de los grupos de cerdos analizados. En primera instancia se observa diferenciación de los cerdos asiáticos (Erhualian, Meishan, Japanese WB y Ryukyu WB), con excepción de los cerdos Lanyu, del resto de los grupos. Los cerdos asiáticos están más separados entre sí que los cerdos salvajes europeos (Italian WB, French WB, Dutch WB) y los cerdos de razas mejoradas. Por otra parte, dentro de los cerdos asiáticos se forman dos grandes subgrupos, dentro de los cerdos salvajes europeos dos subgrupos y en el grupo de razas mejoradas se forman tres subdivisiones.

Mediante esta metodología se ha comprobado que se pueden separar los grupos genéticos. Es así como Martínez *et al.* (2003) reportaron la separación de las distintas variedades del cerdo ibérico; señalando que la excepción es el Silvela, el cual aparece mezclado en varios grupos; pudiendo deducirse que los orígenes del Silvela involucran genes de los otros grupos raciales. Por el contrario, las otras variedades (Negro de los Pedroches, Retinto portugués, Torbiscal, Lampiño, Manchado de Jabugo) aparecen en grupos diferentes. Estos resultados difieren un poco de reportes realizados con anterioridad.



Fuente: Luetkemeier *et al.* (2010)

Gráfico 1. Dendrograma basado en la distancia genética de Nei, construido con el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), considerando razas de cerdos asiáticos, silvestres y comerciales.

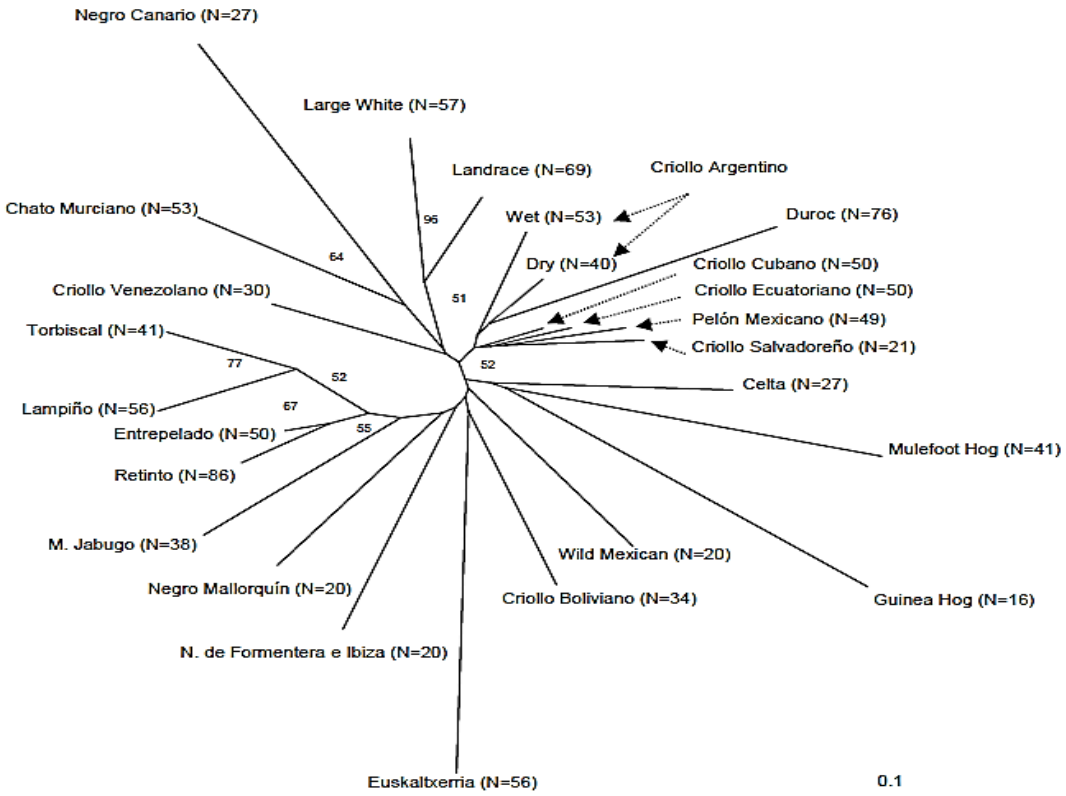
En este sentido, Martínez *et al*. (2000b) manifiestan que las variedades de cerdo ibérico Retinto Extremeño, Entrepelado y Silvela son próximas entre sí desde el punto de vista genético formando un grupo donde son incluidas las tres. Asimismo, señalan que las subpoblaciones de Torbiscal, Retinto Portugués, Lampiño, Manchado de Jabugo, Mamellado y Dorado Gaditano están separadas entre sí; empero las mejores definidas y separadas son Torbiscal, Retinto portugués y Lampiño.

Conclusiones similares han sido reportadas por Delgado *et al.* (2000), evidenciando estos autores que la menor distancia genética ocurre entre las poblaciones de Entrepelado y Retinto portugués; mientras que, las más distantes son Manchado de Jabugo y Torbiscal.

Debe agregarse el hecho que las diferencias entre uno y otro trabajo puedan tener su origen en el número de individuos analizados; es decir, un número reducido de individuos pudiese estar introduciendo algunas imprecisiones que ocasionan las diferencias observadas, previsión que debe considerarse según Martínez *et al.* (2000a) a la hora de concluir y emitir juicios al respecto.

Otro estudio realizado en Europa con once (11) razas, entre las cuales se incluyeron razas comerciales y al cerdo silvestre europeo, logró separar las 11 razas utilizando el procedimiento de ligamiento promedio no ponderado (Laval *et al.*, 2000). Señalan los autores que entre las razas alemanas (Landrace alemán y Schwäbisch – Hällisches) existe intercambio; es decir, algunos pocos individuos de una raza son agrupados con individuos de la otra raza. Por otra parte, detectaron un individuo de la raza Schwäbisch – Hällisches que no es clasificado en ningún grupo.

Martínez *et al.* (2012) evidenciaron la separación genética existente entre el cerdo Criollo venezolano y las razas comerciales (Gráfico 2). El dendrograma muestra que las razas comerciales Duroc (DUR), Landrace (LAN) y Large White (LW) están separadas de las demás poblaciones; asimismo, se evidencia que los cerdos Criollos cubano, ecuatoriano, mexicano, argentino y salvadoreño se ubican muy cercanos desde el punto de vista genético.



Fuente: Martínez *et al.* (2012)

Gráfico 2. Dendrograma basado en la Distancia Genética de Nei (D_A), construido con el método del vecino más cercano; entre 25 razas de cerdos de América y Europa.

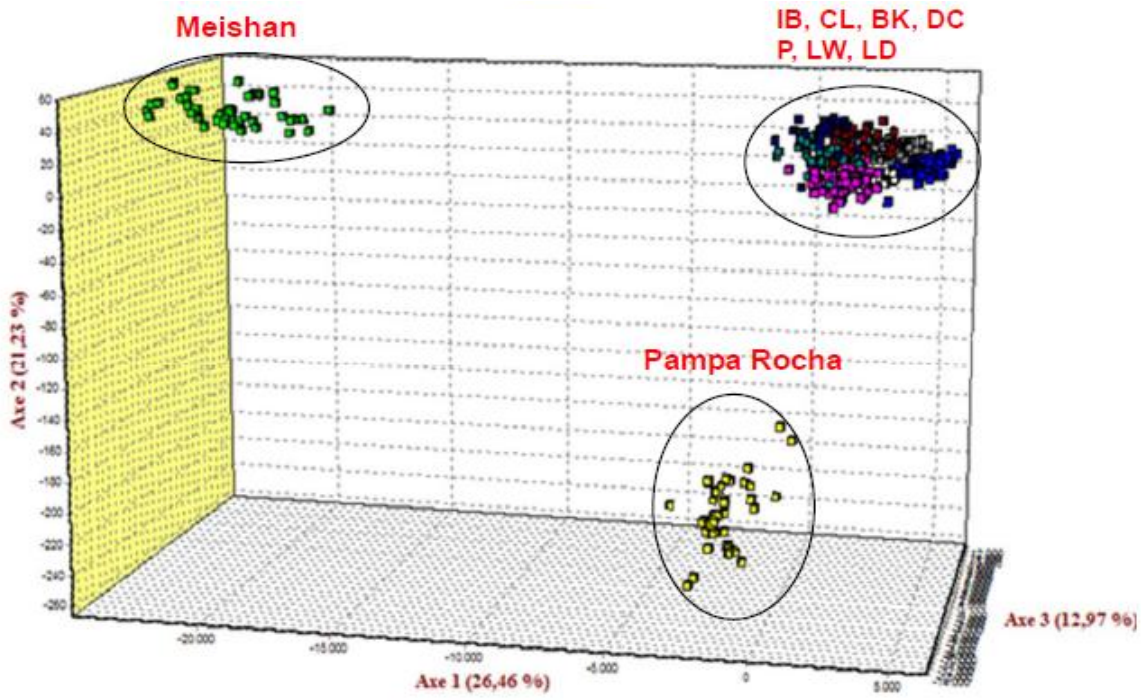
Dentro de las subpoblaciones del cerdo argentino se distinguen claramente dos ramales: uno para las subpoblación de la zona seca y otro para la subpoblación de la zona húmeda. Por otra parte, se observa la separación del cerdo ibérico de las otras poblaciones, así como la separación que existe entre las distintas variedades de estos cerdos (Lampiño, Entrepelado, Retinto, Manchado de Jabugo).

En China Yang *et al.* (2003), utilizaron las razas comerciales Landrace, Large White y Duroc como referencias para construir el árbol filogenético incluyendo distintos grupos de cerdos autóctonos chinos. Los

resultados de este trabajo señalan que la raza Mashen no presenta asociación con ninguna de las otras razas chinas. Las otras razas fueron agrupadas en dos grandes conjuntos muy bien diferenciados; el primero incluye cinco razas del centro y sureste chino y el segundo incluye dos razas del norte de China. Asimismo, se señalan dos subgrupos que no están bien definidos y dentro de los cuales se ubican (en cada uno) dos razas del sureste chino. Los resultados mencionados con anterioridad coinciden con el estudio de Li *et al.* (2004), quienes además manifiestan que las razas clasificadas en el grupo de Criollos del centro de China, poseen características fenotípicas similares, entre estás: color negro en la cabeza y tren posterior, con una franja blanca que bordea la porción media del cuerpo.

La representación de las relaciones genéticas entre grupos de poblaciones puede ser obtenida usando técnicas multivariadas, las cuales pueden condensar la información de un número elevado de variantes alélicas y loci en unas pocas variables sintéticas (Cañón *et al.,* 2001). Una de las metodologías más usada es el Análisis Factorial de Correspondencias Múltiples (AFCM), el cual realiza una representación simultánea de razas y loci en forma de una nube de puntos o puntos (promedio de la población) en un espacio métrico delimitado. En el AFCM Las frecuencias alélicas de todos los loci son usadas para delimitar espacialmente las razas basándose en las distancias Chi-cuadradas y examinar la proximidad entre estas (Cañón *et al.,* 2001).

El Gráfico 3 muestra el análisis factorial de correspondencia múltiple para el estudio del cerdo Criollo uruguayo, chino, Ibérico y razas comerciales. Se evidencia en el mismo la separación clara entre los cerdos Criollos uruguayos y las demás razas consideradas, similarmente ocurre con los cerdos chinos; sin embargo, resalta el hecho que todas las demás razas incluyendo al ibérico aparecen en un mismo conglomerado.



Fuente: Montenegro (2012)

Gráfico 3. Representación gráfica tridimensional del análisis factorial de correspondencia de cerdos en Uruguay. Referencias: IB: ibérico, CL: celta, BK: Berkshire, DC: Duroc, LD: Landrace, LW: Large White, P: Pietrain.

El resultado es divergente al reporte de Revidatti (2009), donde el análisis agrupó por separado los cerdos Criollos, ibérico, Duroc, Negro canario, Chato murciano, Large White y Landrace. Diversos estudios han publicado que el cerdo ibérico se distancia genéticamente de las razas comerciales y que los cerdos Criollos latinoamericanos están genéticamente más cercanos al cerdo de la Península Ibérica que a los cerdos de razas comercialmente explotadas; ésta última aseveración también es aplicable a los cerdos asiáticos (Martínez *et al.*, 2000a; Lemus *et al.*, 2001; Kim *et al.*, 2005; Martínez *et al.*, 2005b; Chang *et al.*, 2009; Fang *et al.*, 2009; Luetkemeier *et al.*, 2010). A pesar de los reportes anteriores, Montenegro

(2012) atribuye la agrupación descrita al posible cruzamiento de los cerdos europeos con razas chinas, lo cual fue comprobado por la observación de los haplotipos de ADN mitocondrial en el trabajo de Kelly *et al.* (2004).

3.5. Análisis de la estructura de las poblaciones y asignación de individuos a clúster.

De forma general para analizar la estructura de las poblaciones se parte de una agrupación predefinida, a su vez se basa en criterios geográficos, morfológicos, etc. Este criterio puede o no coincidir con la asignación de los individuos a las agrupaciones basándose en las frecuencias alélicas (Revidatti, 2009). A partir de la información molecular, microsatélites para nuestro caso particular, y basándose en las frecuencias alélicas, se pueden asignar individuos a las poblaciones estudiadas. En el procedimiento se estima la proporción que el genoma de cada individuo posee de las poblaciones ancestrales (Montenegro, 2012). Este método fue introducido por Pritchard *et al.* (2000) y se aplica un algoritmo bayesiano denominado Cadena de Monte Carlo – Markov.

En la Gráfico 4 se observa la representación de los cerdos Pampa Rocha, Meishan, ibérico, celta y distintas razas comerciales. Cada individuo está descrito por una barra vertical de un color, representando cada color el clúster o grupo asignado. Se evidencia que cuando sólo se consideran dos clúster (k = 2) el programa agrupa a los cerdos Pampa Rocha (PR) con la raza Meishan (MS), estando el resto de las razas en el otro clúster. En el K=6 se separan los cerdos Pampa Rocha de los Meishan, lo cual se mantiene hasta el K=9 en el cual se produce la separación de los 9 grupos raciales.

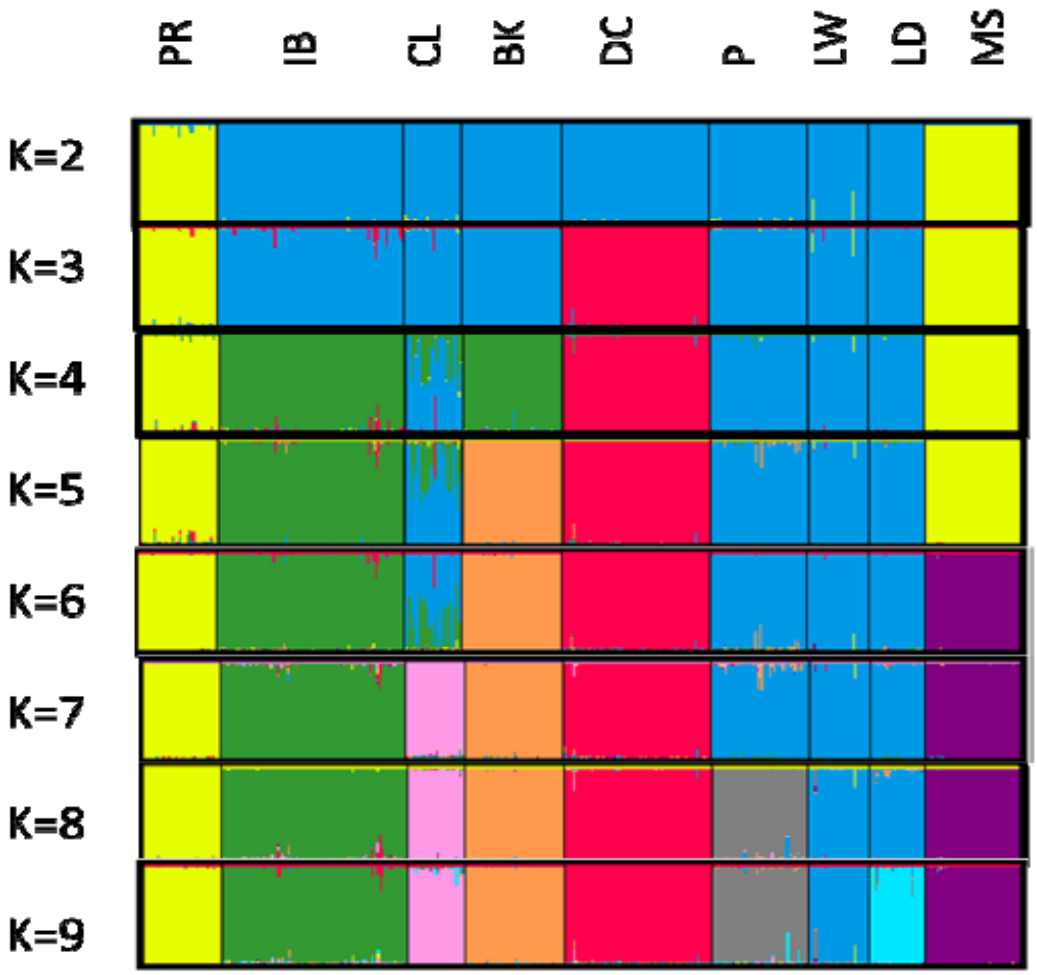


Gráfico 4. Representación gráfica del análisis de estructura de poblaciones de cerdos, obtenida mediante el programa Structure para 9 agrupaciones raciales y K=2 a K=9. Referencias: PR: Pampa Rocha; IB: ibérico; CL: celta; BK: Berkshire; DC: Duroc; P: Pietrain; LW: Large White; LD: Landrace; MS: Meishan.

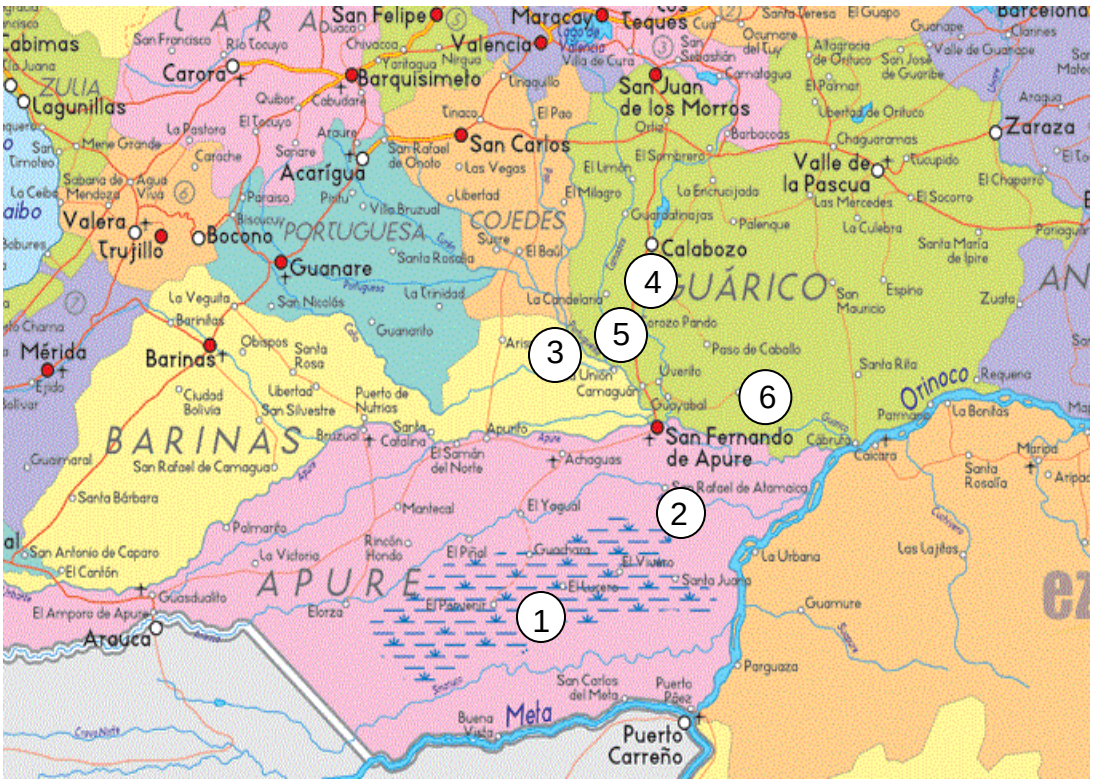
Es probable que este punto coincida con la estructura real de la población estudiada, es decir el número de grupos o razas que conforman el estudio y el mismo es detectable usando la metodología descrita por Evanno *et al.* (2005) para la elección del “k óptimo”. Esta herramienta fue utilizada

con anterioridad por Vicente *et al.* (2008) y Revidatti (2009) para estudiar las poblaciones de cerdos Criollos portugueses y argentinos, respectivamente; obteniéndose en ambos casos una separación clara de las poblaciones de cerdos Criollos y las razas referenciales utilizadas; y una correcta asignación de individuos al grupo poblacional propuesto (clúster).

MATERIALES Y MÉTODOS.

1. Generalidades.

Se evaluaron las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos presentes en las zonas de Capanaparo (Municipio Achaguas) y Cunaviche (Municipio Pedro Camejo) del estado Apure; Guadarrama (Municipio Arismendi) del estado Barinas; así como El Socorro (Municipio Camaguán); Hato Masaguaral (Municipio Francisco de Miranda) y Guayabal (Municipio San Gerónimo de Guayabal) del estado Guárico (Figura 1).



1: Achaguas, 2: Pedro Camejo, 3: Arismendi, 4: Francisco de Miranda, 5: Camaguán, 6: San Gerónimo de Guayabal.

Fuente: Mapa (2012)

Figura 1. Municipios del los estado Apure, Barinas y Guárico donde se tomaron las muestras de los cerdos Criollos venezolanos.

Dichas poblaciones fueron descritas con anterioridad considerando censo poblacional, características zoométricas, fanerópticas, morfométricas, características de canal, parámetros productivos y sistemas de producción (Hurtado, 2004; Hurtado *et al*., 2005; 2006).

Para tal fin, los autores citados constataron la presencia de los grupos de cerdos Criollos en los municipios mencionados; considerando que bajo esas condiciones agroecológicas se considerarían cerdos Criollos aquellos animales que poseían las siguientes características: color de capa negra, roja y/o manchada; lampiños o entrepelados; presencia o no de mamelas; pezuñas en forma de casco o hendida y trompa larga (Figura 2).

Figura 2. Cerdos Criollos venezolanos (negro, rojo, manchado).

2. Obtención de las muestras.

Se tomaron muestras de pelos (folículos pilosos) de los cerdos Criollos venezolanos que incluyeron las tres variedades descritas anteriormente y cerdos de las razas Landrace y Large White, las cuales se utilizaron como referenciales debido a que están sometidas a procesos intensos de selección. Se escogieron los folículos pilosos por la facilidad de transporte y escasos requerimientos para su almacenamiento. Las mismas se colocaron

de manera individual en bolsas plásticas herméticas con su respectiva identificación. Por otra parte, se colectaron muestras de sangre de los cerdos presentes en la Península Ibérica: alentejanos (portugués) e ibérico (español) en sus sitios de origen, de manera de usarlos igualmente como referenciales, debido a que estos cerdos se les atribuye la ascendencia del cerdo Criollo venezolano. En lo sucesivo cuando se haga alusión al cerdo ibérico, se hace referencia a los cerdos de origen español. El número de muestras finales para el análisis estadístico para cada grupo es el siguiente:

- ✓ Masaguaral: Cerdos confinados (07).
  Cerdos a pastoreo (15).
  Total = 22.
- ✓ El Socorro: Cerdos confinados (10).
  Cerdos a pastoreo (16).
  Total = 26.
- ✓ Guayabal: La Entrada, cerdos confinados (10).
  Centro, cerdos confinados (03).
  Hato Viejo, cerdos a pastoreo (18).
  Total = 31.
- ✓ Arismendi: Fundo La Tranca, cerdos a pastoreo (06).
  Sabana, cerdos a pastoreo (08).
  Guadarrama, cerdos a pastoreo (17).
  Total = 31.
- ✓ Capanaparo: Fundo Laurelito, cerdos confinados (05).
  Fundo Puerto España, cerdos a pastoreo (14).
  Quesera, cerdos confinados (06).
  Sabana, cerdos confinados (02).
  Hato Sta. Bárbara, cerdos confinados (02).
  Total = 29.
- ✓ Cunaviche: Puente Cunaviche, cerdos confinados (06).

Caserío El Cántaro, cerdos confinados (08).
Sector San Rafael, cerdos a pastoreo (18).
Total = 32.

- ✓ Alentejano: Portugal, cerdos confinados (29).
- ✓ Ibérico: España, cerdos confinados (30).
- ✓ Landrace: Granja Santa Rita. Edo. Carabobo, cerdos confinados (21).
- ✓ Large White: Granja Santa Rita. Edo. Carabobo, cerdos confinados (14).

En los Anexos 1 al 6 se observan los cerdos de las localidades consideradas y los ambientes y/o sistemas de producción.

3. Laboratorio.

Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Genética Molecular del Centro de Investigaciones en Biotecnología Agrícola (CIBA) en el Instituto de Genética de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, ubicado en la ciudad de Maracay, estado Aragua.

4. Protocolos de Extracción de ADN.

Se utilizaron diversos protocolos de extracción del ADN genómico, los mismos se describen a continuación:

- ✓ Extracción de ADN genómico a partir de folículos pilosos usando nitrógeno líquido y acetato de sodio ($C_2H_3NaO_2$) (Galíndez *et al.*, 2011): se tomaron 60 pelos de cada cerdo y se lavaron con etanol al 70% y agua destilada; se cortaron los pelos aproximadamente a unos 0,5 cm del folículo piloso y se trituraron durante 20 min en un mortero de cerámica (cada muestra por separado), previa adición de nitrógeno líquido. Luego se introdujeron en tubos de minicentrifuga de 2,0 mL debidamente identificados; se añadieron 300 µL de tampón de extracción (1,0 M/Tris-HCl/pH 8,0/40 mL;

2,5 M/ NaCl/20 mL; 0,5 M/EDTA/10 mL; 10% SDS/10 mL/H_2O 120 mL), triturándose nuevamente el material seleccionado con un émbolo contra las paredes del tubo Eppendorf durante 20 min; posteriormente se añadieron 150 µL de $C_2H_3NaO_2$ 3M a pH 5,2 y se colocaron los tubos de minicentrifuga a -20ºC durante 20 min., luego de lo cual se sometieron los viales a centrifugación (12.000 rpm) durante 10 min y los sobrenadantes se transfirieron a tubos Eppendorf limpios e igualmente identificados a los cuales se les añadió un volumen igual a lo extraído de isopropanol, conservándolos en tubos a -20 ºC por un tiempo mínimo de 20 min. Cumplido este paso, se sometieron los viales a centrifugación (12.000 rpm) durante 30 min y se eliminó el remanente de cada tubo; se lavó el contenido que quedó con 150 µL de etanol al 70% y se agitó; seguidamente se centrifugó durante 5 min a 12.000 rpm, eliminándose el sobrenadante nuevamente. Los tubos se dejaron abiertos al aire libre hasta que se comprobó que el precipitado estaba totalmente seco. Por último, el ADN se suspendió en 100 µL de tampón TE (1,0 M/Tris-HCl/pH 8,0; 0,5 M/EDTA/pH 8,0) y se conservaron a una temperatura de 4ºC. Se tomaron las alícuotas de ADN correspondientes y el resto se almacenó a -20ºC.

- ✓ Extracción de ADN genómico a partir de sangre usando resina Chelex: se colocan 5 µL de sangre en un tubo Eppendorf. Luego se agregaron 100 µL de solución Chelex (Biorad, Catalogo · 143 – 2832), se mezclaron; posteriormente se incubaron a 95ºC durante 20 min. Seguidamente se almacenaron a -20ºC durante toda la noche. Finalmente se descongelaron, se añadieron 10 µL de agua destilada y se mezclaron. Se tomaron las alícuotas de ADN correspondientes y el resto se almacenó a -20ºC.

5. Visualización de la calidad y cantidad de ADN extraído.

El ADN se visualizó en gel de agarosa al 0,8% en buffer TBE 0,5 X; pH 8,3 (0,5 M/Tris – base, 1,25 mM/ EDTA, 0,43 M/ácido bórico), teñido con

bromuro de etidio 0,5 µg/mL. La cantidad de ADN contenido en cada muestra se determinó por comparación con una concentración conocida de ADN Lambda, cotejando la intensidad de tinción de las muestras contra el marcador de concentración conocida (Einspanier, 1999). La electroforesis horizontal se realizó durante una hora, a voltaje constante de 100 V, usando como fuente de poder un equipo marca E – C Apparatus Corporation. Las muestras se observaron en un transiluminador de luz ultravioleta (Fisher Biotech, 312 nm) y en un analizador de imágenes (Biorad), por medio del cual se obtuvieron las imágenes digitales.

6. Amplificación de ADN.

Los marcadores microsatélites se amplificaron siguiendo la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), descrita por Mullis y Faloona (1987), inicialmente se usaron 18 microsatélites recomendados por FAO (2004) para estudios de caracterización genética en cerdos (Cuadro 13). Debido a problemas para la amplificación de los microsatélites S0002, S0026, S0090 y S0386 solo se consideraron 14 para el estudio final, descartando los marcadores mencionados.

La amplificación de los fragmentos por la técnica de PCR se llevó a cabo en un equipo termociclador marca Biorad, modelo PTC-100, utilizando el siguiente programa:

- 95 ºC por 4 min.
- 40 ciclos con los siguientes pasos:
  - ✓ 95 ºC por 30 seg.
  - ✓ Temperatura de Alineación por 1 min (depende del cebador).
  - ✓ 72 ºC por 2 min.
- Finalmente 72 ºC por 10 min.

Cuadro 13. Marcadores microsatélites utilizados en el análisis de diversidad genética del cerdo Criollo venezolano.

Marcador	Cro[1]	Secuencia	Temp.[2]	$MgCl_2$ (µL)
S0002[3]	3	GAAGCCCAAAGAGACAACTGC GTTCTTTACCCACTGAGCCA	62	2,5
S0005	5	TCCTTCCCTCCTGGTAACTA GCACTTCCTGATTCTGGGTA	58	2,5
S0026[3]	16	AACCTTCCCTTCCCAATCAC CACAGACTGCTTTTTACTCC	48	2,5
S0090[3]	12	CCAAGACTGCCTTGTAGGTGAATA GCTATCAAGTATTGTACCATTAGG	58	2,5
S0155	1	TGTTCTCTGTTTCTCCTCTGTTTG AAAGTGGAAAGAGTCAATGGCTAT	55	2,5
S0215	13	TAGGCTCAGACCCTGCTGCAT TGGGAGGCTGAAGGATTGGGT	55	4,0
S0218	X	GTGTAGGCTGGCGGTTGT CCCTGAAACCTAAAGCAAAG	55	2,5
S0225	8	GCTAATGCCAGAGAAATGCAGA CAGGTGGAAAGAATGGAATGAA	55	4,0
S0227	4	GATCCATTTATAATTTTAGCACAAAGT GCATGGTGTGATGCTATGTCAAGC	55	4,0
S0386[3]	11	TCCTGGGTCTTATTTTCTA TTTTTATCTCCAACAGTAT	48	3,0
SW122	6	TTGTCTTTTTATTTTGCTTTTGG CAAAAAAGGCAAAAGATTGACA	58	2,5
SW24	17	CTTTGGGTGGAGTGTGTGC ATCCAAATGCTGCAAGCG	58	2,5
SW240	2	TGGGTTGAAAGATTTCCCAA GGAGTCAGTACTTTGGCTTGA	58	2,5
SW632	7	ATCAGAACAGTGCGCCGT TTTGAAAATGGGGTGTTTCC	58	2,5
SW857	14	AGAAATTAGTGCCTCAAATTGG AAACCATTAAGTCCCTAGCAAA	58	2,5
SW911	9	CTCAGTTCTTTGGGACTGAACC CATCTGTGGAAAAAAAAAGCC	55	2,5
SW936	15	TCTGGAGCTAGCATAAGTGCC GTGCAAGTACACATGCAGGG	58	2,5
SW951	10	TTTCACAACTCTGGCACCAG GATCGTGCCCAAATGGAC	58	2,5

1: Cromosoma; 2: Temperatura de Alineación (ºC); 3: no usado en el análisis final

Fuente: FAO (2004)

La mezcla de reacción (Mix) usada para la PCR se describe en el Cuadro 14.

Cuadro 14. Concentración y volumen de los componentes usados en la mezcla (Mix) para PCR.

Componente	**Concentración**	**Volumen (µL)**
BSA[1]	1 mg/mL	0,5
Buffer	5X	5,0
$MgCl_2$	25 mM	2,5[4]
TAQ Polimerasa	5 u/mL	0,2
dNTP´S[2]	200 µM	0,2
ADN[3]	10 ng/µL	5,0
Agua	----------	9,6
Cebadores	10 µM	2,0
Total	**---------**	**25,0**

1: Albumina Sérica Bovina, 2: Dexosiadeninas Trifosfatos, 3: Acido Desoxiribonucleico, 4: variable, depende del cebador (ver Cuadro14).

7. Tipificación de los fragmentos amplificados.

Para separar los fragmentos producto de la PCR, se realizó electroforesis vertical en geles de poliacrilamida (6%) y revelado con nitrato de plata según la metodología de Badan (2003):

1. Fijación (20 min o hasta desaparecer la banda azul). Solución: 10% ácido acético en agua destilada.
2. Agua (3 min).
3. Agua (3 min).
4. Agua (3 min).

5. Plata (30 – 60 min). Solución: 0,1% nitrato de plata; 0,15% formaldehido en agua destilada, protegiendo de la luz.
6. Agua (5 – 10 s).
7. Revelado (3 – 8 min). Solución: 1,5% carbonato de sodio; 0,005% thiosulfato de sodio; 0,05% formaldehido en agua destilada (18 ºC).
8. Parada (5 min). Solución: 10% ácido acético en agua destilada. Creo falt agua al final

El genotipado se realizó con el apoyo de un transiluminador de luz blanca y el tamaño de los fragmentos se calculó usando la metodología propuesta por Hames y Rickwwod (1981), con el apoyo del programa Microsoft Excel.

8. Análisis estadístico.

Se realizaron análisis por separado, mediante el cálculo de los siguientes índices y figuras:

8.1. Variabilidad genética:

8.1.1. Estudio preliminar del número de alelos, frecuencias alélicas, contenido de información polimórfica y las heterocigosidades usando el complemento para Microsoft Excel “The Excel Microsatellite Toolkit” (Park, 2001; citado por Revidatti, 2009).

8.1.2. Prueba de equilibrio Hardy – Weinberg basada en el algoritmo en Cadena de Monte Carlo – Markov, se realizó con el apoyo del programa computacional GENEPOP v4.0 (Raymond y Rousset, 1995b).

8.2. Probabilidad de exclusión: se calculó usando el programa estadístico Cervus, versión 3.0 (Marshall, 1998; Kalinowski *et al.,* 2007).

8.3. Diferenciación genética:

8.3.1. Con el programa Genetix V4.05 se calculó la heterocigosis observada, esperada, estadísticos "F" (10000 permutaciones), "G_{ST}" y se realizó el Análisis Factorial de Correspondencias Múltiples (Belkhir *et al.*, 2004).

8.3.2 Se calcularon las distancias genéticas de Cuerda (D_C; Cavalli – Sforza y Edwars) y distancia "A" (D_A; de Nei), por ser las que ofrecen más precisión al reducir el coeficiente de variación y la construcción de árboles filogenéticos con topologías más adecuadas (Takezaki y Nei, 1996; 2008), usando el programa estadístico GENEPOP v4.0 (Raymond y Rousset, 1995b).

8.3.3 Se construyeron los árboles filogenéticos usando la metodología del vecino más cercano, para tal fin se usó el programa estadístico Populations 1.2.32, con 1000 bootstraps (repeticiones) por locus (Langella, 1999). Las respectivas representaciones gráficas se visualizaron con el programa computacional Treeview (Page, 1996).

8.4. Estructura de las poblaciones: se analizó mediante el programa Structure, el cual asigna los individuos a los clústeres (grupos) relacionando a los individuos más parecidos genéticamente utilizando un algoritmo bayesiano que emplea un modelo basado en el método de cadenas de Monte Carlo – Markov (Pritchard *et al.,* 2000), usando un período de "burn – in" de 100000, 500000 iteracciones y 25 repeticiones. El "K" óptimo se eligió considerando las metodologías propuestas por Pritchard *et al.* (2002) y Evanno *et al.* (2005). En el caso de la primera metodología, se graficaron los valores de Likelihood (LK) o Ln Pr

(X|K), estimados por el programa Structure. Para el segundo caso se utilizó el programa Structure Harvester para obtener los estimados (Earl y vonHoldt, 2012). Se obtuvieron las salidas consenso de las 25 repeticiones mediante el programa Clummp (Jakobsson y Rosenberg, 2007a,b). Las agrupaciones fueron visualizadas mediante el programa Distruct (Rosenberg, 2007).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Estandarización de protocolos.

1.1. Extracción de ADN.

La Figura 3 muestra la imagen del gen de agarosa 0,8% del marcador de concentración conocida Lambda (50 ng/ µL) (carril 1) y 19 muestras de ADN de cerdos Criollos venezolanos (carriles 2 – 20). En la mayoría de las muestras se obtuvo ADN en cantidad y calidad adecuadas, aplicando el método de extracción de ADN de folículos pilosos que utiliza acetato de sodio; no se muestra la cuantificación y cualificación del ADN extraído de sangre con resina Chelex, puesto que este se utilizó directamente. El hallazgo concuerda con los resultados de Ramos *et al.* (2008), quienes obtuvieron ADN en cantidad y calidad adecuada para PCR, utilizando inclusive pelos sin folículos visibles. En el gel puede observarse en forma de una banda fluorescente en la parte superior de los carriles. Solo en dos muestras (2 y 16) no se obtuvo ADN, puesto que la banda descrita está ausente (Figura 3).

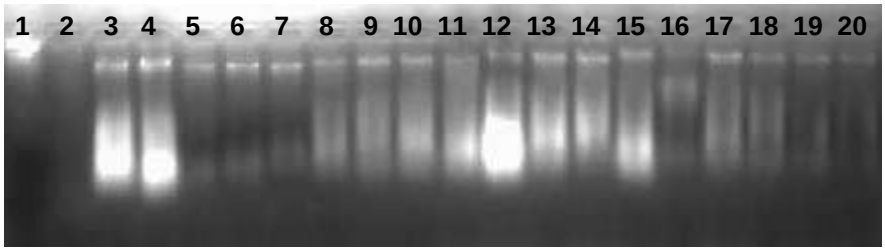


Figura 3. Gel de agarosa al 0,8%, mostrando el ADN extraído de las muestras de cerdos Criollos venezolanos. Carril 1: marcador Lambda (50 ng/µL), carriles 2 – 20: ADN de cerdos Criollos venezolanos.

La concentración de ADN fue estimada comparando la intensidad de tinción con bromuro de etidio de las muestras con el marcador referencial Lambda. En este sentido, la Figura 3 muestra concentraciones aproximadas entre 5 y 50 (ng/ µL); sin embargo datos no mostrados ubican para todas las muestras concentraciones entre 5 y 200 ng/ µL, concentraciones que resultaron ser suficientes para realizar amplificación de los fragmentos, tal cual ocurrió. Vale la pena mencionar, que en la mayoría de las muestras se observó degradación del ADN, dicha degradación se puede identificar como una mancha o barrido en cada carril (Figura 3). Asimismo, en algunos casos (muestras 3, 4, 12 y 15) se aprecia la presencia de restos de ARN, el cual se manifiesta como una mancha luminiscente al final de los carriles; sin embargo se observa una banda de ADN bien definida. La técnica ofrece ventajas puesto que la toma de las muestras no es invasiva, pudiendo inclusive, colectar muestras en granjas cuya bioseguridad limita la manipulación de animales y la captura repetida de muestras.

1.2. Tipificación de los fragmentos.

Mediante la tinción con plata se logró tipificar los fragmentos e identificarlos mediante la comparación con un marcador de pares de bases. La Figura 4 muestra el resultado del gel de poliacrilamida y la tinción de 22 muestras de cerdos Criollos venezolanos (microsatélite SW240) y el marcador que se ubicó en el último carril (23), por tanto de esta manera se corrobora la calidad del ADN extraído, puesto que se obtuvo una amplificación satisfactoria de los fragmentos. La imagen refleja cuatro alelos, asimismo se identifican los individuos homocigotos (ejemplo: 1, 2) de los heterocigotos (ejemplo: 5, 10, 19), por tanto es fácilmente identificable el polimorfismo. Debe agregarse que los geles ofrecieron suficiente resolución (nitidez) lo que permitió el genotipado (tipificación) de manera precisa.

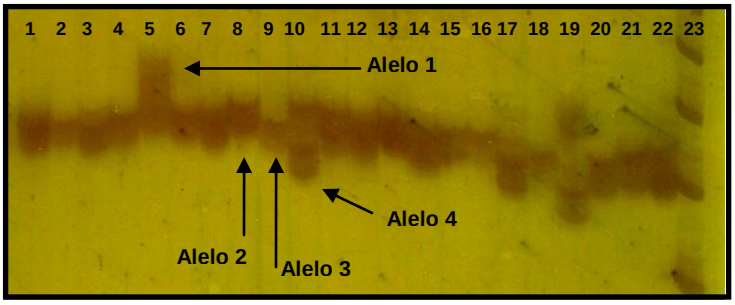


Figura 4. Gel de poliacrilamida 6% mostrando los fragmentos de ADN amplificados (microsatélite SW240) de 22 cerdos Criollos venezolanos (Carriles 1 – 22), Carril 23: marcador de pares de bases .(25 bp DNA Step Ladder).

2. Variabilidad genética.

2.1. Número promedio de alelos por locus.

De los 18 marcadores microsatélites considerados inicialmente 4 no amplificaron, estos fueron: S0002, S0026, S0090 y S0386. El número de alelos por locus varió desde 1 alelo para el microsatélite SW122 hasta 9 alelos para el marcador S0225 (Cuadro 15).

De manera general se ha establecido que para reducir los errores de estimación y aumentar, por consiguiente la precisión, cada locus debería presentar al menos 4 alelos (Barker, 1994). En este orden de ideas, en la presente investigación se aprecian los marcadores microsatélites SW122, S0215 y SW951 con menos de cuatro alelos; por tanto es probable que para estas poblaciones particulares y en las condiciones de laboratorio en las cuales fueron amplificados su utilidad para el estudio de diversidad genética sea limitada.

Cuadro 15. Número de alelos por locus (microsatélites) de las muestras de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

			Población									
Marcador	**Total Alelos**	**Tamaño (pb)**	**Masaguaral**	**El Socorro**	**Arismendi**	**Guayabal**	**Capanaparo**	**Cunaviche**	**Alentejano**	**Ibérico**	**Landrace**	**Large White**
S0005	4	225– 246	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4
S0155	5	158 – 175	5	4	4	3	3	5	2	5	5	4
S0215	2	157 – 166	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
S0218	6	146 – 187	6	6	4	4	5	4	1	6	5	3
S0225	9	155 – 206	6	5	4	4	5	5	4	5	9	5
S0227	5	219 – 247	3	3	5	3	4	3	2	3	2	2
SW122	1	111	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SW24	5	101 – 125	4	5	5	3	5	4	4	4	4	5
SW240	5	97 – 129	4	4	4	5	3	3	5	5	4	5
SW632	4	143 – 175	4	4	4	4	3	4	4	3	4	3
SW857	4	132 – 149	4	4	4	2	4	4	3	3	4	3
SW911	6	151 – 178	5	5	5	4	6	6	6	5	5	4
SW936	4	80 – 96	4	4	4	3	4	4	4	4	2	4
SW951	3	127–137	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3
Total Alelos	**63**	**-----**	**55**	**54**	**53**	**45**	**52**	**51**	**44**	**53**	**54**	**48**
Media	**4,5**	-------	**4,15**	**4,08**	**4,00**	**3,38**	**3,92**	**3,85**	**3,31**	**4,00**	**4,08**	**3,62**

Por otra parte, es interesante mencionar que algunas condiciones variantes de laboratorio o mutaciones en los puntos de hibridación pueden generar lo denominado alelos nulos, tal es el caso del marcador SW122 (Aranguren – Méndez, 2002). Sin embargo, tal afirmación debe ser corroborada en estudios posteriores. Un mayor número de alelos implica mayor diversidad, por ello, los marcadores restantes muestran potencial para este tipo de estudios. Dentro de estos resalta el microsatélite S0225, en el cual se detectaron 9 alelos. En la literatura se han reportado loci con un solo alelo, tal es el caso de los microsatélites S0227 (Calvo *et al.,* 2000); S0215 – S0227 (Canul *et al.,* 2005; Martínez *et al.,* 2007); mientras que el número máximo de alelos es variable y se ubica entre 4 y 24 alelos (Calvo *et al.,*

2000; Martínez *et al.,* 2000a,b; 2003, 2005b, 2007; Canul *et al.,* 2005; Chang *et al.,* 2009; Revidatti, 2009; Luetkemeier *et al.,* 2010; Landi *et al.,* 2011; Montenegro, 2012).

Como se mencionó con anterioridad la reducción del número de alelos implica reducción de la variabilidad. En este sentido, con excepción del microsatélite S0215, en todos los demás marcadores se observa diferencia del número de alelos entre las poblaciones. Es así como se obtiene el mayor número de alelos (6) para la raza Landrace en el micro S0225. Este microsatélite había sido reportado con 4 alelos por Calvo *et al.* (2000) en poblaciones de Chato murciano, 8 alelos por Martínez *et al.* (2000) en el cerdo Ibérico, 7 alelos por Fabuel *et al.* (2004) y Landi *et al.* (2011), 9 alelos por Martínez *et al.* (2005b), 5 alelos por Martínez *et al.* (2007) en el Negro canario y 3 alelos por Chang *et al.* (2009). Para los grupos de cerdos Criollos considerados en este estudio se reduce un poco la variabilidad cuando se compara con la raza Landrace, sin embargo se mantiene en niveles aceptables e inclusive supera algunas poblaciones cerradas mencionadas anteriormente como lo son el Chato murciano, Negro canario y cerdo taiwanés; empero los valores son un poco inferiores a los reportados en otros estudios para el cerdo ibérico; es de resaltar que las metodologías empleadas en este trabajo y algunos reportes de la literatura son variables; debido que se usó la tinción con plata y genotipado con transiluminador para la presente investigación; mientras que muchos trabajos consultados usaron microsatélites marcados con fluorocromos y secuenciadores automáticos para el genotipado; por tanto algunas diferencias propias de las metodologías son de esperar. Es importante mencionar que se observaron combinaciones distintas de alelos entre las poblaciones, ya que existen marcadores donde las poblaciones poseen un número de alelos inferior al total detectado, lo que representa un indicio claro de la variabilidad genética que existe entre los grupos o variedades del cerdo Criollo venezolano, debido a que estas no comparten el 100% de los alelos presentes, esta

teoría ha sido manifestada con anterioridad por Lemus *et al.* (2001). De manera general, el mayor número de alelos se observa en la población de Masaguaral, sin embargo, para el microsatélites S0227 resalta Arismendi, SW24 (El Socorro, Arismendi, Capanaparo, Large White) y SW240 (Guayabal, Alentejano, Ibérico, Large White). Asimismo, es evidente la riqueza alélica y/o diversidad expresada en el número de alelos que se conserva en las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y que es comparable a los reportes de la literatura (Lemus *et al.,* 2001; Pérez *et al.,* 2004; Revidatti, 2009; Landi *et al.,* 2011; Montenegro, 2012). La menor riqueza alélica se observa en Guayabal, Alentejano y Large White lo que puede atribuirse a que el muestreo proviene de poblaciones pequeñas y que generalmente son cerradas. En total 64 alelos fueron detectados en 14 microsatélites, resultado que se asemeja el reporte de Lemus *et al.* (2001), Chang *et al.* (2009) y Delgado *et al.* (2009). El número promedio de alelos osciló entre 3,31 (Alentejano) y 4,15 (Masaguaral), resultados que son similares a los reportes de razas comerciales europeas, cerdo ibérico y el Pelón mexicano (Laval *et al.,* 2000; Martínez *et al.,* 2000a; Lemus *et al.,* 2001; Martínez *et al.,* 2003; 2007; Vicente *et al.,* 2008).

2.2. Porcentaje de loci polimórficos.

El análisis arrojó un locus (SW122) monomórfico (Cuadro 16). Este marcador ha sido señalado como polimórfico en la literatura consultada (Calvo *et al.,* 2000; Martínez *et al.,* 2000a,b; Yang *et al.,* 2003; Canul *et al.,* 2005; Vicente *et al.,* 2008). Por tanto, es aconsejable en estudios posteriores verificar el polimorfismo en este marcador. Las razones del monomorfismo de un marcador han sido documentadas, siendo la primera el aislamiento de las poblaciones que ocasionan la fijación de un alelo, esta situación fue descrita en poblaciones de Chato murciano por Calvo *et al.* (2000) y Peinado *et al.* (2003) para los marcadores S0215 y S0227. Por otra parte, se debe estar seguro de la no ocurrencia de alelos nulos, los cuales implican mutaciones

en los sitios de hibridación de los cebadores, ocasionando así la clasificación errada de un individuo como homocigoto (Dawson *et al.,* 1997).

Cuadro 16. Frecuencias alélicas (%) para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y cuatro referenciales.

		Población									
		Criollos venezolanos						Ibéricos		Comerciales	
Marcador	Alelos	Masaguaral	El Socorro	Arismendi	Guayabal	Capanaparo	Cunaviche	Alentejano	Ibérico	Landrace	Large White
S0005	225	2,38	42,86	31,03	37,93	25,00	0,00	46,30	20,00	42,11	33,33
	231	11,90	5,36	5,17	17,24	5,36	16,13	11,11	30,00	2,63	12,50
	237	30,95	48,21	58,62	24,14	53,57	33,87	20,37	41,67	42,11	45,83
	246	54,76	3,57	5,17	20,69	16,07	50,00	22,22	8,33	13,16	8,33
S0155	158	11,90	0,00	0,00	0,00	0,00	1,67	0,00	3,33	7,14	17,86
	162	50,00	28,57	21,67	0,00	0,00	31,67	0,00	11,67	23,81	0,00
	169	7,14	16,07	20,00	34,48	11,90	28,33	62,07	31,67	26,19	35,71
	172	2,38	42,86	40,00	31,03	33,33	28,33	37,93	36,67	40,48	42,86
	175	28,57	12,50	18,33	34,48	54,76	10,00	0,00	16,67	2,38	3,57
S0215	157	9,52	40,00	39,66	23,21	15,52	29,69	28,57	68,52	7,14	14,29
	166	90,48	60,00	60,34	76,79	84,48	70,31	71,43	31,48	92,86	85,71
S0218	146	15,63	3,70	0,00	7,41	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,00
	154	18,75	7,41	0,00	50,00	13,79	1,67	0,00	13,33	5,00	0,00
	162	18,75	18,52	12,07	0,00	41,38	23,33	0,00	5,00	10,00	7,69
	171	25,00	50,00	36,21	38,89	13,79	55,00	100,00	16,67	62,50	88,46
	176	3,13	12,96	41,38	3,70	25,86	20,00	0,00	30,00	20,00	0,00
	187	18,75	7,41	10,34	0,00	5,17	0,00	0,00	21,67	2,50	3,85
S0225	155	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,50	0,00
	158	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,50	7,14
	165	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,50	0,00
	184	34,09	39,29	25,00	18,97	25,86	28,33	0,00	44,64	7,50	32,14
	187	11,36	8,93	16,67	0,00	6,90	5,00	21,43	1,79	27,50	35,71
	197	15,91	16,07	0,00	1,72	20,69	21,67	25,00	5,36	2,50	0,00
	201	13,64	30,36	36,67	53,45	27,59	40,00	50,00	35,71	27,50	14,29
	204	9,09	0,00	21,67	25,86	18,97	5,00	3,57	12,50	17,50	10,71
	206	15,91	5,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00	0,00

Continuación…….

S0227	219	7,14	0,00	8,93	0,00	5,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	223	33,33	19,23	28,57	4,35	5,56	28,85	10,34	3,70	66,67	96,43
	230	59,52	61,54	58,93	80,43	75,93	59,62	89,66	94,44	33,33	3,57
	240	0,00	0,00	1,79	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	247	0,00	19,23	1,79	15,22	12,96	11,54	0,00	1,85	0,00	0,00
SW122	111	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00
SW24	101	43,18	9,62	30,36	50,00	12,07	33,93	50,00	32,76	10,00	14,29
	107	25,00	25,00	19,64	0,00	29,31	7,14	0,00	22,41	40,00	25,00
	116	13,64	40,38	23,21	25,00	27,59	7,14	10,34	0,00	15,00	28,57
	120	0,00	21,15	16,07	25,00	24,14	51,79	37,93	39,66	35,00	28,57
	125	18,18	3,85	10,71	0,00	6,90	0,00	1,72	5,17	0,00	3,57
SW240	97	11,90	3,57	10,00	16,67	36,54	0,00	7,41	5,56	0,00	4,17
	106	14,29	32,14	35,00	18,75	55,77	19,35	40,74	25,93	30,56	45,83
	110	59,52	51,79	13,33	20,83	0,00	69,35	35,19	14,81	22,22	8,33
	118	14,29	0,00	41,67	8,33	7,69	11,29	14,81	40,74	41,67	33,33
	129	0,00	12,50	0,00	35,42	0,00	0,00	1,85	12,96	5,56	8,33
SW632	143	33,33	36,00	24,07	52,27	38,00	40,32	67,24	44,00	42,50	42,86
	150	30,00	6,00	12,96	15,91	8,00	9,68	13,79	40,00	15,00	7,14
	160	20,00	50,00	46,30	22,73	54,00	38,71	17,24	16,00	35,00	50,00
	175	16,67	8,00	16,67	9,09	0,00	11,29	1,72	0,00	7,50	0,00
SW857	132	55,00	46,15	17,24	19,35	21,67	27,42	38,46	23,33	62,50	80,77
	137	10,00	26,92	12,07	0,00	15,00	46,77	23,08	58,33	10,00	0,00
	140	30,00	15,38	51,72	0,00	20,00	4,84	38,46	18,33	15,00	15,38
	149	5,00	11,54	18,97	80,65	43,33	20,97	0,00	0,00	12,50	3,85
SW911	151	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70	4,84	5,36	0,00	0,00	0,00
	156	4,76	26,00	12,07	22,58	22,22	3,23	12,50	6,90	9,52	14,29
	163	19,05	6,00	20,69	41,94	14,81	20,97	32,14	31,03	35,71	25,00
	170	30,95	20,00	18,97	20,97	11,11	19,35	12,50	25,86	19,05	21,43
	174	26,19	44,00	44,83	14,52	46,30	45,16	32,14	20,69	33,33	39,29
	178	19,05	4,00	3,45	0,00	1,85	6,45	5,36	15,52	2,38	0,00
SW936	80	21,05	32,69	5,17	0,00	10,34	29,03	33,33	40,00	0,00	5,00
	86	28,95	15,38	15,52	17,74	18,97	30,65	11,11	10,00	42,50	40,00
	94	21,05	3,85	17,24	30,65	36,21	19,35	29,63	32,00	0,00	10,00
	96	28,95	48,08	62,07	51,61	34,48	20,97	25,93	18,00	57,50	45,00
SW951	127	19,05	12,50	39,66	34,48	42,86	50,00	89,29	91,38	22,50	7,69
	130	61,90	82,14	46,55	43,10	42,86	31,67	0,00	3,45	45,00	46,15
	137	19,05	5,36	13,79	22,41	14,29	18,33	10,71	5,17	32,50	46,15

Sea cualquiera de la causas mencionadas con anterioridad la responsable del monomorfismo observado en el marcador SW122, no se recomienda utilizarlo con fines del estudio de la diversidad genética en las poblaciones del cerdo Criollo venezolano hasta tanto no se compruebe la presencia o no de alelos nulos. Para el resto de los marcadores se presenta una situación diferente puesto que existe polimorfismo (92,9%), recordando que según Aranguren – Méndez (2002) un locus es polimórfico cuando la frecuencia de su alelo más común es inferior al 95%, lo que ocurre, excluyendo el microsatélite SW122, en los marcadores utilizados (Cuadro 16). El polimorfismo detectado para los cerdos Criollos venezolanos coincide con la literatura consultada (Calvo *et al.,* 2000; Pérez *et al.,* 2004; Canul *et al.,* 2005; Vicente *et al.,* 2008, Revidatti, 2009; Landi *et al.,* 2011).

2.3. Frecuencias alélicas.

Se evidenció que el alelo más frecuente no siempre es el mismo para todas las poblaciones en todos los loci considerados (exceptuando SW122, que es monomórfico), por lo que pueden considerarse informativos si se quisieran realizar estudios entre poblaciones del cerdo Criollo venezolano (Cuadro 16).

Por otra parte, existen alelos muy útiles para diferenciar las poblaciones de cerdos; por ejemplo el alelo 171 (S0218) resultó monomórfico en Alentejano, 158 (S0225) está sólo en las razas Landrace y Large White, los alelos 155 y 165 del mismo locus están privados en la raza Landrace con frecuencias bajas (2,5%); mientras que la frecuencia del alelo 223 (S0227) es mayor en los cerdos Landrace y Large White. La frecuencia alélica es una medida del polimorfismo que pueda presentar un locus, cuando el alelo más común presenta una frecuencia inferior a 95% se acepta que este locus es polimórfico (Aranguren – Méndez, 2002). Como se puede apreciar en las poblaciones estudiadas la mayoría de los loci pueden considerarse polimórficos, según la definición anterior. Resultados similares son

reportados por Calvo *et al.* (2000) y Canul *et al.* (2005). Los alelos 146 del marcador S0218 y 247 del marcador S0227 están presentes en las poblaciones de cerdos Criollos de Masaguaral, El Socorro, Arismendi y Cunaviche; así como en el cerdo ibérico, estando ausentes en el alentejano, Landrace y Large White (Cuadro 16); lo que puede ser un indicio de que estos alelos presentes en los cerdos Criollos venezolanos proviene del cerdo ibérico, al cual se le ha atribuido el origen del cerdo Criollo venezolano, por su semejanza en caracteres zoométricos y faneróptico s (Hurtado, 2004; Hurtado *et al.,* 2005). Similarmente, las poblaciones de Capanaparo y Cunaviche (estado Apure) poseen el alelo 151 del marcador SW911, el cual se encuentra presente sólo en alentejano, lo que pudiera interpretarse de manera análoga a la teoría esgrimida de la influencia del cerdo ibérico en América; debe considerarse que el alentejano también es un cerdo proveniente de la Península Ibérica, específicamente de Portugal y se considera que está estrechamente relacionado a los cerdos ibéricos españoles (Ramos *et al.,* 2003; Vicente *et al.,* 2008). Asimismo, puede observarse que el alelo 206 del marcador S0225 está presente en las poblaciones de Masaguaral, El Socorro y Landrace, lo que puede relacionarse a la práctica de cruzamiento que realizan los habitantes de la zona al introducir la raza Landrace (y por ende el alelo) con el objetivo de aumentar el rendimiento de los cerdos Criollos. Sin embargo, estas teorías deben ser comprobadas analizando otras poblaciones de cerdos Criollos venezolanos sometidas a procesos similares de apareamiento. En el mismo orden de ideas, se observa que el alelo 240 del microsatélite S0227 es exclusivo en la población de Arismendi y el alelo 219 del mismo marcador está presente solo en los cerdos Criollos venezolanos. La presencia de fragmentos exclusivos en poblaciones ha sido reportada con anterioridad por Galíndez *et al.* (2011) en un estudio de cerdos Criollos venezolanos usando RAPD`S, asimismo, Thuy *et al.* (2006) encontró alelos privados para todos los microsatélites considerados en el cerdo vietnamita. Estos alelos son

considerados raros debido a que su frecuencia es inferior a 5% (Aranguren – Méndez *et al.,* 2002; Thuy *et al.,* 2006), por lo cual estos marcadores pueden ser muy útiles para el estudio de divergencia genética entre poblaciones de cerdos; empero, tal y como se mencionó anteriormente es necesario probar individuos de otras poblaciones para descartar las imprecisiones que pudieran acarrear el muestreo de individuos emparentados en una misma zona. En todo caso, es sabido que en poblaciones aisladas la deriva genética puede ser causal de la variación observada (Galíndez *et al.,* 2011). Los resultados reflejan que los cerdos Criollos representan un importante reservorio de diversidad genética, denotada para este caso en la frecuencias alélicas (Landi *et al.,* 2011), a pesar de la práctica descontrolada del cruzamiento con razas exóticas y el desplazamiento que ha sufrido al introducir sistemas especializados e intensivos de producción. Tal variabilidad de los cerdos Criollos venezolanos ha sido evidenciada en caracteres e índices zoométricos, así como en la Morfometría de órganos vitales por Hurtado (2004); Hurtado *et al.* (2005, 2006), por tanto los resultados obtenidos corroboran la variabilidad detectada por los autores mencionados, los cuales la atribuyen a la adaptación a las distintas condiciones medioambientales de estos cerdos. Es importante recalcar, que la riqueza genética detectada es el insumo básico para poder planificar los planes de reproducción que se aplicarán dentro de los programas de conservación y mejora genética, considerando las bondades del cerdo Criollo venezolano.

2.4. Heterocigosidad observada (Ho) y esperada (He).

En torno a este tema Takezaki y Nei (1996) determinaron que para que un marcador molecular sea útil para estudiar la variación genética, este debe tener una heterocigosidad promedio que oscile entre 0,3 y 0,8 en la población. Los microsatélites S0215, S0227 y SW122 presentaron en el estudio actual (Cuadros 17 y 18) heterocigosidades medias observadas y

esperadas inferiores al límite mínimo establecido por los autores antes mencionados. Por lo tanto estos marcadores no son adecuados para medir la variación genética media en las 10 poblaciones estudiadas; sin embargo, los restantes once (11) marcadores demostraron su utilidad para este tipo de estudio al ubicarse dentro del rango de heterocigosidad media observada establecida por los autores.

Tomando este criterio, dentro de estos marcadores se presenta una situación interesante, ya que el microsatélites S0215 en las poblaciones de cerdos de Masaguaral y Capanaparo las heterocigosidades son inferiores a 0,3; para S0227, de los cinco grupos de cerdos Criollos Venezolanos solo en Guayabal su valor es inferior al límite establecido por Takezaki y Nei (1996), por tanto cierta variabilidad se está observando dentro de cada población para estos microsatélites (Cuadros 17 y 18).

Cuadro 17. Heterocigosidades observada y esperada para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos.

	Población											
Marcador	**Masaguaral**		**El Socorro**		**Arismendi**		**Guayabal**		**Capanaparo**		**Cunaviche**	
	Ho	**He**	**Ho**	**He**	**Ho**	**He**	**Ho**	**He**	**Ho**	**He**	**Ho**	**He**
S0005	0,619	0,604	0,729	0,590	0,586	0,564	0,655	0,738	0,536	0,633	0,742	0,619
S0155	0,524	0,664	0,571	0,706	0,600	0,732	0,621	0,678	0,476	0,589	0,633	0,741
S0215	0,100	0,177	0,320	0,490	0,448	0,487	0,250	0,363	0,103	0,267	0,281	0,424
S0218	0,688	0,833	0,556	0,700	0,690	0,684	0,667	0,603	0,690	0,734	0,500	0,613
S0225	0,545	0,812	0,536	0,730	0,733	0,741	0,586	0,622	0,724	0,787	0,600	0,720
S0227	0,571	0,542	0,308	0,558	0,393	0,573	0,217	0,335	0,407	0,408	0,385	0,559
SW122	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
SW24	0,636	0,716	0,731	0,733	0,629	0,792	0,643	0,636	0,724	0,774	0,679	0,618
SW240	0,714	0,605	0,429	0,623	0,767	0,688	0,792	0,777	0,462	0,560	0,452	0,476
SW632	0,467	0,756	0,760	0,623	0,778	0,696	0,545	0,656	0,440	0,569	0,774	0,676
SW857	0,600	0,610	0,654	0,691	0,414	0,664	0,387	0,317	0,833	0,715	0,710	0,671
SW911	0,762	0,779	0,520	0,708	0,414	0,717	0,387	0,720	0,333	0,713	0,806	0,719
SW936	0,684	0,764	0,577	0,649	0,276	0,568	0,419	0,618	0,552	0,716	0,742	0,753
SW951	0,667	0,557	0,286	0,312	0,655	0,618	0,828	0,656	0,714	0,623	0,633	0,627
Total[1]	**0,534**	**0,601**	**0,513**	**0,580**	**0,549**	**0,609**	**0,500**	**0,551**	**0,500**	**0,578**	**0,567**	**0,587**

1: Promedio no ponderado dentro de población;.

Cuadro 18. Heterocigosidades observada y esperada para 14 microsatélites en cerdos de origen ibérico, razas comerciales y total de todas las poblaciones incluyendo los cerdos Criollos venezolanos.

Marcador	Alentejano		Ibérico		Landrace		Large White		Total	
	Ho	He	Ho	He	Ho	He	Ho	He	Ho	He
S0005	0,593	0,695	0,767	0,701	0,737	0,644	0,817	0,685	0,708	0,647
S0155	0,414	0,479	0,767	0,735	0,571	0,722	0,429	0,680	0,561	0,673
S0215	0,214	0,416	0,259	0,440	0,048	0,136	0,000	0,254	0,192	0,345
S0218	0,000	0,000	0,867	0,811	0,600	0,571	0,231	0,218	0,549	0,577
S0225	0,429	0,652	0,786	0,666	0,350	0,823	0,143	0,759	0,543	0,731
S0227	0,207	0,189	0,111	0,108	0,286	0,455	0,071	0,071	0,296	0,380
SW122	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
SW24	0,655	0,606	0,724	0,694	0,500	0,703	0,429	0,780	0,665	0,705
SW240	0,741	0,695	0,852	0,739	0,778	0,700	0,817	0,692	0,690	0,656
SW632	0,310	0,508	0,480	0,633	0,600	0,686	0,571	0,582	0,573	0,639
SW857	0,808	0,664	0,500	0,581	0,700	0,576	0,385	0,335	0,599	0,582
SW911	0,679	0,770	0,414	0,779	0,619	0,733	0,214	0,743	0,515	0,738
SW936	0,444	0,735	0,320	0,709	0,550	0,501	0,600	0,658	0,516	0,667
SW951	0,214	0,195	0,172	0,164	0,600	0,658	0,800	0,591	0,577	0,500
Total[1]	**0,408**	**0,472**	**0,501**	**0,554**	**0,496**	**0,565**	**0,422**	**0,503**	**0,499[2]**	**0,560[2]**

1: Promedio no ponderado dentro de población; 2: promedio no ponderado de todos los marcadores moleculares.

Los menores valores de heterocigosidades se observan para S0215, mientras que los mayores valores de heterocigosidad se observaron para el marcador SW911.

Para El Socorro excluyendo SW122 el rango está entre 0,286 y 0,729. Los valores de heterocigosidades observados son variables entre marcadores y poblaciones; empero debe resaltarse S0215 que resultó monomórfico en Large White, y S0218 en alentejano. La mayoría de los microsatélites estudiados resultaron heterocigotos en todas las poblaciones. Los resultados son similares al reporte de Lemus *et al.* (2001), autores que reportan valores de heterocigosidades entre 0,21 (S0227) y 0,62 (S0005). Sin embargo, al observar las heterocigosidades por población, en el presente trabajo todas las poblaciones presentaron valores superiores a 0,3; mientras que en el trabajo mencionado, la población de Veracruz 2 refleja un valor de

0,28. Al igual que en la presente investigación, Martínez *et al.* (2000a) en un estudio genético del cerdo Ibérico reportó valores bajos de heterocigosis media (0,148) para el microsatélites S0215. Las heterocigosidades medias observadas son ligeramente inferiores a los reportes de Li *et al*. (2004); Canul *et al.* (2003); Pérez *et al.* (2004) y Revidatti (2009). Asimismo, son similares a otros reportes de la literatura (Laval *et al.,* 2000; Martínez *et al.,* 2003, 2007; Vicente *et al.,* 2008; Luetkemeier *et al.*, 2010; Montenegro, 2012). Los valores de las heterocigosidad observada pueden diferir de los valores de heterocigosidad esperada, cuando se detectan estas diferencias se entiende que la población esta desviada del equilibrio Hardy – Weinberg (Revidatti, 2009). La situación planteada se observa en algunas poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y las poblaciones referenciales, evidenciándose ligeras variaciones a favor de una u otra heterocigosidad. Cuando la heterocigosidad observada es mayor a la esperada es probable que se estén introduciendo genes nuevos a las poblaciones, en el caso contrario, probablemente sea un indicio de que algunos apareamientos consanguíneos están ocurriendo (Maudet *et al.*, 2002; Galíndez *et al.,* 2011). A pesar de ello, se observan en todas las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos niveles de heterocigosidades superiores a 0,5; lo cual ha sido descrito por Li *et al.* (2004); Pérez *et al.* (2004) y Kim *et al.* (2005) como muestra de altos niveles de diversidad genética. Está alta variabilidad genética observada en los cerdos Criollos venezolanos conduce a pensar que las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos representan un potencial reservorio de genes, tal cual lo manifestó Hurtado (2004), justificándose así la conservación, multiplicación y mejora de estas variedades. Precisamente estos basamentos son los esgrimidos por Martínez *et al.,* (2000a) para la conservación y multiplicación de los cerdos Ibéricos y Criollos latinoamericanos. Cabe recalcar que la variabilidad fenotípica de los cerdos Criollos venezolanos había sido documentada con anterioridad por Hurtado (2004) y Hurtado *et al.* (2005, 2006), considerando caracteres morfológicos,

zoométricos y morfométricos. Dicha variabilidad se expresa en los niveles altos de heterocigosidades observada y esperada en las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos, que aunado al hecho de que Ho es inferior a He en promedio, reflejan que muy pocos apareamientos consanguíneos están ocurriendo. Considerando todos los loci y poblaciones la heterocigosidad esperada (o diversidad genética) se ubicó entre 0,498 (Alentejano) y 0,643 (Arismendi), lo que refleja diferencias apreciables en los niveles de diversidad genética cuando ésta se evalúa a través de este parámetro. Los valores de He y Ho mínimos y máximos (promedios) en todas poblaciones consideradas son superiores a los reportados en el Chato murciano, Negro de los Pedroches y Negro canario (Calvo *et al.,* 2000; Martínez *et al.,* 2003; Martínez *et al.,* 2007) e inferiores a los reportes de Canul *et al.* (2003), Revidatti (2009) en los cerdos Pelón mexicano y del nordeste argentino, respectivamente. Por otra parte, los valores son similares a los reseñados por Kelly *et al.* (2004) y Vicente *et al.* (2008) en cerdos Pampa Rocha de Uruguay y portugueses, respectivamente. La heterocigosidad esperada excedió a la observada cuando se consideran todos los loci con una diferencia promedio de 0,061. En este sentido, cuando se consideran todos los loci la heterocigosis esperada resultó en 0,560; lo que indica altos niveles de diversidad genética en las poblaciones analizadas, resultados que son similares a los reportes de Li *et al.* (2004) y Vicente *et al.* (2008) en razas chinas y portuguesas, respectivamente. Cabe mencionar que las heterocigosidades observadas y esperadas en cerdos Criollos venezolanos son similares o superiores a las presentadas por las poblaciones referenciales (alentejano, ibérico, Landrace, Large White), donde se llevan controles estrictos de apareamientos; es decir, que se evita que ocurran cruces consanguíneos; por ello al revisar los valores de los cerdos Criollos venezolanos se puede apreciar que es muy probable que la ocurrencia de este tipo de apareamientos es mínima, aún cuando las cubriciones no son controladas (apareamiento al azar).

2.5. Índice de contenido polimórfico (PIC).

Los valores de PIC obtenidos oscilan entre 0,329 para el locus S0215 (no incluye el marcador SW122 que resultó monomórfico) y 0,731 para el S225 (Cuadro 19). El valor inferior de PIC (0,157) observado en Masaguaral es ligeramente superior a los valores reportados por Martínez *et al.* (2007) y Revidatti (2009) en el cerdo Negro canario y del Nordeste argentino, respectivamente, mientras que el mayor valor (0,780) del mismo marcador es un poco más bajo al valor máximo en cerdos argentinos (Revidatti, 2009).

Cuadro 19. Índice de contenido polimórfico para 14 microsatélites en seis poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

	Población										
	Criollo venezolano						**Ibérico**		**Comerciales**		**Total**
Marcador	**Masaguaral**	**El Socorro**	**Arismendi**	**Guayabal**	**Capanaparo**	**Cunaviche**	**Alentejano**	**Ibérico**	**Landrace**	**Large White**	**Total**
S0005	0,520	0,491	0,484	0,677	0,566	0,533	0,632	0,633	0,552	0,595	0,568
S0155	0,594	0,640	0,671	0,592	0,497	0,678	0,360	0,675	0,653	0,588	0,595
S0215	0,157	0,365	0,364	0,293	0,228	0,330	0,325	0,338	0,124	0,215	0,274
S0218	0,777	0,652	0,612	0,511	0,678	0,541	0,000	0,768	0,514	0,198	0,525
S0225	0,766	0,670	0,679	0,547	0,736	0,657	0,579	0,591	0,776	0,688	0,669
S0227	0,446	0,489	0,498	0,295	0,374	0,477	0,168	0,103	0,346	0,067	0,326
SW122	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
SW24	0,649	0,673	0,742	0,555	0,720	0,537	0,515	0,621	0,627	0,709	0,635
SW240	0,550	0,544	0,617	0,724	0,461	0,420	0,625	0,682	0,620	0,606	0,585
SW632	0,682	0,538	0,633	0,591	0,468	0,603	0,453	0,541	0,607	0,465	0,558
SW857	0,531	0,625	0,605	0,263	0,654	0,599	0,576	0,508	0,522	0,290	0,517
SW911	0,720	0,643	0,661	0,659	0,659	0,666	0,719	0,726	0,664	0,667	0,678
SW936	0,696	0,570	0,513	0,536	0,648	0,692	0,669	0,640	0,369	0,551	0,588
SW951	0,486	0,282	0,525	0,570	0,530	0,542	0,173	0,155	0,567	0,472	0,430
Total[1]	**0,541**	**0,513**	**0,543**	**0,487**	**0,516**	**0,520**	**0,414**	**0,499**	**0,496**	**0,437**	**0,496[2]**

1: Promedio no ponderado dentro de población; 2: promedio no ponderado de todos los marcadores moleculares.

Los valores más altos (promedio de toda la población) se corresponden con los microsatélites que presentan un mayor número de alelos (SW24, SW911, SW240, S0155, S0225, S0005, Cuadros 15 y 19), lo cual es similar a los reportes de Martínez *et al.* (2004); Revidatti (2009) y Montenegro (2012). La relación directa observada, en la cual aumenta el PIC en los microsatélites con mayor número de alelos había sido reportada por Martínez (2000a) y Revidatti (2009). Asimismo, los menores valores de PIC son concordantes con los marcadores que tienen menores heterocigosidades. La información expresada por un marcador viene dada por su valor de PIC. En este sentido, loci con valores superiores a 0,5 son muy informativos, entre 0,25 y 0,5 medianamente informativos y menores a 0,25 son poco informativos (Martínez *et al.*, 2005b). Los marcadores S0215 y S0227 resultaron medianamente informativos, siendo estos microsatélites los que reflejan menores valores, tal cual fue reportado por Pérez *et al.* (2004), Martínez *et al.* (2007), Vicente *et al.* (2008) y Montenegro (2012) en los cerdos Criollos cubanos, Negro canario, portugueses y Pampa Rocha de Uruguay, respectivamente. De manera opuesta el marcador S0225 presentó el mayor valor (0,731) promedio (Cuadro 20), superando ampliamente los señalamientos de Pérez *et al.* (2004), Martínez *et al* (2007), Revidatti (2009) y Montenegro (2012). El resto de los marcadores son altamente informativos. Los resultados se asemejan a los reportes de Vicente *et al.* (2008), Revidatti (2009) y Landi *et al.* (2011). Aun cuando los marcadores S0215, S0227 y SW951 resultaron poco informativos en algunas pocas poblaciones, los valores medios no reflejan ningún marcador con bajo valor de PIC (PIC < 0,25). Tal situación difiere de los reportes de Martínez *et al.* (2005b, 2007), Revidatti (2009), Landi *et al.* (2011) y Montenegro (2012), autores que reportan números variables de marcadores con vales de PIC inferiores a 0,25. Dentro de cada población el marcador más informativo varió, siendo los más comunes S0128, SW24, S0225, SW240, SW936 y SW911. A diferencia de lo expresado en la literatura (Li *et al.,* 2004; Martínez *et al.,* 2005b;

Revidatti, 2009; Montenegro, 2012) dentro las poblaciones de El Socorro, Guayabal, Capanaparo, Cunaviche y Landrace, los marcadores con el mayor número de alelos no reflejan el mayor PIC, pudiendo ser causado por diferencias en las frecuencias alélicas, por tanto el valor de este índice depende no sólo del número de alelos, sino también del equilibrio de las frecuencias de estos (Cuadro 16). A pesar de que el PIC refleja el polimorfismo detectado, este no es suficiente para elegir un marcador y su utilidad, puesto que depende del número de alelos y sus frecuencias, pudiendo combinaciones no adecuadas de número y frecuencia de alelos reflejar valores bajos de PIC (Moazami – Goudarzi *et al.,* 1994; Aranguren – Méndez, 2002; Revidatti, 2009). Al visualizar los valores de PIC por población resalta que, de las poblaciones de cerdos Criollos, solo en Capanaparo el valor medio es medianamente informativo, lo mismo ocurre en las poblaciones referenciales Alentejano, Ibérico, Landrace y Large White; en el resto de las poblaciones el valor medio es superior a 0,5. Estas diferencias entre poblaciones ha sido reseñada en la literatura (Delgado *et al.,* 2009; Revidatti, 2009; Landi *et al.,* 2011). En el cerdo Criollo venezolano los valores altamente informativos del PIC (promedio 0,52) pueden ser indicativos de la ausencia de programas de mejora genética y, por tanto, de baja o ausente presión de selección, teoría establecida por Li *et al.* (2004) y Fang *et al.* (2009) para explicar los valores altos de PIC en cerdos Criollos chinos y taiwaneses; inclusive el valor alto de PIC observado en Masaguaral pudiese estar relacionado con la inclusión de machos de razas mejoradas, versión manifestada por habitantes de la zona; en este sentido, el postulado sería acorde al reporte de Fang *et al.* (2009). Basándose en la teoría propuesta por Li *et al.* (2004) y Fang *et al.* (2009), la reducción del PIC en las razas comerciales Landrace y Large White, puede ser consecuencia de que están sometidas a una alta presión de selección. Para los cerdos ibéricos y alentejanos la explicación puede basarse en el aislamiento geográfico y, en algunos casos, el bajo número de individuos; lo que no necesariamente

indique una reducción de la variabilidad genética (Landi *et al.* 2011). El contenido de información polimórfica promedio de 0,585, con 11 de los 14 loci con valores superiores a 0,5 indica altos niveles de variabilidad genética en la población cuando es considerada como un todo. El valor medio calculado en este estudio es superior al señalamiento de Fang *et al.* (2009) en cerdos Criollos taiwaneses y similar al reporte de Landi *et al.* (2011) para cerdos salvajes europeos.

2.6. Equilibrio Hardy – Weinberg.

Cuando se probó el equilibrio para todos los marcadores utilizados considerando todas las poblaciones, el análisis arrojó que de 14 microsatélites probados, uno (01) mostró solo un alelo (SW122), uno (01) está en equilibrio (SW24) y el resto en desequilibrio (P<0,05), lo que representa el 85,7% de los marcadores utilizados (Cuadro 20).

Tal valor ha sido observado en la literatura evidenciando varios autores que cuando prueban los marcadores en el total de la población, estos en su mayoría se muestran en desequilibrio (Calvo *et al.,* 2000; Aranguren – Méndez*,* 2002; Li *et al.,* 2004; Martínez *et al.,* 2004; 2007; Chang *et al.,* 2009; Revidatti, 2009; Landi *et al,* 2011). Sin embargo, cuando se analizan los marcadores por raza o población el desequilibrio mayoritario desaparece, dando paso a un mayor porcentaje de loci en equilibrio, comportamiento que es similar a las reseñas de Calvo *et al.* (2000), Lemus *et al.* (2001), Martínez *et al.* (2004), Landi et al. (2011) y Montenegro (2012).

El aumento de los loci que están en equilibrio Hardy - Weinberg entre la población total y el análisis dentro de cada población refleja una subestructura de la población (diferencias de las frecuencias alélicas entre poblaciones), lo que ha sido llamado efecto Wahlund y es citado como explicación en la literatura consultada (Lemus *et al.,* 2001; Martínez *et al.,* 2004; Revidatti, 2009; Landi *et al.,* 2011).

Cuadro 20. Equilibrio Hardy – Weinberg para 14 microsatélites en cinco poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

	Población										
Marcador	**Total[1]**	**Masaguaral**	**El Socorro**	**Arismendi**	**Guayabal**	**Capanaparo**	**Cunaviche**	**Alentejano**	**Ibérico**	**Landrace**	**Large White**
S0005	**0,000**	0,423	0,000	0,834	0,234	0,052	0,609	0,203	0,557	0,275	0,004
S0155	**0,037**	0,159	0,057	0,200	0,646	0,402	0,511	0,691	0,071	0,179	0,039
S0215	**0,000**	0,001	0,105	0,710	0,122	0,007	0,08	0,016	0,065	0,073	0,004
S0218	**0,000**	0,283	0,073	0,000	0,692	0,120	0,000	**Fijo[2]**	0,615	0,075	1,000
S0225	**0,000**	0,146	0,072	0,139	0,326	0,702	0,039	0,013	0,065	0,000	0,000
S0227	**0,001**	1,000	0,002	0,007	0,094	0,199	0,023	1,000	1,000	0,137	0,000
SW122	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**	**Fijo[2]**
SW24	0,148	0,442	0,186	0,384	0,714	0,733	0,285	0,959	0,098	0,126	0,030
SW240	**0,000**	0,717	0,006	0,594	0,811	0,541	0,604	0,446	0,000	0,025	0,093
SW632	**0,000**	0,003	0,005	0,685	0,228	0,443	0,000	0,020	0,190	0,199	0,621
SW857	**0,000**	0,307	0,009	0,000	0,559	0,214	0,312	0,000	0,080	0,688	1,000
SW911	**0,000**	0,168	0,166	0,077	0,000	0,000	0,347	0,073	0,000	0,046	0,000
SW936	**0,000**	0,473	0,505	0,000	0,032	0,047	0,818	0,002	0,000	1,000	0,325
SW951	**0,000**	0,210	0,100	0,392	0,184	0,002	0,754	1,000	1,000	0,000	0,003

1: Se consideran las poblaciones en conjunto; 2: Monomórfico.

Este efecto refiere que cuando dos o más subpoblaciones tienen diferencias en las frecuencias alélicas, la heterocigosidad total o de la población en su conjunto se reduce dando paso al desequilibrio Hardy – Weinberg, aun cuando las subpoblaciones separadas estén en equilibrio. En el presente estudio se corrobora la teoría, puesto que existen diferencias en las frecuencias alélicas entre poblaciones, llegando al extremo de presentarse alelos privados (Cuadro 16). Señalan Li *et al.* (2004) que entre las causas, las barreras geográficas impiden el flujo de genes entre las subpoblaciones, teoría que pudiera aplicarse al separar los cerdos Criollos venezolanos de los cerdos ibéricos y alentejano, puesto que el océano Atlántico se interpone al flujo natural de genes. Asimismo, Galíndez *et al.* (2011) señalaban que los ríos se interponían en la migración efectiva de los

cerdos del estado Guárico (Masaguaral, El Socorro, Guayabal) y Apure (Apure, Arauca y Capanaparo), respectivamente. Sin embargo, no debe olvidarse que la deriva genética puede intervenir para crear diferencias claras en las frecuencias alélicas, tal parece ser el caso de Guayabal (Cuadro 16).

Dentro de cada población el número de loci que estuvieron en equilibrio variaron entre dos (14%) para Masaguaral y Guayabal y siete (57%) para Large White. Si se consideran solo los Criollos venezolanos el rango se ubica entre dos (14%) y cinco (36%), variando los marcadores desequilibrados para cada población. El marcador que presenta menos desequilibrio dentro de las poblaciones es SW24 y los que presentan mayores valores de desequilibrio SW911 y SW936 (Cuadro 20). En Chato murciano se han reportado dos marcadores en desequilibrio atribuyéndose el efecto a una mayor heterocigosis observada respecto a la esperada (Calvo *et al.,* 2000); mientras que en el cerdo Criollo argentino se atribuye a inferior heterocigosidad observada en relación a la esperada (Revidatti, 2009). En el presente trabajo se evidencia que no existe una relación directa entre el exceso de heterocigosis observada y el desequilibrio, puesto que en algunos casos donde hay desequilibrio se debe a exceso de heterocigosis observada y en otros a déficit (Cuadros 17, 18 y 20). Vale la pena resaltar que el déficit de heterocigosis es mayor en el conjunto de marcadores desequilibrados, por tanto es probable que algunos pocos apareamientos no aleatorios pudiesen estar ocurriendo (Revidatti, 2009). La aseveración es marcada en la raza Large White, donde la mayoría de los microsatélites están desequilibrados; dentro de los Criollos venezolanos es probable que en El Socorro, Arismendi y Cunaviche estén ocurriendo, de igual forma, apareamientos consanguíneos. Para los cerdos Criollos venezolanos se encontraron menos marcadores en desequilibrio que en el cerdo Negro canario (con 7 de 13) (Martínez *et al.,* 2007); por su parte Yang *et al*. (2003) reportan un rango de 1 a 6 loci en desequilibrio de cada población de 18 estudiadas, mientras que Li *et al*. (2004) informan un rango entre 8 y 18, así como en la población total

analizada por Kim *et al*. (2005) 36 de 144 loci se mostraron desviados significativamente hacia un déficit de heterocigotos, en la mayoría de las razas. Por otro lado, Thuy *et al.* (2006) reseñan entre 2 y 4 loci en desequilibrio para grupos de cerdos vietnamitas.

3. Verificación de la probabilidad de exclusión como herramienta de control genealógico en poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y poblaciones referenciales.

La probabilidad de exclusión por marcador se ubicó entre 0,086 (S0215) y 0,383 (S0225) para el análisis que supone la ausencia de la información de los dos progenitores, y en el rango 0,164 – 0,563 en los mismos marcadores para el análisis que supone la ausencia de información de uno de los progenitores (Cuadro 21). De manera general los resultados se asemejan al reporte de Delgado *et al.* (2009), investigadores que estudiaron los microsatélites considerados en el presente trabajo y otros no incluidos. Vale la pena mencionar que para los marcadores S0155, S0227, SW911, SW936 y SW951, en el presente estudio los valores de probabilidad de exclusión son superiores a los reportados por los autores anteriormente citados, diferencia que puede ocurrir debido a que se estudiaron poblaciones diferentes y, por tanto, la constitución genética de estas puede diferir. Asimismo, los valores encontrados son ligeramente inferiores a los reportados por Fang *et al.* (2005) y Vicente *et al.* (2008), pudiendo además de la explicación ofrecida con anterioridad, agregar el hecho de que los valores de probabilidad de exclusión por cada marcador aumentan con el incremento del número de alelos de estos, lo que pudiese llevar a pensar que en los trabajos citados probablemente exista una mayor riqueza alélica.

Cuadro 21. Probabilidad de exclusión para cada locus*, con ausencia de información de los dos progenitores (PE2), con ausencia de información de uno de los progenitores (PE1) para la combinación de poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

Locus	PE2	PE1
S0005	0,284	0,455
S0155	0,332	0,508
S0215	**0,085**	**0,164**
S0218	0,324	0,507
S0225	0,383	0,563
S0227	**0,129**	**0,261**
SW24	0,353	0,531
SW240	0,341	0,517
SW632	0,243	0,402
SW857	0,314	0,490
SW911	0,364	0,543
SW936	0,301	0,476
SW951	**0,194**	**0,332**
PEC[1]	**0,9874**	**0,9996**
PEC[2]	**0,9804**	**0,9990**

1: Probabilidad de exclusión combinada, considerando todos los loci en conjunto; 2: probabilidad de exclusión combinada descartando los loci S0215, S0227 y SW951. *: No se considera el marcador SW122 por resultar monomórfico.

Se detectaron tres marcadores poco informativos expresado en baja probabilidad de exclusión (<0,4) de acuerdo al criterio establecido por Delgado *et al.* (2009), estos fueron S0215, S0227 y SW951. Concordando con los autores citados, estos microsatélites se corresponden con los de menor número de alelos, menores heterocigosidades e inferiores índices de contenido de información polimórfica (Cuadros 15, 17, 18 y 19), confirmando los hallazgos y teorías expresadas con anterioridad sobre la poca información que expresan los marcadores mencionados en estas poblaciones para el estudio de la diversidad genética. La probabilidad de

exclusión combinada incluyendo todos los loci para ambos casos resultó en valores superiores a 0,98 (Cuadro 21), resaltando el hecho de que el poder de discriminación de un individuo con respecto a la población mediante la probabilidad de exclusión total es cercana al 100% (99,9%) en ausencia de información de uno de los progenitores. Los resultados concuerdan con los reportes de Vicente *et al.* (2008) y Delgado *et al.* (2009) quienes informan valores de probabilidad de exclusión similares al presente estudio. Vale la pena mencionar que si se descartan los tres microsatélites mencionados con anterioridad, la probabilidad de exclusión combinada se mantienen en 99,9% para un panel de 10 microsatélites (Cuadro 22), por lo tanto el no considerar estos marcadores implica ahorro en tiempo y dinero sin afectar la precisión del análisis. Estos altos valores de probabilidad de exclusión, tal y como refiere Aranguren – Méndez (2002), implica que es prácticamente improbable que no se detecte una falsa paternidad con el panel de marcadores propuesto. Asimismo, es válido aseverar que la prueba propuesta constituye una herramienta poderosa y su uso para controlar la genealogía en cerdos Criollos venezolanos es imprescindible, sobre todo porque es conocido que en los sistemas de explotación de estos cerdos los apareamientos no son controlados y menos aún las relaciones de parentesco que puedan ocurrir entre los individuos de las poblaciones consideradas.

Por tanto, su uso para minimizar o eliminar la consanguinidad representa un paso fundamental a ser considerado en los planes de conservación y recuperación de las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos. Asimismo, la premisa de poder controlar la genealogía, usando esta técnica, en futuros planes de mejora genética luce como un objetivo fundamental a mediano plazo (Aranguren – Méndez, 2002; Martínez *et al.*, 2005a).

Al analizar la probabilidad de exclusión combinada dentro de las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y las razas comerciales, se evidencia una situación similar (Cuadro 22).

Cuadro 22. Probabilidad de exclusión para cada locus*, con ausencia de información de uno de los progenitores (PE1) para cada población de cerdos Criollos venezolanos y razas comerciales.

Marcador	Masaguaral	El Socorro	Arismendi	Guayabal	Capanaparo	Cunaviche	Landrace	Large White
S0005	0,321	0,292	0,292	0,476	0,367	0,323	0,345	0,393
S0155	0,398	0,439	0,471	0,370	0,295	0,478	0,453	0,379
S0218	0,612	0,471	0,409	0,311	0,552	0,338	0,331	0,106
S0225	0,602	0,476	0,479	0,343	0,533	0,458	0,618	0,498
SW24	0,449	0,478	0,563	0,342	0,269	0,338	0,424	0,517
SW240	0,362	0,342	0,414	0,541	0,454	0,245	0,412	0,410
SW632	0,481	0,338	0,433	0,394	0,471	0,399	0,403	0,266
SW857	0,334	0,424	0,409	0,132	0,444	0,393	0,338	0,157
SW911	0,532	0,459	0,515	0,459	0,367	0,479	0,466	0,466
SW936	0,496	0,365	0,326	0,326	0,295	0,492	0,185	0,348
PEC[1]	**0,999**	**0,999**	**0,998**	**0,995**	**0,995**	**0,997**	**0,997**	**0,993**

1: Probabilidad de exclusión combinada, descartando los loci S0215, S0227 y SW951. *: No se considera el marcador SW122 por resultar monomórfico.

Tomando en cuanto la recomendación plasmada anteriormente, cuando se calculan los valores sin considerar los marcadores S0215, S0227 y SW951, el microsatélite que presenta el menor valor es variable entre poblaciones. Es así como en Masaguaral, El Socorro y Arismendi es el marcador S0005, en Guayabal SW857, en Capanaparo SW24, en Cunaviche SW240, en Landrace SW936 y en Large White S0218.

Vale la pena resaltar que la mayoría de estos marcadores mencionados en sus poblaciones respectivas presentan valores poco informativos, por lo tanto, la discusión sobre su poca o ninguna utilidad es válida, puesto que es muy probable que el hecho de descartarlos en el análisis de cada población particular no ocasione variaciones significativas en el valor de la probabilidad de exclusión combinada. Una distribución

similar se observa con los marcadores que presentan los valores más elevados de probabilidad de exclusión dentro de cada población, ya que estos no son los mismos entre una población y otra (Cuadro 22). Finalmente, resalta el hecho de que la probabilidad de exclusión supera el 99% (entre 99,3% y 99,9%) para todas las poblaciones, por tanto una alta precisión, o tal y como expresa Aranguren – Méndez (2002), es improbable que no se detecte una paternidad errónea con este tipo de análisis en las poblaciones y condiciones consideradas. Tales precisiones han sido reportadas en asnos, cerdos, vacunos y camélidos usando distintos paneles de microsatélites (Aranguren – Méndez, 2002; Rodríguez *et al.,* 2004; Fang *et al.,* 2005; Martínez *et al.,* 2005a; Delgado *et al.,* 2006; Arellano *et al.,* 2007; Arellano, 2008; Vicente *et al.,* 2008; Calvo *et al.,* 2009; Delgado *et al.,* 2009)

4. Diferenciación genética.

4.1. Estadísticos "F" y coeficiente de diferenciación genética "G_{ST}".

4.1.1. Índice "F_{IT}".

Este índice refleja la correlación que existe entre dos unidades gaméticas tomadas al azar de la población considerada como un todo, asimismo es un reflejo del exceso o déficit de heterocigotos en la población (Vicente de *et al.*, 2004). El Cuadro 23 refleja los valores de este índice por cada marcador consideradas como un promedio de toda la población. Es evidente que la población considerada en un solo grupo presenta en promedio 0,215 de déficit de heterocigotos o lo que es lo mismo, esa misma proporción de exceso de homocigotos.

El exceso detectado parece lógico, puesto que es un indicio de subdivisión de la población.

Cuadro 23. Estadísticos "F" y "G_{ST}" por marcador para el promedio de todas las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

Marcador	F_{IT}[1]	F_{IS}[2]	F_{ST}[3]	G_{ST}[4]
S0005	0,029	-0,079	0,101	0,103
S0155	0,240	0,152	0,103	0,121
S0215	0,493	0,414	0,134	0,153
S0218	0,222	0,046	0,185	0,195
S0225	0,261	0,211	0,063	0,081
S0227	0,414	0,228	0,241	0,293
SW122	-----	-----	----	------
SW24	0,110	0,024	**0,088**	0,096
SW240	0,122	-0,029	0,148	0,146
SW632	0,140	0,088	0,057	0,069
SW857	0,198	-0,019	0,213	0,210
SW911	0,281	0,262	0,026	0,043
SW936	0,308	0,247	0,080	0,096
SW951	0,142	-0,126	0,238	0,229
Multilocus	**0,215**	**0,103**	**0,125**	**0,136**

1: Índice de fijación en la población total; 2: deficiencia o exceso de heterocigotos dentro de cada población; 3: diferenciación genética entre poblaciones; 4: coeficiente de diferenciación genética (Nei, 1973).

Esta hipótesis es denominada en la literatura efecto Wahlund (Maudet *et al.,* 2002; Vicente *et al.*, 2008; Landi *et al.*, 2012) y se identifica por un desequilibrio de las frecuencias génicas, que en el particular de este estudio se verifica en la diferencia entre las heterocigosidades observada y esperada (Cuadros 17 y 18), afirmación que coincide con los postulados emitidos por Vicente *et al.* (2008) y Revidatti (2009) en análisis de cerdos portugueses y uruguayos, respectivamente. Asimismo se evidencia que existen diferencias entre marcadores, siendo S0215 el que presenta mayor exceso de homocigotos y S0005 el que presenta menor desequilibrio. De manera general los valores de "F_{IT}" coinciden con la literatura consultada (Martínez *et*

al., 2000a; Yang *et al.*, 2003; Vicente *et al.*, 2008; Revidatti, 2009) empero su importancia se fundamenta sobre la base de los indicios de que existe una subdivisión en las muestras analizadas y, por tanto, los individuos no pertenecen a una misma población.

4.1.2. Índice "F_{IS}".

De manera general, se puede indicar que dentro de las poblaciones en promedio se presenta una proporción de 0,103 (Cuadro 23) de déficit de heterocigotos (Aranguren – Méndez, 2000; SanCristobal *et al.,* 2003), resultados que no son alarmantes y representan el 50% del déficit de heterocigotos reportado por Lemus *et al.* (2001). El "F_{IS}" por marcador se ubicó entre -0,079 y 0,414; expresando los valores negativos exceso de heterocigotos, mientras que los valores positivos reflejan déficit de heterocigotos (SanCristobal *et al.,* 2003; Kim *et al.,* 2005). El límite superior encontrado se corresponde con el marcador S0215, el cual presentó solo dos alelos (Cuadros 15 y 16); por tanto la teoría de la ocurrencia de alelos nulos pudiese ser aplicada para explicar el déficit de heterocigotos en este caso (Aranguren – Méndez, 2000; SanCristobal *et al.,* 2003). Sin embargo, puede observarse en los marcadores S0005, SW240 y SW857 un exceso de heterocigotos expresado por un valor negativo, lo cual se corresponde con valores de heterocigosidad observada superiores a la esperada (Cuadros 17 y 18), coincidiendo con los reportes de Fabuel *et al.* (2004) y Revidatti (2009).

Dentro de cada población el menor valor de "F_{IS}" se observó en Cunaviche (0,034), mientras el mayor valor resultó en Large White (0,164); correspondiendo con la discusión precedente al menor y mayor déficit de heterocigotos, respectivamente (Cuadro 24).

Cuadro 24. Estadístico "F_{IS}" para cada población de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

Población	F_{IS}[1]	Intervalo de confianza
Masaguaral	0,114	-0,016 – 0,188
El Socorro	0,113	0,014 – 0,168
Arismendi	0,083	-0,007 – 0,134
Guayabal	0,095	-0,002 – 0,154
Capanaparo	0,137	0,046 – 0,183
Cunaviche	0,034	-0,052 – 0,078
Alentejano	0,133	0,020 – 0,201
Ibérico	0,097	0,008 – 0,145
Landrace	0,125	0,002 – 0,185
Large White	0,167	0,003 – 0,222

1: deficiencia o el exceso de heterocigotos dentro de cada población.

La principal teoría aplicable al déficit de heterocigotos (aumento de homocigotos) en los individuos Large White, pueden ser en primera instancia el pequeño tamaño de la población (se tomaron muestras de una sola granja), por tanto los individuos muestreados pueden ser producto de apareamientos consanguíneos (Lemus *et al.,* 2001; SanCristobal *et al.,* 2003). Este último postulado pudiese aplicarse también a las poblaciones de Masaguaral y El Socorro donde las poblaciones son pequeñas y pueden ocurrir apareamientos entre parientes, además que el muestreo se realizó en una pequeña área de estas localidades. La hipótesis coincide con un reporte previo realizado por Galíndez *et al.* (2011) al estudiar los cerdos Criollos venezolanos considerando los marcadores moleculares del tipo RAPD. Asimismo, para el caso de Capanaparo, a diferencia de las dos poblaciones anteriores el muestreo se realizó en un área extensa, por tanto el efecto Wahlund, pudiese explicar alguna subdivisión reproductiva que pudiese estar

ocurriendo, coincidiendo con la explicación esgrimida en la literatura (Martínez *et al.,* 2000; Li *et al.,* 2004; Revidatti, 2009; Landi, *et al.,* 2011). Debe añadirse que los cerdos en estado silvestre tienen hábitos gregarios; es decir, tienden a formar grupos conformados por 20 hembras en promedio, dentro de los cuales resaltan 1 a 3 machos dominantes que logran aparearse con las hembras presentes en la manada (Álvarez – Romero y Medellín, 2005). Los valores encontrados son inferiores al reporte de Lemus *et al.* (2001) y Li *et al.* (2004) que manifiestan índices de fijación de hasta 0,56 para cerdos Duroc puros; además son similares al reporte de Thuy *et al.* (2006) en cerdos vietnamitas. Finalmente, el ligero aumento de homocigosis (máximo 0,137) parece no alarmar, puesto que es inferior a muchos de los reportes de la literatura, asimismo es inferior a la proporción teórica máxima de consanguinidad que puede ocurrir en animales de reproducción sexual (0,25) (Campos, 1999). Por ello y a pesar de que en las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos no se aplican programas de apareamiento dirigido, ni de mejora genética; se observa conservación de la diversidad genética dentro de cada población (ligera reducción en Masaguaral, El Socorro y Capanaparo).

4.1.3. Índices "F_{ST}" y "G_{ST}".

Los estadísticos "F_{ST}" y "G_{ST}" expresan la diferenciación genética media entre poblaciones. Al observar los valores multilocus (Cuadro 23) se nota que ambos son similares, superando el límite inferior de 0,1 establecido en la literatura como indicativo de diferenciación genética significativa (Martínez *et al.,* 2004); ubicándose además dentro del rango reportado por Vicente de *et al.* (2004) que define la diferenciación genética es una escala moderada.

Si se observan los resultados por marcador se nota que los microsatélites S0225, SW24, SW632, SW911 y SW936 son moderadamente sensibles para detectar la diferenciación en las poblaciones analizadas con la

metodología utilizada, debido a que su valor es inferior al 0,1 mencionado en la literatura, resultado que converge con el reporte de Martínez *et al.* (2004). El Valor de "F_{ST}" multilocus refleja la proporción de variación genética debida a la diferenciación entre razas o variedades dentro de la población (Martínez *et al.,* 2000; Yang *et al.,* 2003), el cual para el presente estudio se ubicó en 0,125, siendo su equivalente (Nei, 1973) el "G_{ST}" que resultó en 0,136 (Cuadro 23).

Los valores obtenidos son similares a los reportados por Martínez *et al.* (2000a), Lemus *et al.* (2001), Fabuel *et al.* (2004), Martínez *et al.* (2004) y Fang *et al.* (2009) en los cerdos Pelón mexicano, ibérico y chinos, respectivamente; e inferiores a los señalamientos de Laval *et al.* (2000), Li *et al.* (2004) y Kim *et al.* (2005) en razas porcinas europeas, chinas y coreanas, respectivamente. Estos datos son muy importantes puesto que indican que existe subdivisión en la población del cerdo Criollo venezolano, efecto que puede atribuirse a la deriva genética y al efecto cuello de botella producto de la combinación reducción – aislamiento reproductivo de las poblaciones o efecto Wahlund (Takezaki y Nei, 1996); efectivamente, la subdivisión a priori establecida por separación geográfica se evidencia claramente en los resultados, al haber diferencias entre los grupos de cerdos Criollos venezolanos, teoría esgrimida con anterioridad por algunos autores para definir y explicar las diferencias entre variedades de cerdos (Martínez *et al.,* 2000; Li *et al.,* 2004; Martínez *et al.,* 2004; Yang *et al.,* 2003) o similitudes entre estos, tal es el caso de las dos variedades de cerdos Criollos cubanos, los cuales son similares desde el punto de vista genético al encontrar los autores, valores de "F_{ST}" cercanos a cero (Pérez *et al.,* 2004). La diferenciación encontrada debe resaltarse puesto que pone de manifiesto la variabilidad conservada en los cerdos Criollos venezolanos, como consecuencia, salvo algunos casos, del aislamiento geográfico de los grupos. La variabilidad y diferenciación encontrada representan los insumos principales para tomar las decisiones sobre los programas de conservación y

mejora a aplicar. Los índices "F_{ST}" y "G_{ST}" expresan además que el 0,125 y 0,136 de la variación genética observada en la población total se debe a diferencias entre razas o grupos, mientras el resto de la variación genética ocurre entre individuos (Aranguren – Méndez, 2002; Yang *et al.,* 2003; Li *et al.,* 2004).

4.2. Distancias genéticas.

Los Cuadros 25 y 26 muestran las matrices de distancia "D_C" y "D_A", respectivamente. Las mismas han sido señaladas en la literatura como las distancias que minimizan el coeficiente de variación y se obtienen las topologías más exactas en los árboles filogenéticos usados en el análisis de agrupamiento (Takezaki y Nei, 1996; Aranguren – Méndez, 2002; Yang *et al.,* 2003; Chang *et al.,* 2009); por tanto se usaron las dos metodologías para validar los resultados.

Cuadro 25. Distancia genética Cavalli - Sforza (D_C) para varias poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

Pob[1]	ES	AR	GU	CA	CU	AL	IB	LN	LW
MA	0,279	0,269	0,352	0,307	0,256	0,353	0,322	0,283	0,334
ES		0,212	0,312	0,250	0,227	0,253	0,328	0,307	0,291
AR			0,294	0,216	0,246	0,313	0,276	0,229	0,269
GU				0,267	0,306	0,315	0,330	0,315	0,334
CA					0,268	0,337	0,309	0,294	0,288
CU						0,277	0,277	0,261	0,336
AL							0,268	0,325	0,329
IB								0,338	0,372
LN									2,000

1: Población, MA: Masaguaral, ES: El Socorro, AR: Arismendi, GU: Guayabal, CA: Capanaparo, CU: Cunaviche, AL: Alentejano, IB: Ibérico, LN: Landrace, LW: Large White.

Aun cuando las magnitudes de las distancias son diferentes, existe coincidencia en las tendencias sobre las mayores y menores distancias entre grupos. Debe considerarse que las distancias son adimensionales y su análisis se debe centrar en la comparación de los grupos dentro de los extremos. Los Cuadros 25 y 26 reflejan a grandes rasgos que las menores distancias promedios se obtuvieron entre los cerdos Criollos venezolanos cuando estos son comparados con otros grupos (Península Ibérica: alentejano e ibérico; comerciales: Landrace y Large White), lo que coincide con las evidencias de la literatura (Chang *et al.,* 2009).

Cuadro 26. Distancia genética (D_A) de Nei (1983) para varias poblaciones de cerdos Criollos venezolanos y referenciales.

Pob[1]	ES	AR	GU	CA	CU	AL	IB	LN	LW
MA	0,114	0,112	0,193	0,149	0,108	0,209	0,152	0,132	0,174
ES		0,082	0,149	0,102	0,088	0,169	0,139	0,101	0,137
AR			0,145	0,074	0,100	0,149	0,110	0,076	0,116
GU				0,123	0,154	0,178	0,175	0,161	0,187
CA					0,124	0,182	0,136	0,143	0,161
CU						0,123	0,112	0,110	0,166
AL							0,126	0,161	0,174
IB								0,172	0,218
LN									0,060

1: Población, MA: Masaguaral, ES: El Socorro, AR: Arismendi, GU: Guayabal, CA: Capanaparo, CU: Cunaviche, AL: Alentejano, IB: Ibérico, LN: Landrace, LW: Large White.

Dentro de los cerdos Criollos venezolanos los grupos más cercanos son El Socorro (edo. Guárico) y Arismendi (edo. Barinas), lo que parece lógico puesto que entre ambas zonas la separación es el río Portuguesa, por lo tanto puede haber migración principalmente por la intervención del hombre que trasladan cerdos entre ambas zonas, ocurriendo un flujo de genes importante entre los cerdos de ambas localidades, lo que fue señalado con

anterioridad en un estudio de cerdos Criollos venezolanos con marcadores moleculares del tipo RAPD´S (Galíndez *et al.,* 2011). Al revisar la similitud entre las razas Landrace y Large White se evidencia que ésta es parecida a la de los cerdos Criollos antes mencionados, el parecido genético entre las razas comerciales fue reportado con anterioridad por Chang *et al.* (2009). Extensa literatura señala a los cerdos provenientes de la Península Ibérica como ancestros de los cerdos Criollos venezolanos y latinoamericanos en general (Lemus *et al.,* 2001; Hurtado, 2004; Hurtado *et al.,* 2005; 2006; Revidatti, 2009; Montenegro, 2012), lo que a la vista de los resultados parece ser cierto, sin embargo, se nota que las razas comerciales han influenciado de manera notoria las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos, llegando a ser en algunos casos más importante que el aporte de los cerdos de la Península Ibérica (Cuadros 25 y 26). Es menester subrayar que los cerdos ibéricos fueron traídos hace poco más de 500 años, luego de lo cual no ha habido importación de tales razas. Caso contrario ocurre con los cerdos comerciales, de los cuales existe en la actualidad una continua importación de material genético proveniente de Europa y Estados Unidos de América, por tanto la introducción de estas, probablemente este reduciendo el aporte genético de los ibéricos fundadores, proceso que fue descrito en el cerdo Criollo cubano (Martínez *et al*., 2005b). Cabe mencionar que a pesar de que los cerdos tienen un origen común, durante la evolución de los mismos ocurrieron dos grandes vertientes en Europa, los cerdos celtas al norte del continente, donde las razas Landrace y Large White son representantes y los mediterráneos que incluyen los cerdos de la Península Ibérica (Montenegro, 2012). Los Cuadros 25 y 26 presentan evidencia del parecido genético sobre todo entre los cerdos de Cunaviche y Capanaparo y los cerdos ibéricos; mientras que los otros grupos de cerdos Criollos venezolanos presentan mayor influencia de las razas comerciales, siendo este último hallazgo similar al reporte de Chang *et al.* (2009), los cuales observaron la influencia de las razas mejoradas sobre la raza taiwanesa Lanyu. Asimismo, es necesario

recalcar que la raza Large White ha sido introducida en magnitudes apreciables (en unas zonas más que en otras, sobre todo en los sitios donde existe mejor acceso vehicular) en las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos en el pasado reciente, a través de la estrategia de cruzamiento con el objetivo de incremento del rendimiento, usando principalmente machos seleccionados que fueron adquiridos en la región centro – norte de nuestro país, de tal afirmación existen evidencia gráficas (Anexo 9) y testimonios de habitantes de las zonas consideradas, resultado que converge con las investigaciones de Lemus *et al.* (2001) y Revidatti (2009), los cuales observaron influencia de la raza Landrace que Large White en el cerdo Pelón mexicano y argentino, respectivamente. Analizando los Cuadros 25 y 26 puede concluirse que el mayor flujo de genes en tiempos recientes entre las razas comerciales y los cerdos Criollos venezolanos ocurrió en Arismendi, mientras que la menor influencia de estas razas se presenta en Guayabal, teoría soportada por las conclusiones de Chang *et al.* (2009) en estudios de cerdos taiwaneses; siendo este último grupo de cerdos Criollos venezolanos el que posee las mayores distancias con los otros grupos de cerdos.

4.3. Análisis de agrupamiento.

Basados en las distancias genéticas de Cavalli – Sforza (D_C) y de Nei (D_A) se construyeron los árboles de agrupamiento basados en la metodología del vecino más cercano (Gráficos 5 y 6). Los cerdos Alentejano, ibérico, Landrace y Large White se usaron como grupos referenciales. Los valores de bootstraps variaron entre 4% y 94%, lo que refleja baja precisión cuando se forman los grandes grupos y alta precisión cuando se forman grupos pequeños, tal es el caso de Landrace y Large White; Alentejano e Ibérico, grupos en los cuales el valor de bootstraps supera el 70% (Yang *et al.,* 2003). Los resultados convergen con el reporte de Revidatti (2009) y Montenegro (2012). Vale la pena mencionar que con ambas metodologías

las razas comerciales son ubicadas en un clúster y los provenientes de la Península Ibérica en otro clúster. En el caso de los cerdos Criollos venezolanos las separaciones no son tan claras puesto que los valores de bootstraps reflejan cifras bajas, lo que pudiera indicar que existe un parecido genético de mediano a estrecho entre ellos. Sin embargo, no quedan dudas de que los cerdos Criollos venezolanos representan grupos separados de los Ibéricos e inclusive de las razas comerciales, las cuales han intercambiado genes en el pasado reciente.

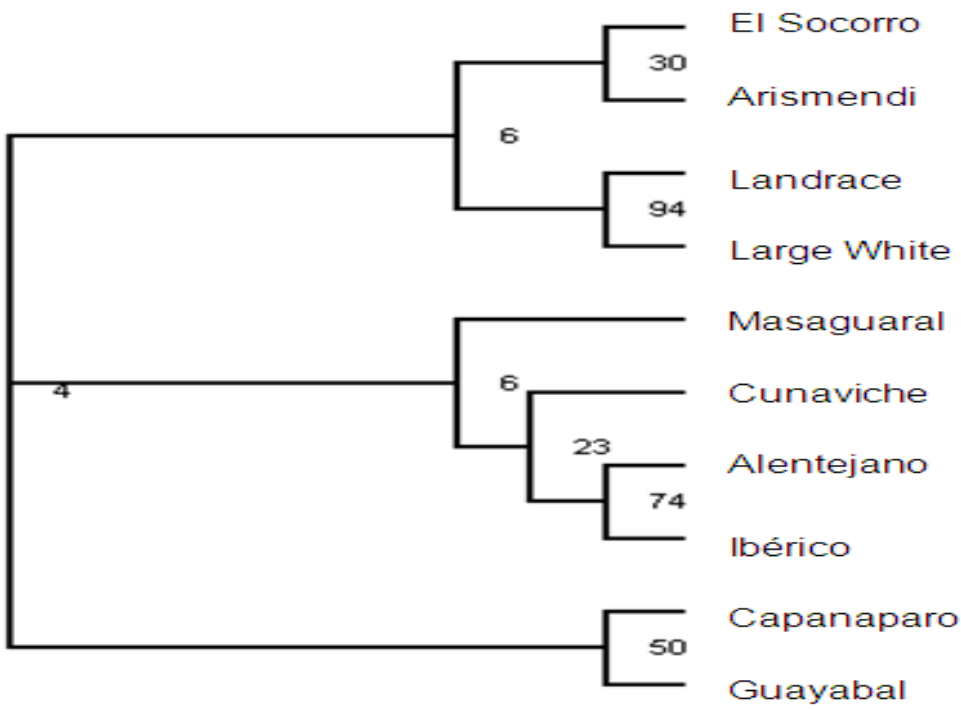


Gráfico 5. Dendrograma basado en la distancia Genética Cavalli – Sforza (D_C), construido con el método del vecino más cercano; entre 6 variedades de cerdo Criollo venezolano, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.

En ambas tipologías de dendrograma se evidencia que a pesar de que los valores de bootstraps son bajos, Cunaviche y Masaguaral son ubicados muy cercanos y estos a su vez son los que están más cerca de los cerdos

alentejanos e ibéricos, siguiendo el orden de mención de los mismos, lo que constituye un indicio de la posible influencia de los cerdos ibéricos en la formación de los cerdos Criollos venezolanos, tal y como ha ocurrido en otros países latinoamericanos (Pérez *et al.,* 2005).

Dicha teoría fue expresada por Revidatti (2009) para explicar la cercanía genética evaluada con microsatélites entre los cerdos Criollos argentinos y los cerdos ibéricos.

Probablemente el aislamiento geográfico de los cerdos de Cunaviche es lo que puede explicar lo observado, puesto que el muestreo de los individuos de este grupo se realizó en un área, si bien muy amplia del estado Apure, el intercambio con otros de grupos de cerdos Criollos venezolanos y las razas comerciales se ve limitado sobre todo por la lejanía en términos geográficos de estos cerdos con los otros grupos. Por otra parte, existen barreras geográficas naturales como los ríos Arauca y Apure, los cuales limitan la migración natural de los cerdos hacia la zona mencionada. Asimismo, en el caso de Masaguaral probablemente el control que se realiza sobre la migración de los individuos en esta reserva biológica pueda que este influenciando los resultados; sin embargo, tal y como se observó en las matrices de distancias, está población probablemente mantenga un mayor flujo de genes con las razas comerciales que la anteriormente mencionada, sobre todo por la menor distancia geográfica y el mayor acceso a recursos genéticos de granjas comerciales.

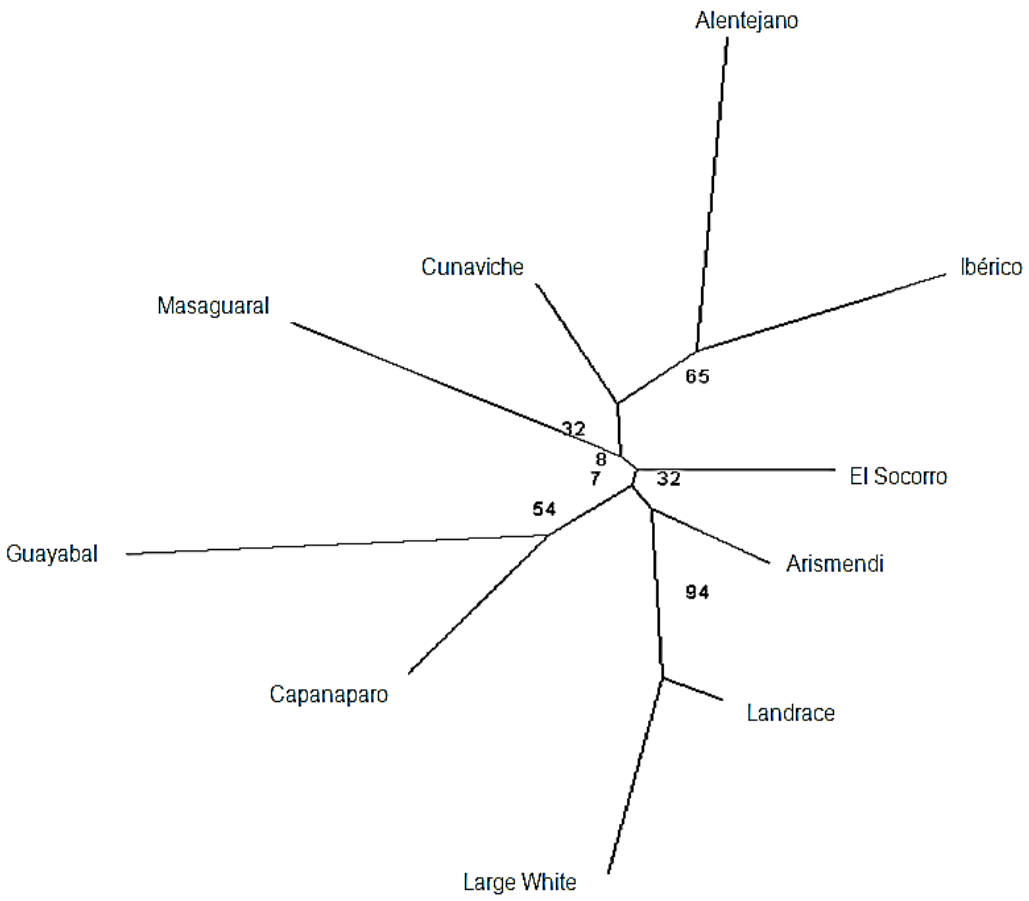


Gráfico 6. Dendrograma basado en la distancia Genética de Nei (D_A), construido con el método del vecino más cercano; entre 6 variedades de cerdo Criollo venezolano, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.

Este flujo genético también puede ocurrir con los cerdos de Cunaviche, pues es sabido que ha habido introducción de machos con ciertas características morfológicas similares al ibérico en la reserva de Masaguaral. En este orden de ideas, otro clúster es formado con las variedades de cerdos Criollos venezolanos El Socorro y Arismendi y este clúster a su vez está muy cerca del grupo conformado por las razas comerciales lo que constituye una corroboración de la teoría emitida por Galíndez *et al.* (2011) y lo discutido con anterioridad en el presente

documento, donde las distancias genéticas (Cuadros 25 y 26) y los árboles filogenéticos (Gráficos 5 y 6) reflejan que ocurre un flujo de genes muy activo entre los cerdos Criollos de los dos grupos y con las razas comerciales. La cercanía geográfica entre las zonas puede favorecer el proceso, además de la inclusión de machos de razas comerciales con el propósito de mejorar el rendimiento productivo de estos cerdos. Finalmente se observa un clúster compuesto por los grupos de Guayabal y Capanaparo, que si bien es cierto están cercanos a los grupos ibéricos, se diferencian de estos y de los cerdos Criollos de Cunaviche y Masaguaral, por tanto en estos casos también es probable que el aislamiento geográfico en ambos casos, las grandes distancias y lo limitado del acceso, restrinjan el flujo de genes de las razas comerciales y de los otros grupos de cerdos Criollos venezolanos. La separación genética detectada entre los cerdos de Cunaviche, Capanaparo, Masaguaral y El Socorro coincide con las diferencias en variables e índices zoométricos reportadas por Hurtado (2004) en los cerdos de estas localidades. Es menester subrayar que para los casos de los cerdos de Guayabal y Capanaparo la deriva genética pudiese estar jugando un papel preponderante que aunado al bajo flujo de genes entre estas y otras poblaciones tienden a diferenciarlas de manera apreciable. En resumen se evidencian los clúster extremos compuestos por los cerdos de la Península Ibérica por un lado y las razas comerciales por el otro, luego los cerdos de Cunaviche muy cercanos a los Ibéricos, seguidos de Masaguaral, un clúster compuesto por Guayabal y Capanaparo que tienden a formar un grupo (aunque existe una ligera subdivisión entre estos) diferenciado de los Ibéricos y comerciales y, finalmente, un clúster compuesto por El Socorro y Arismendi con la más estrecha cercanía, entre los grupos estudiados, con las razas comerciales. La distribución o agrupación observada coincide con los reportes de Revidatti (2009), Martínez *et al.* (2012) y Montenegro (2012), autores que coinciden en apuntar a los Criollos latinoamericanos separados de las razas ancestrales; distancia que aumenta cuando se comparan con

razas comerciales. La subdivisión entre grupos de cerdos autóctonos fue reportada con anterioridad por Lemus *et al.* (2001), Yang *et al.* (2003) y Vicente *et al.* (2008) en los cerdos Criollos chinos coincidiendo en su mayoría, al igual que en el presente trabajo, con los orígenes geográficos de los mismos. Asimismo, la separación entre los ibéricos - alentejanos y razas comerciales, al igual que en el presente trabajo ha sido reportada en la literatura (Martínez *et al.,* 2000a; Fabuel *et al.,* 2004; Pérez *et al.,* 2005; Vicente *et al.,* 2008).

En el análisis factorial de correspondencia el primero, segundo y tercer eje representan el 22,1%, 20,6% y 15,1% de la varianza total, respectivamente (Gráfico 7). Los resultados reflejan la separación en varios clúster o grupos; es así como alentejano e ibérico son diferenciados del resto de los grupos, pero con distancias muy cercanas entre sí, lo mismo se observa con las razas Landrace y Large White. Por otra parte, los cerdos Criollos venezolanos son ubicados en posiciones intermedias, diferenciando dentro de este gran grupo Guayabal y Capanaparo que se separan de los otros grupos de cerdos Criollos venezolanos. Asimismo, los cerdos de Cunaviche se ubican muy cercanos a los cerdos originarios de la Península ibérica, lo que confirma los hallazgos anteriores sobre la influencia de los cerdos ibéricos en la formación del cerdo Criollo venezolano, tal cual se ha establecido y comprobado en otros cerdos latinoamericanos (Pérez *et al.,* 2004; Martínez *et al.,* 2005b; Revidatti, 2009); empero debe aclararse que el tiempo de separación entre Ibéricos y Criollos venezolanos (un poco más de 500 años) es suficientemente grande como para acumular diferencias genéticas causadas principalmente por los procesos de deriva lo que ocasiona la separación en clúster distintos de los cerdos ibéricos y los Criollos venezolanos.

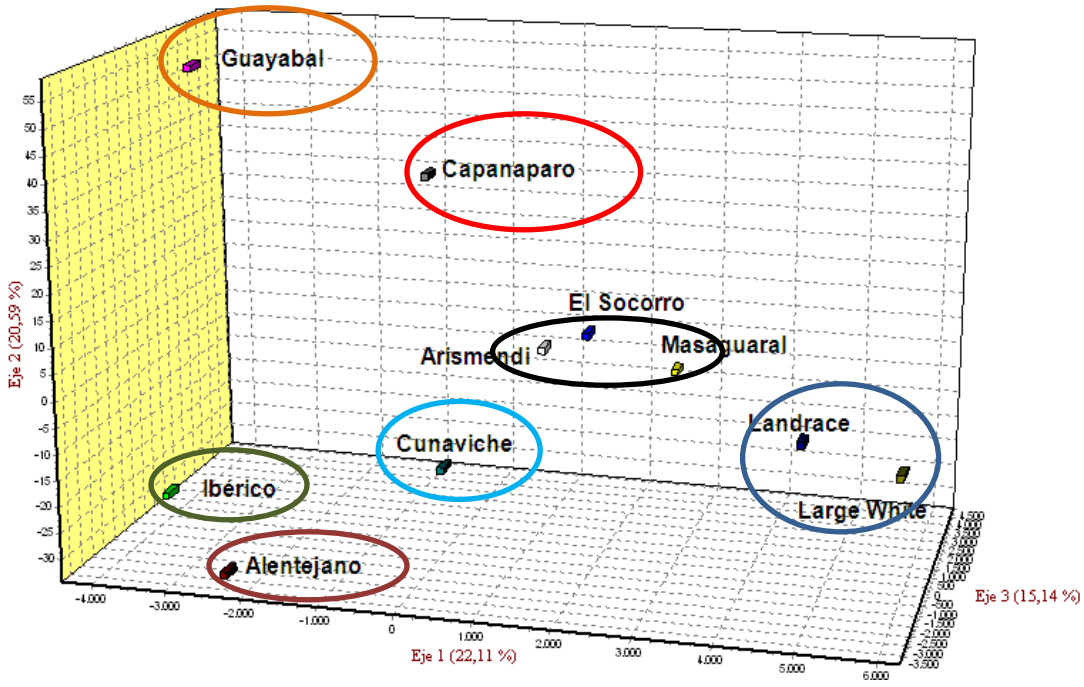


Gráfico 7. Representación gráfica tridimensional del análisis factorial de correspondencia, representando a los grupos de cerdos Criollos venezolanos, 2 razas de origen ibérico y 2 razas comerciales.

Los cerdos de Arismendi, El Socorro y Masaguaral son agrupados muy cercanos, a su vez, se ubican muy próximos del grupo de las razas comerciales. Cabe mencionar que este tipo de análisis confirma el agrupamiento realizado con los árboles filogenéticos anteriores, por tanto a pesar de que los valores de bootstraps de esos árboles son bajos, pudiese aceptarse que los grupos formados son los siguientes: 1) ibérico; 2) alentejano; 3) Landrace, Large White; 4) Guayabal; 5) Capanaparo; 6) Cunaviche; 7) El Socorro, Arismendi y Masaguaral; vale la pena mencionar que esta última agrupación difiere a la encontrada con las otras metodologías; por ello la conclusión para este grupo probablemente no es tan contundente como la conjunción observada para las otras poblaciones. Asimismo, se puede deducir el flujo de genes entre las razas comerciales y los cerdos de Arismendi y El Socorro; por otra parte se evidencia la posible

conservación de genes provenientes de los cerdos ibéricos en las poblaciones de suínos de Cunaviche y, finalmente, es evidente la diferenciación que ocurre tanto en los cerdos de Guayabal como Capanaparo, los cuales tienden a alejarse de los otros grupos de cerdos Criollos venezolanos, pero en direcciones distintas al origen ibérico y la influencia de los cerdos de razas comerciales. Es importante señalar que la estructura y diversidad de las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos debe ser conservada a través del diseño y aplicación de programas correctos de conservación, multiplicación y mejora genética, en aras de aprovechar la adaptación a las condiciones ambientales diversas y limitantes imperantes en las diversas zonas del llano venezolano, variabilidad y adaptación que ha sido detectada por Hurtado (2004), Hurtado *et al.*(2005, 2006) y corroborada por el presente estudio. Este es un punto clave considerado por algunos autores para maximizar el provecho y producción con cerdos de manera acorde con el medio ambiente y sustentable en el tiempo (Martínez *et al.,* 2000a), lo cual debe considerar la diversidad genética asociada a los aspectos económicos, demográficos, sociales, ecológicos, y el papel cultural asociado a las poblaciones descritas, de manera de proveer en el futuro, genotipos que puedan responder a los cambios o exigencias productivas y de mercado de los productos porcinos (Vicente *et al.,* 2008). Muchas de estas características han sido descritas por Hurtado (2004), mostrando a través del estudio de rasgos morfológicos, morfométricos, zoométricos y los sistemas de explotación la gran variabilidad e importancia del recurso genético estudiado y los sistemas de crianza y explotación aplicados. En otro orden de ideas, los resultados sugieren, al igual que otros estudios (Li *et al.,* 2004), una clasificación que puede facilitar el manejo y reducir los costos en el proceso de conservación y multiplicación del cerdo Criollo venezolano, por medio de la cual pudiesen agruparse los cerdos presentes en algunas zonas; por ejemplo: Guayabal, Capanaparo y Cunaviche en variedades distintas, mientras que los grupos restantes pueden incluirse en otra variedad

separada. Asimismo, los planes de conservación y multiplicación deben priorizarse en el orden mencionado, sin dejar de lado ninguna de las poblaciones analizadas; dando mayor énfasis en la conservación *in situ* de las variedades separadas por la facilidad en el manejo, los aspectos socio – económicos – culturales que implica la cría de estos cerdos en sus sitios originarios. De la misma manera, utilizar la estrategia de inseminación artificial en el futuro para la aplicación de los programas de mejora anima y así atender las demandas y objetivos de los consumidores de estos productos.

5. Análisis de la estructura de las poblaciones y asignación de individuos a clúster.

El Gráfico 8 muestra la asignación de individuos a clústeres. La asignación se basa en la proporción del genoma que cada individuo posee de las poblaciones ancestrales. Cada individuo es representado por una barra vertical y cada color representa una población ancestral, por lo tanto si un mismo individuo tiene mezcla de colores su significado implica que posee varias proporciones de tantas poblaciones ancestrales como colores incluidos. Para el análisis se asumieron diferentes números poblaciones (K), desde K = 2 hasta K = 10.

Considerando las metodologías propuestas el “K óptimo” se ubica en seis (06) (Gráfico 8); por lo tanto, el primer clúster estaría compuesto por Landrace y Large White (naranja), clúster 2 formado por ibérico (rojo), clúster 3 Alentejano (purpura), clúster 4 Guayabal (verde), clúster 5 Capanaparo (Amarillo) y clúster 6 el resto de los Criollos venezolanos (mezcla de colores). Cabe mencionar que en muchos individuos se observan mezclas expresadas por combinación de colores; sin embargo, la agrupación comentada se basa en la proporción mayoritaria del genoma que pertenece, como se mencionó anteriormente, a las poblaciones ancestrales.

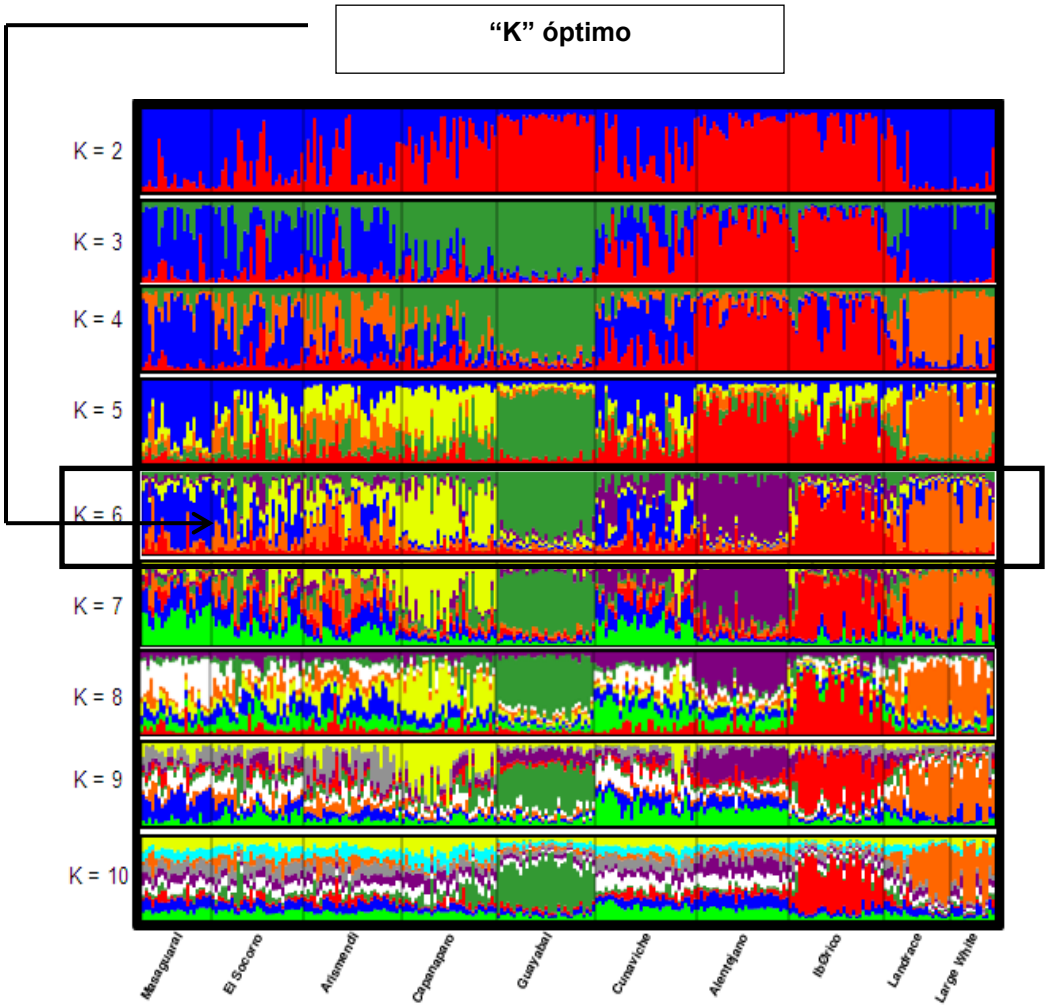


Gráfico 8. Expresión gráfica del análisis de estructura de poblaciones, obtenida mediante el programa Structure para 10 agrupaciones de cerdos (K=2 a K=10) Criollos venezolanos y referenciales.

Como era de esperarse las razas comerciales y los grupos Ibéricos se separan muy bien de los demás, empero dentro de los Cerdos Criollos venezolanos solo aquellos de Capanaparo y Guayabal parecen diferenciarse claramente del resto; si bien es cierto que al principio son clasificados junto a los Ibéricos, lo que indica en cierto modo su ascendencia, los cerdos de Capanaparo y Guayabal luego se diferencian en el clúster 6, lo que indica

que representan grupos genéticos distintos. Vale la pena mencionar que aún cuando la diferenciación de los cerdos Criollos de Cunaviche del resto de los Criollos venezolanos no es clara, se presentan ciertos indicios (combinación de colores) que apuntan a cierta diferenciación muy leve de estos, lo cual pudiera ser concordante con los hallazgos anteriores. Conclusiones similares fueron expresadas por Montenegro (2012) al estudiar la estructura de las poblaciones de los cerdos Pampa Rocha de Uruguay; asimismo, Martínez *et al.* (2012) evidenció que los cerdos Criollos venezolanos de Guayabal se separan claramente de las razas ancestrales (ibéricos) y que estos presentan bajo grado de mestizaje; sin embargo, otros grupos de cerdos criollos latinoamericanos expresaron grados diversos de mestizajes, lo cual converge con la mezcla encontrada en algunos de los grupos de cerdos Criollos venezolanos. Luego de K = 6 las poblaciones se observan entremezcladas, llegando a confundirse los grupos de las razas comerciales, los ibéricos y los cerdos Criollos venezolanos como consecuencia de forzar a que el programa subdivida las poblaciones en grupos genéticos inexistentes, situación que se incrementa hasta K = 10, donde todos los individuos expresan prácticamente fracciones de todas las poblaciones ancestrales. En este respecto, Revidatti (2009) observaron que la clara diferenciación observada hasta K = 8 se diluía hasta K = 16 al estudiar los cerdos Criollos uruguayos. La separación propuesta coincide con las metodologías utilizadas anteriormente y que usan distancias genéticas, las mismas pueden ser observadas en los Gráficos 6, 7 y 8.

Para verificar la asignación de las poblaciones predefinidas a los clústeres se puede analizar el Cuadro 27. En el mismo es evidente que los individuos Landrace (54,8%) y Large White (66,1%) son ubicados en su mayoría en el clúster 4, los ibéricos en el clúster 3 (65,8%), Alentejanos en el 2 (73,3%), Guayabal en el clúster 1 (75,3%), Capanaparo en el clúster 5 (56,2%) y el resto de los cerdos Criollos venezolanos poseen proporciones de asignación distribuidas entre todos los clúster.

Cuadro 27. Proporción de miembros de cada población de cerdos predefinida asignada a cada uno de los seis posibles clústeres, a partir de los genotipos de 14 microsatélites por individuo.

Población/clúster	1	2	3	4	5	6
Masaguaral	0,061	0,059	0,106	0,098	0,089	**0,588**
El Socorro	0,144	0,111	0,080	0,163	0,209	0,294
Arismendi	0,106	0,083	0,153	0,275	0,258	0,125
Capanaparo	0,161	0,081	0,073	0,064	**0,562**	0,058
Guayabal	**0,753**	0,063	0,047	0,044	0,057	0,036
Cunaviche	0,106	**0,253**	0,123	0,069	0,116	**0,333**
Alentejano	0,056	**0,733**	0,080	0,059	0,039	0,033
Ibérico	0,060	0,100	**0,658**	0,037	0,070	0,076
Landrace	0,087	0,070	0,095	**0,548**	0,071	0,130
Large White	0,053	0,051	0,041	**0,661**	0,047	0,145

Vale la pena resaltar que los cerdos de Capanaparo, a pesar de ubicarse en mayor proporción en el clúster 5 comparten una apreciable proporción con la población ancestral del clúster 1, donde precisamente se ubican en su mayoría los cerdos de Guayabal. Por otra parte, a pesar de que la mayoría de los cerdos de Masaguaral se ubican en el clúster 6, el programa no es capaz de separarlos como entidad genética definida, probablemente por la importante participación de los otros grupos ancestrales en la formación del cerdo de Masaguaral. Los resultados de la proporción de individuos a clúster es inferior al reporte de Vicente *et al.* (2008), los cuales encontraron 88,2% de asignación de los individuos de la raza Bizantino al clúster correspondiente. La distribución no bien definida de los cerdos Criollos Venezolanos de El Socorro, Arismendi, Masaguaral y Cunaviche coincide con los resultados no tan claros obtenidos por Fabuel *et al.* (2003) en los cerdos ibéricos de las variedades Retinto, Entrepelado y Lampiño. Las Figuras 5 y 6 muestran la asignación de individuos a los clúster ancestrales considerando su genoma basado en 14 microsatélites. Si consideramos que los individuos de una misma raza o variedad pertenecen

al mismo clúster ancestral, podemos inferir que la asignación de un individuo a ese clúster ancestral puede coincidir con la asignación del individuo a la raza o variedad. En este sentido, se muestran dos ejemplos en las Figuras 5 y 6. En la primera de ellas los individuos 1 al 20 de Guayabal son asignados todos al mismo clúster (1), por tanto la asignación es correcta; sin embargo, el individuo 2 solo posee 58,5% de su genoma coincidente con ese clúster ancestral, por tanto pudiera pensarse que existe mezcla de este individuo, en otras palabras no es puro, ya que difiere del resto de los individuos que poseen al menos 71% de coincidencia de su genoma con el clúster ancestral, llegando a su extremo en el individuo 11 cuyo valor es 87%.

113	G1	(21)	5 :	0.818	0.032	0.028	0.065	0.033	0.025
114	G2	(0)	5 :	0.585	0.126	0.122	0.073	0.071	0.023
115	G3	(7)	5 :	0.690	0.045	0.080	0.050	0.084	0.051
116	G4	(0)	5 :	0.716	0.100	0.074	0.024	0.042	0.045
117	G5	(0)	5 :	0.690	0.042	0.065	0.033	0.099	0.070
118	G6	(7)	5 :	0.721	0.052	0.040	0.113	0.040	0.033
119	G7	(0)	5 :	0.758	0.093	0.036	0.031	0.020	0.062
120	G8	(21)	5 :	0.802	0.032	0.024	0.038	0.055	0.049
121	G9	(7)	5 :	0.831	0.041	0.039	0.030	0.038	0.021
122	G10	(0)	5 :	0.729	0.052	0.035	0.044	0.096	0.044
123	G11	(7)	5 :	0.870	0.029	0.021	0.023	0.034	0.022
124	G12	(14)	5 :	0.672	0.086	0.068	0.083	0.057	0.034
125	G13	(0)	5 :	0.716	0.066	0.060	0.065	0.052	0.041
126	G14	(7)	5 :	0.795	0.048	0.047	0.039	0.041	0.029
127	G15	(21)	5 :	0.828	0.035	0.054	0.029	0.035	0.019
128	G16	(14)	5 :	0.752	0.082	0.068	0.028	0.034	0.036
129	G17	(7)	5 :	0.862	0.019	0.027	0.023	0.041	0.027
130	G18	(7)	5 :	0.862	0.027	0.038	0.022	0.028	0.024
131	G19	(14)	5 :	0.791	0.031	0.022	0.069	0.060	0.027
132	G20	(0)	5 :	0.771	0.095	0.038	0.025	0.021	0.050

Figura 5. Proporción del genoma individual de cerdos Criollos venezolanos Guayabal (G) asignada a los 6 clúster elegidos, considerando 14 microsatélites.

Es evidente que en cuanto la proporción se aproxime más a 1,0 o 100% mayor precisión se tendrá, debido a que se puede descartar, sin temor a cometer errores, individuos cuyo genoma no se corresponda con el clúster asignado. Caso contario se observa en los cerdos Criollos venezolanos del

Socorro (S), en los cuales la asignación de individuos a clúster no sigue un patrón adecuado. Se puede evidenciar en la Figura 6 que la proporción del genoma de los individuos que se asemeja a las poblaciones ancestrales se distribuye en los seis clúster, sin definirse la mayoría en alguno de ellos.

23	S1	(14)	2	:	0.040	0.099	0.045	0.172	0.084	0.561
24	S2	(21)	2	:	0.085	0.020	0.020	0.387	0.168	0.321
25	S3	(7)	2	:	0.075	0.049	0.082	0.278	0.029	0.486
26	S4	(14)	2	:	0.205	0.104	0.087	0.121	0.135	0.348
27	S5	(0)	2	:	0.394	0.043	0.050	0.073	0.192	0.248
28	S6	(14)	2	:	0.074	0.095	0.039	0.390	0.051	0.350
29	S7	(14)	2	:	0.032	0.048	0.044	0.147	0.107	0.622
30	S8	(14)	2	:	0.169	0.102	0.066	0.466	0.088	0.109
31	S9	(0)	2	:	0.725	0.032	0.052	0.036	0.063	0.092
32	S10	(0)	2	:	0.532	0.041	0.094	0.041	0.053	0.239
33	S11	(7)	2	:	0.050	0.085	0.096	0.059	0.652	0.058
34	S12	(7)	2	:	0.111	0.037	0.064	0.062	0.421	0.305
35	S13	(7)	2	:	0.063	0.121	0.294	0.266	0.181	0.075
36	S14	(7)	2	:	0.034	0.085	0.056	0.115	0.118	0.592
37	S15	(0)	2	:	0.025	0.283	0.169	0.045	0.094	0.384
38	S16	(0)	2	:	0.049	0.413	0.205	0.117	0.118	0.098
39	S17	(0)	2	:	0.146	0.369	0.162	0.053	0.097	0.173
40	S18	(0)	2	:	0.368	0.038	0.074	0.274	0.107	0.138
41	S19	(14)	2	:	0.174	0.025	0.047	0.073	0.619	0.061

Figura 6. Proporción del genoma individual de cerdos Criollos venezolanos El Socorro (S) asignada a los 6 clúster elegidos, considerando 14 microsatélites.

Como ejemplo los individuos 1, 2, 3 y 4 tienen una mayor proporción de asignación al clúster 6, sin embargo el individuo 5 se ubica en el clúster 1, el 6 en el clúster 4, el 11 en el clúster 5, así sucesivamente los individuos de este grupo son asignados o distribuidos en los seis clúster, por tanto no existe una definición clara, sino más bien una mezcla que combina el genoma de las distintas poblaciones ancestrales, situación típica de muchos grupos de cerdos Criollos latinoamericanos que ha sido descrito por Martínez *et al.* (2012).

CONCLUSIONES

1. Existe una alta riqueza alélica en las poblaciones de cerdos Criollos venezolanos, expresada como número de alelos, asimismo se evidenció que las frecuencias alélicas difieren entre poblaciones.
2. Los valores de heterocigosidad e índice de contenido polimórfico indican un alto grado de variabilidad o biodiversidad genética dentro de las poblaciones.
3. Un panel de 10 marcadores microsatélites tienen la utilidad y precisión necesaria para realizar pruebas de paternidad y registros genealógicos en los cerdos Criollos venezolanos utilizando la herramienta de la probabilidad de exclusión.
4. Existe subdivisión y diferenciación moderada entre las poblaciones; asimismo, exceptuando los cerdos Criollos venezolanos Arismendi, Guayabal y Cunaviche, se observó un ligero aumento de homocigosis en los grupos considerados.
5. Las distancias genéticas, los árboles construidos a partir de las mismas y el análisis factorial de correspondencia mostraron la separación que existe entre los cerdos Criollos venezolanos y los grupos usados como referenciales.
6. Los cerdos Criollos venezolanos de Guayabal y Capanaparo conforman entidades genéticas separadas de los otros grupos de cerdos Criollos venezolanos y los referenciales, los cerdos de Cunaviche representan una separación no tan clara de los otros grupos. Además los coeficientes de asignación de individuos permite inferir que el genotipo no necesariamente tiene una mayor proporción de alguna de las agrupaciones raciales que son asignadas como originarias, mientras que los cerdos Criollos venezolanos de Masaguaral, El Socorro, Arismendi y Cunaviche conforman un grupo con mediano a alto grado de mezcla. En este orden de ideas y a pesar

de que los cerdos Criollos venezolanos forman grupos distintos a los ibéricos y alentejanos, es de resaltar que la presencia de alelos compartidos entre estos grupos es un indicio del origen de los cerdos Criollos venezolanos.

7. Existe variabilidad genética dentro y entre los cerdos Criollos venezolanos y representan grupos definidos que justifican aplicar planes de conservación, multiplicación y mejora genética.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Álvarez – Romero, J y Medellín, R. 2005. *Sus scrofa* (salvaje). Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F. Disponible: (http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/exoticas/ fichaexoticas/Susscrofa%20_salvaje_00.pdf). Consultado: enero, 2013.

Aparicio, M. y Vargas, J. 2002. Estructura de la producción del cerdo Ibérico en España. XI Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal. Valera, Trujillo. Disponible: (http://sian.info.ve/porcinos/). Consultado: marzo, 2010.

Aranguren - Méndez, J.; Gómez, M. y Jordana, J. 2002. Hierarchical analysis of genetic structure in Spanish donkey breeds using microsatellite markers. Heredity 89: 207 – 211.

Aranguren - Méndez, J.; Román, R.; Isea, W.; Villasmil, Y. y Jordana, J. 2005. Los microsatélites (STR´s), marcadores moleculares de ADN por excelencia para programas de conservación: una revisión. Archivos Latinoamericanos de Producción Animal 13: 30 – 42.

Aranguren - Méndez, J. 2002. Caracterización y relaciones filogenéticas de cinco razas asnales españolas en peligro de extinción mediante la utilización de marcadores microsatélites: su importancia en los programas de conservación. Tesis Doctoral. Unidad de Genética y Mejora Animal. Departamento de Ciencia Animal y de los Alimentos. Facultad de Veterinaria. Universidad Autónoma de Barcelona. 213 p.

Arellano, W.; Sifuentes, A.; Parra, G. y Garcidueñas, R. 2007. Evaluación en ganado Braford de los marcadores microsatélites sugeridos por FAO/ISAG para pruebas de paternidad. Disponible: (http://www.

Produccion-imal.com.ar/genetica_seleccion_cruzamientos/bovinos_de_carne/29-Arellano-Microsatelites.pdf). Consultado: Julio, 2008.

Arellano, W. 2008. Asignación de paternidad en sistemas de producción de bovinos de carne mediante el uso de marcadores microsatélites. Tesis Maestría. Maestría en Ciencias de Desarrollo Tecnológico en sistemas de Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México. 49 p.

Badan, A. 2003. Ganho com seleção e diversidades genéticas: medidas para monitorar o melhoramento populacional de arroz. Tesis Doctorado. Campiñas, Brasil; Universidade Estadual de Campiñas. 100 p.

Barba, C.; Velázquez, F. ; Pérez, F. y Delgado, J. 1998. Contribución al estudio racial del cerdo Criollo Cubano. Archivos de Zootecnia 47: 51 – 59.

Barker, J. 1994. A global protocol for determining genetic distances among domestic livestock breeds. Proc. 5th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., Guelph, Canada 21: 501 – 508.

Belkhir, K.; Borsa, P.; Goudet, J.; Chikhi, L. and Bonhomme, F. 2004. GENETIX V4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire génome et populations. CNRS UPR 9060.Université de Montpellier. Montpellier. France. Disponible: (http://kimura.univ-montp2.fr/genetix/). Consultado: febrero, 2011.

Botstein, D.; White, R.; Skolnick, M. y Davis, R. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. American Journal of Human Genetics 32: 314 – 331.

Calvo, J.; Lobera, J.; Osta, R. y Zaragoza, P. 2000. Caracterización genética de la raza porcina Chato Murciano. Archivos de Zootecnia 49: 53 – 58.

Calvo, S.; Martínez, E.; Tirado, J.; Corrales, J.; Montoya, A.; Burgos, W.; Cerón – Muñoz, F. y Moreno, F. 2009. Caracterización genética de las

razas criollas BON y Romosinuano. Livestock Research for Rural Development 21 (4). Disponible: (http://www.lrrd.org/lrrd21/4/calv21054. htm). Consultado: mayo, 2010.

Campos, J. 1999. Melhoramento Genético Aplicado a Produção Animal. FEP – MVZ Editora. Belo Horizonte, Brasil. 496 p.

Canul, S.; Sierra, V.; Martínez, M.; Ortiz, O.; Delgado, J.; Vega – Pla, J. y Pérez, G. 2005. Caracterización genética del cerdo Pelón Mexicano mediante marcadores moleculares. Archivos de Zootecnia 54: 267 – 272.

Cañón, J.; Alexandrino, P.; Bessa, I.; Carleos, C.; Carretero, Y.; Dunner, S.; Ferran, N.; García, D.; Jordana, J.; Laloe, D.; Pereira, A.; Sánchez, A. and Moazami – Goudarzi, K. 2001. Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. Genetics Selection Evolution 33: 311 – 332.

Chang, W.; Chu, H.; Jiang, Y.; Wang, S.; Chen, C.; Chen, K.; Lin, C. and Ju, Y. 2009. Genetic variation and phylogenetic of Lanyu and exotic pig breeds in Taiwan analyzed by nineteen microsatellite markers. Journal of Animal Science 87: 1– 8.

Dawson, R.; Gibbs, H.; Hobson, K. y Yezerinac, S. 1997. Isolation of microsatellite DNA markers from a passerine bird, *Dendroicapetechia* (the yellow warbler), and their use in population studies. Heredity 79(5): 506 – 514.

Debenedetti, D.; Mello, M.; Lehmann, L.; Junqueira, A.; Debenedetti, M. y Correia, L. 2000. Caracterização molecular de animais de raça Nelore utilizando microsatélites e genes candidatos. Revista Brasileira de Zootecnia 29: 1004 – 1049.

Delgado, J. 2000. La conservación de la biodiversidad de los animales domésticos locales para el desarrollo rural sostenible. Archivos de Zootecnia 49: 317 – 326.

Delgado, J.; Barba, C.; Martínez, A. y Diéguez, E. 2000. Caracterización de la diversidad genética intraracial del cerdo Ibérico. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 231 – 236. Memorias.

Delgado, J.; Camacho, M.; León, J.; Haba de, M.; Valecillo, A.; Barba, C. y Cabello, A. 2004. Poblaciones porcinas de Iberoamérica. En: Delgado, J. (Ed.). Biodiversidad Porcina Iberoamericana: Caracterización y Uso Sustentable. Córdoba, Servicio de Publicaciones, Universidad de Córdoba. p 21 – 31.

Delgado, R.; Torrento, N.; Trilla, N.; Collell, E.; Ballester, J. y Tibau, J. 2009. Aplicación de microsatélites en la identificación genética de reproductores y en el estudio de parentesco en poblaciones porcinas de selección de las razas Pietrain y Duroc. Disponible: (http://www.dcam.upv.es/.../APLICACIÓN%20DE%20MICROSATÉLITES%20EN%20LA%20IDENTIFICACIÓN%20GENÉTICA….pdf). Consultado: agosto, 2009.

Delgado, R.; Trilla, N.; Torrento, N. y Tibau, J. 2006. La identificación genética y análisis de parentesco de cerdos reproductores de raza porcina selecta. WWW.3tres3.com, la página del cerdo. Disponible: (http://www.3tres3.com/opinion/ficha.php?id=1536&PHPSESSID=59b8887de2595142efb9256aa2f5ba86). Consultado: agosto, 2010.

Dobao, A. y Mujica, F. 2000. La importancia del mantenimiento de las razas criollas y autóctonas como patrimonio de la biodiversidad y como fuente de productos diferenciados de calidad. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 243. Memorias.

Dominique, R.; Canope, I. y Christon, R. 2000. El cerdo Criollo de Guadalupe: una revisión sobre la reproducción, el comportamiento en crecimiento y la calidad de la carne en relación a las condiciones

dietéticas. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 250 - 255. Memorias.

Dubuc, W.1986. Zootecnia General, Volumen III, Primera Parte. 2ª Edición. Espasandes Editores. Caracas, Venezuela. 579 p.

Earl, D. and vonHoldt, B. 2012. Structure Harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources 4(2): 359 – 361. Disponible: (http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/). Consultado: junio, 2013.

Einspanier, R. 1999. Biología y genética molecular aplicada a la reproducción y producción animal. Curso Internacional de Postgrado. Laboratorio de Fisiología y Endocrinología Animal, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad de Concepción. Chillan, Chile. 29 p.

Evanno, G.; Regnaut, S. and Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology 14: 2611–2620.

Fabuel, E.; Barragán, C.; Silió, L.; Rodríguez, M. and Toro, M. 2004. Analysis of genetic diversity and conservation priorities in Iberian pigs based on microsatellite markers. Heredity 93: 104 – 113.

Fabuel, E.; Barragán, C.; Silió, L. y Toro, M. 2003. Aplicación del análisis de clusters genéticos a la asignación de individuos a poblaciones porcinas. Disponible: (http://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/AIDA%202003/fabuel.pdf). Consultado: junio, 2013.

Falconer, D.1970. Introducción a la Genética Cuantitativa. 1ra Edición en Español. Compañía Editorial Continental, S. A. México. 430 p.

Fang, M. Chen, Y.; Moran, C.; Zhao, S.; Liu, B.; Yu, M.; Zhu, M.; Xiong, T. and Li, K. 2005. Individual – breed assignment analysis in swine populations by using microsatellite markers. Australian Journal of Animal Science 18(11): 1529 – 1534.

Fang, M.; Hu, X.; Jin, W.; Li, N. and Wu, C. 2009. Genetic uniqueness of Chinese village pig populations inferred from microsatellite markers. Journal of Animal Science 87: 3445 – 3450.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 1995. Global project for the maintenance of domestic animal genetic diversity (MoDAD). 146 p. Disponible: (http://www.fao.org/dad-is/). Consultado: enero, 2009.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2003. Razones que justifican la conservación de los animales domésticos. 6 p. Disponible: (http:// http://www.fao.org/NEWS/1998/PDF/DADIS-s.PDF). Consultado: enero, 2010.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2004. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans. Measurement of domestic animal diversity (MoDAD): recommended microsatellite markers. New microsatellite marker sets – Recommendations of joint ISAG/FAO Standing Committee. 58 p. Disponible: (http://www.fao.org/dad-is/). Consultado: enero, 2010.

Galíndez, R.; Ramis, C. y Ángulo, L. 2011. Exploración inicial de la diversidad genética del cerdo criollo venezolano usando RAPD. Revista Facultad de Agronomía (UCV) 37(2): 55 – 63.

García, D. y Cañón, J. 2007. Diversidad de las especies de animales domésticos: Importancia y conservación de la variabilidad genética. FEAGAS 31: 61 – 66.

Greenfacts. 2009. Consenso científico sobre los cultivos transgénicos OMG. Disponible: (http://www.greenfacts.org/es/omg/2-cultivos-modificados-geneticamente/2-ingenieria-genetica.htm#3). Consultado: Octubre, 2009.

Hames, B and Rickwwod, D. 1981. Gel electrofhoreses of proteins; A practical approach. IRL Press, Oxford and Washington D.C. pp 1-9.

Hurtado, E. 2004. Evaluación preliminar del cerdo Criollo y los sistemas de producción en los estados Apure y Guárico de Venezuela. Tesis Dr. Cs. Agr. Facultad de Agronomía. Doctorado en Ciencias Agrícolas. Universidad Central de Venezuela. 118 p.

Hurtado, E. y González, C. 2000. El cerdo Criollo de Venezuela. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 256 - 260.

Hurtado, E.; González, C. y Vecchionacce, H. 2005. Estudio morfológico del cerdo criollo del estado Apure, Venezuela. Zootecnia Tropical 23(1): 17 – 26.

Hurtado, E.; González, C. y Vecchionacce, H. 2006. Morfometría de órganos vitales de cerdos Criollos en el estado Apure, Venezuela. Zootecnia Tropical 24(3): 205 – 211.

Jakobsson, M. and Rosenberg, N. 2007a. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. Bioinformatics 23(14): 1801 – 1806.

Jakobsson, M. and Rosenberg, N. 2007b. CLUMPP: cluster matching and permutation program. Version 1.1.2. 30 p.

Jamieson, A. and Taylor, S. 1997. Comparison of three probability formulae for parentage exclusion. Animal Genetics 28: 397 – 400.

Jamieson, A. 1994. The effectiveness of using co-dominant polymorphic allelic series for (1) checking pedigrees and (2) distinguishing full-sib pair members. Animal Genetics25 (Suppl 1): 37 – 44.

Kalinowski, S.; Taper, M. and Marshall, T. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. Molecular Ecology 16: 1099 – 1006.

Kelly, L.; Clop, A.; Vadell, A.; Nicolini, P.; Monteverde, S.; Amills, M. y Sánchez, A. 2004. El cerdo Pampa – Rocha como recurso zoogenético

en Uruguay. Marcadores Moleculares. Veterinaria (Montevideo) 39(155 – 156): 15 – 16.

Kim, T.; Kim, K.; Choi, B.; Yoon, D.; Jang, G.; Lee, K.; Chung, H.; Lee, H.; Park, H. and Lee, J. 2005. Genetic structure of pig breeds from Korea and China using microsatellite loci analysis. Journal of Animal Science 83: 2255 – 2263.

Landi, V.; Negro, J.; Vega – Pla, J.; Gortázar, C.; García – Aznar, J.; Delgado, J. y Martínez, A. 2011. Caracterización genética del Jabalí de la Estación Biológica de Doñana. Archivos de Zootecnia 60 (231): 373 – 376.

Langella, O. 1999. Population Software. Disponible: (http://www.bioinformatics.org/project/?group_id=84). Consultado: julio, 2012.

Laval, G.; Iannuccelli, N.; Legault, C.; Milan, D.; Groenen, M.; Giuffra, I.; Andersson, L.; Nissen, P.; Jorgensen, C.; Beeckmann, P.; Geldermann, H.; Foulley, J.; Chevalet, C. y Ollivier, L. 2000. Genetic diversity of eleven European pig breeds. Genetics Selection and Evolution 32: 187 – 203.

Lemus, C.; Ulloa, R.; Ramos, M.; Estrada, F. y Alonso, R. 2001. Genetic analysis of Mexican Hairless pig populations. Journal of Animal Science 79: 3021 – 3026.

Li, S.; Yang, S.; Zhao, S.; Fan, B.; Yu, M.; Wang, H.; Li, M.; Liu, B.; Xiong, T. y Li, K. 2004. Genetic diversity analyses of 10 indigenous Chinese pig populations based on 20 microsatellites. Journal of Animal Science 82: 368 – 374.

Luetkemeier, E.; Sodhi, M.; Schook, L.; Malhi, R. 2010. Multiple Asian pig origins revealed through genomic analyses. Molecular Phylogenetic and Evolution 54: 680 – 686.

Ly, J. y Diéguez, F. 1995. Utilización digestiva de dietas de miel B y altos niveles de fibra en cerdos Criollos y CC21. Archivos Latinoamericanos de Producción Animal 3: 27 – 36.

Mapas. 2012. Mapa de América. Mapa de Venezuela. Disponible: (http://www.mapadaamerica.com/attachments/Image/mapa-venezuela. gif). Consultado: Julio, 2012.

Mariante, A.; Egito, A.; Albuquerque, M.; MacManus, C. y Lara, M. 2000. Conservação de recursos genéticos animais no Brasil: caracterização genética, a nova etapa. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 39 – 43. Memorias.

Marshall, T.; Slate, J.; Kruuk, L. and Pemberton, J. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Molecular Ecology 7: 639 – 655.

Martínez, A.; Calderón, J.; Camacho, E.; Rico, C.; Vega – Pla, J. y Delgado, J. 2005a. Caracterización genética de la raza bovina Mostrenca con microsatélites. Archivos de Zootecnia 54: 357 – 361.

Martínez, A.; Delgado, J.; Rodero, A. and Vega – Pla, J. 2000a. Genetic structure of the Iberian pig breed using microsatellites. Animal Genetics 31: 295 – 301.

Martínez, A.; Delgado, J.; Vega – Pla, J.; Escribano, F. y Cabello, A. 2003. Negro de Los Pedroches, the molecular definition of a new variety of the Iberian pig breed. Archivos de Zootecnia 52: 219 – 223.

Martínez, A.; Landi, V.; Barba, C.; Bonilla, E.; Carril, J.; Forero, F.; Galíndez, R.; Gómez, M.; Domínguez, M.; Méndez, Y.; Peinado, R.; Pérez E.; Ponce, A.; Pons, A.; Poto, A.; Revidatti, M.; Sierra, A.; Sponenberg, P.; Vega – Pla, J. and Delgado, J. 2012. CONBIAND Network: Following the genetic contributions of the Iberian pigs in the American Creole breeds using microsatellites. 7th International

Symposium on the Mediterranean pig. Options Méditerranéennes 89 – 92.

Martínez, A.; Pérez – Pineda, E.; Vega – Pla, J.; Barba, C. Velázquez, F. y Delgado, J. 2005b. Caracterización genética del cerdo Criollo Cubano con microsatélites. Archivos de Zootecnia 54: 369 – 375.

Martínez, A.; Quiroz, J.; Marques, J. y Delgado, J. 2007. Estudio de la diversidad genética del cerdo negro Canario con microsatélites de ADN. Archivos de Zootecnia 56 (Supl. 1): 425 – 428.

Martínez, A.; Rodero, A. y Vega – Pla, J. 2000b. Estudio con microsatélites de las principales variedades de ganado porcino del tronco Ibérico. Archivos de Zootecnia 49: 45 – 52.

Martínez, A.; Vega – Pla, J.; Bermejo, J. 2004. Aplicación de marcadores genéticos moleculares al estudio de razas minoritarias: el cerdo Ibérico. [En]: Biodiversidad Porcina Iberoamericana: Caracterización y Uso Sustentable. Juan Vicente Delgado Bermejo (Ed). Servicio de Publicaciones Universidad de Córdoba. España. p: 281 – 301.

Maudet, C., G. Luikart, and P. Taberlet. 2002. Genetic diversity and assignment tests among seven French cattle breeds based on microsatellite DNA analysis. Journal of Animal Science 80:942 – 950.

Moazami – Goudarzi, K.; Vaiman, D.; Mercier, D.; Grohs, C., Furet, J.; Leveziel, H. and Martin, P. 1994. Emploi de microsatellites pour l'analyse de la diversité génétique des races bovines françaises: premiers résultants. Genetics Selection and Evolution 26(Supl 1): 155s – 165s.

Montenegro, M. 2012. Caracterización genética de los cerdos Pampa Rocha de Uruguay. Departamento de Genética y Mejora Animal, Instituto de Producción Animal. Facultad de Veterinaria – Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 118 p.

Mullis, K. and Faloona, F. 1987. Specific of DNA *in vitro* via a polymerase – catalyzed chain reaction. Methods in Enzymology 155: 335 – 350.

Nei, M.1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70(12): 3321 – 3323.

Page, R. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. Computer Applications in the Biosciences 12: 357 – 358.

Peinado, B.; Poto, A.; Vega – Pla, J.; Martínez, A.; Barba, C. and Delgado, J. 2003. Genetic study of the Chato Murciano pig breed under a recovery program. Archivos de Zootecnia 52: 273 – 278.

Pérez, E.; Martínez, A.; Delgado, J.; Velásquez, F. y Segura, D. 2004. Estudio preliminar de la diferenciación genética entre las dos variedades del cerdo Criollo Cubano. Archivos de Zootecnia 53: 359 – 362.

Pérez, E. 2005. Caracterización genética del cerdo Criollo Cubano utilizando marcadores moleculares. VII Congreso Centroamericano y del Caribe de Porcicultura. II Taller Internacional Sobre el Cerdo Criollo de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 569 – 575. Memorias.

Planas, T. y Guerra, D. 2000. Recursos genéticos criollos: su relevancia en Cuba. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 35 - 38. Memorias.

Pritchard, J.; Stephens, M. and Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155: 945 – 959.

Ramos, A.; Mestre, R.; Gouveia, S.; Evans, G.; Zhang, Y.; Cardoso, A.; Rothschild, M.; Plastow, G. and Rangel – Figueiredo, T. 2003. Use of type I DNA markers for initial genetic characterization of two Portuguese swine breeds. Archivos de Zootecnia 52: 255 – 264.

Ramos, E.; Rojas, R.; Herrera, J.; García, A.; Lemus, C. y Hernández, A. 2008. Estandarización de una técnica de extracción de ADN en sementales porcinos para evaluar la frecuencia de los genes ESR y

PRLR con PCR-RFLP. Revista Complutense de Ciencias Veterinarias 2(1): 39 – 50.

Raymond, M. and Rousset, F. 1995a. An exact test for population differentiation. Evolution 49(6): 1280 – 1283.

Raymond, M. and Rousset, F. 1995b. GENEPOP: Population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248 – 249.

Revidatti, M.2009. Caracterización de cerdos Criollos del nordeste argentino. Tesis Doctoral. Departamento de Genética. Universidad de Córdoba. Córdoba, España. 259p.

Rodríguez, J.; Wheeler, J.; Dodd, C.; Bruford, M. y Rosadio, R. 2004. Determinación de parentesco en alpacas (*Vicugna pacos*) por medio del análisis de ADN microsatélite. Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú 15(2): 113 – 119.

Rohrer, G.; Alexander, L.; Keele, J.; Smith, T. and Beattie, C. 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. Genetics 136: 231 – 245.

Rosenberg, N. 2007. Distruct: a program for the graphical display of population structure. Center for Computational Medicine and Biology. Department of Human Genetics. University of Michigan. USA. 20 p.

Russell, G.; Archibald, A.; Haley, C. y Law, A. 2003. The pig genetic diversity database and the www. Archivos de Zootecnia 52: 165 – 172.

SanCristobal, M.; Chevalet, C.; Foulley, J. y Ollivier, L. 2003. Some methods for analyzing genetic marker data in a biodiversity setting – example of the PIGBIODIV data. Archivos de Zootecnia 52: 173 – 183.

Santana, I. 1999. Integración del cerdo Criollo a los sistemas de explotación porcina. V Encuentro Sobre Nutrición y Producción de Animales Monogástricos. Maracay, Venezuela. Disponible: (http://sian.info.ve/porcinos/). Consultado: marzo, 2010.

Sierra, A.; Poot, T.; Díaz, Z.; Cordero, A. y Delgado, J. 2005. El cerdo Pelón Mexicano, una raza en peligro. Archivos de Zootecnia 54: 165 – 170.

Takezaki, N. and Nei, M. 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic tree from microsatellite DNA. Genetics 144: 389 – 399.

Takezaki, N. and Nei, M. 2008. Empirical Tests of the Reliability of Phylogenetic Trees Constructed With Microsatellite DNA. Genetics 178: 385 – 392.

Tena, J. 2000. Medidas de fomento de razas autóctonas puras adaptadas al medio físico. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 11. Memorias.

Thuy, N.; Melchinger – Wild, E.; Kuss, A.; Cuong, N.; Bartenschlager, H. and Geldermann. 2006. Comparison of Vietnamese and European pig breeds using microsatellites. Journal of Animal Science 84: 2601 – 2608.

Vadell, A. 2000. Situación actual y perspectivas del cerdo Criollo Pampa en Uruguay. V Congreso Iberoamericano de razas autóctonas y criollas. I Taller Internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 247 – 249. Memorias.

Vásquez, R.; Martínez, R.; Manrique, C. y Rodríguez, Y. 2000. Evaluación genética del comportamiento productivo y reproductivo del banco de germoplasma cunícula. V Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas. I Taller internacional de Cerdos de Origen Ibérico. La Habana, Cuba. p 271. (Resumen).

Velázquez, F.; Barba, C.; Pérez, E. y Delgado, J. 1998. El cerdo negro Criollo Cubano: origen, evolución y situación actual. Archivos de Zootecnia 47: 561 – 564.

Vicente de, M.; López, C. y Fulton, T. 2004. Análisis de la diversidad genética utilizando datos de marcadores moleculares: módulo de

aprendizaje. Instituto Internacional de Recursos Filogenéticos (IPGRI). Roma, Italia. CD - ROM.

Vicente, A.; Carolino, M.; Sousa, M.; Ginja, C.; Silva, F.; Martínez, A.; Vega – Pla, J.; Carolino, N. and Gama, L. 2008. Genetic diversity in native and commercial breeds of pigs in Portugal assessed by microsatellites. Journal of Animal Science 86: 2496 – 2507.

Warwick, E. y Legates, J. 1980. Cría y Mejora del Ganado.3ra Edición – Español. Ediciones McGraw – Hill. México. 623 p.

Wellek S. 2004. Tests for establishing compatibility of an observed genotype distribution with Hardy – Weinberg equilibrium in the case of a biallelic locus. Biometrics 60: 694 – 703.

Wright, S. 1965. Interpretation of population structure by F – statistics with special regard to system of mating. Evolution 19: 395 – 420.

Yang, S.; Wang, Z.; Liu, B.; Zhang, G.; Zhao, S.; Yu, M.; Fan, B.; Li, M.; Xiong, T. and Li, K. 2003. Genetic variation and relationships of eighteen Chinese indigenous pig breeds. Genetics Selection and Evolution 35: 657 – 671.

ANEXOS

Anexo1. Cerdos Criollos venezolanos de Masaguaral criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 2. Cerdos Criollos venezolanos de El Socorro criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 3. Cerdos Criollos venezolanos de Arismendi criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 4. Cerdos Criollos venezolanos de Guayabal criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 5. Cerdos Criollos venezolanos de Capanaparo criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 6. Cerdos Criollos venezolanos de Cunaviche criados en libertad (izquierda) confinados (derecha).

Anexo 7. Cerdos Criollos venezolanos y verraco de raza comercial (Large White), en rojo.