



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA  
DEPARTAMENTO DE REPRODUCCIÓN**

**CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LA OVEJA PELIBUEY MEDIANTE  
MARCADORES MOLECULARES**

## **T E S I S**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTOR EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL**

**PRESENTA**

**CECILIO UBALDO AGUILAR MARTÍNEZ**

**TUTOR PRINCIPAL**

**JOSÉ MANUEL BERRUECOS VILLALOBOS (FMVZ-UNAM)**

**COMITÉ TUTOR**

**BERTHA JOSEFINA ESPINOZA GUTIÉRREZ (IIB-UNAM)**

**JUAN HEBERTH HERNÁNDEZ MEDRANO (FMVZ-UNAM)**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.**

**DICIEMBRE 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## I. DEDICATORIA

A mi esposa Osiris Lizzeth y a mi hijo Carlos Daniel, quienes soportaron mis ausencias, muchas carencias económicas y mi mal humor durante la travesía del doctorado. Ustedes fueron mis compañeros en esos días negros en los que estuve a punto de desistir y mi motor para seguir adelante. Gracias por existir en mi vida.

A mi madre, Victoria Martínez Nava y a mi abuela, María Nava Cortés (q. e. p. d.), quienes inculcaron los valores y principios que rigen mi vida e hicieron de mí el hombre que soy ahora. Gracias por todo el esfuerzo y sacrificios que hicieron para sacarme adelante.

A todos mis amigos, quienes siempre se mantuvieron al pendiente de mí, brindándome palabras de aliento y sus buenos deseos. Gracias por su amistad incondicional.

A mis hermanos Araceli, Gerardo Juan, Areli, Juan Miguel y Yoselín, por todos los momentos compartidos y porque aún me siguen dando lecciones de vida.

## II. AGRADECIMIENTOS

A mi *alma mater*, la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de su comunidad. Asimismo, a la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia quien, a través de su planta docente, infraestructura y prestigio me ha dado las herramientas para ganarme la vida de una manera digna.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), quien a través de la beca número 162665 permitió que yo realizara los estudios de doctorado.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), quien mediante el proyecto RN-219115 financió la totalidad del presente proyecto de investigación.

Al Dr. Javier Valencia, quien junto con el M. C. Antonio Roldán Roldán me brindaron la confianza para desarrollar este proyecto de investigación.

A mi comité tutorial, integrado por el Dr. José M. Berruecos Villalobos, Dra. Bertha Espinoza Gutiérrez y Dr. Juan Heberth Hernández Medrano, por su asesoría para la realización de esta tesis. En especial, vaya mi agradecimiento a la Dra. Bertha Espinoza por permitir la realización de la técnica de electroforesis y fotodocumentación en su laboratorio y al Dr. Berruecos por la revisión exhaustiva que realizó de los borradores de tesis y sus acertados comentarios que sirvieron para mejorar el documento.

A los miembros del jurado: Dr. Carlos Vásquez Peláez, Dr. José M. Berruecos Villalobos, Dr. Raúl Ulloa Arvizu, Dra. Bertha Espinoza Gutiérrez, y Dr. Jaime Gallegos Sánchez, por el tiempo que invirtieron en la revisión del presente documento.

Finalmente, quiero expresar mi agradecimiento a la Universidad del Papaloapan, por todas las facilidades que me otorgó para que pudiera culminar el doctorado.

## I. ÍNDICE GENERAL

I. DEDICATORIA .....	i
II. AGRADECIMIENTOS .....	ii
I. ÍNDICE GENERAL.....	iii
II. ÍNDICE DE CUADROS .....	vi
III. ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
IV. RESUMEN .....	ix
V. ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. HIPÓTESIS .....	3
3. OBJETIVOS.....	4
3.1 Objetivo general: .....	4
3.2 Objetivos específicos:.....	4
4. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
4.1 Origen, historia y situación actual de la oveja Pelibuey en México .....	5
4.1.1 El origen de la oveja doméstica .....	5
4.1.2 El proceso de domesticación.....	7
4.1.3 La diseminación de la oveja.....	7
4.1.4 La oveja Pelibuey: una historia aún por esclarecer .....	8
4.1.5 Introducción a México e historia.....	11
4.1.6 Características físicas de la raza .....	13
4.1.7 Parámetros productivos .....	15
4.1.8 Parámetros reproductivos.....	16

4.1.9	Situación actual y perspectivas de la oveja Pelibuey en México	18
4.1.10	Conclusión	19
4.2	Importancia de la conservación de la diversidad genética en la oveja Pelibuey	20
4.3	Estudios de caracterización genética	22
4.3.1	Medidas utilizadas en los estudios de caracterización genética	22
4.3.2	Principales marcadores moleculares utilizados en los estudios de caracterización genética	25
4.3.3	Estudios de caracterización genética en la oveja Pelibuey	28
5.	MATERIALES Y MÉTODOS	30
5.1	Muestreo	30
5.2	Extracción de ADN	32
5.3	Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)	33
5.4	Electroforesis	35
5.5	Análisis de datos	35
6.	RESULTADOS	38
6.1	Diversidad genética de la población general	38
6.2	Diversidad genética entre poblaciones	40
6.3	Distancias genéticas y análisis filogenético	46
6.4	Análisis de estructura poblacional	49
7.	DISCUSIÓN	54
7.1	Diversidad genética de la población general	54
7.2	Diversidad genética entre poblaciones	56
7.3	Distancias genéticas y análisis filogenético	64
7.4	Análisis de estructura poblacional	65

8. CONCLUSIONES .....69

9. REFERENCIAS..... 71

## II. ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Medidas zoométricas de la oveja Pelibuey observadas en diferentes estudios realizados en México.....	14
2	Algunos parámetros productivos más representativos observados en estudios realizados en diferentes partes de México.....	15
3	Algunos parámetros reproductivos más representativos observados en estudios realizados en diferentes partes de México.....	16
4	Nombre de los rebaños de Pelibuey muestreados, número de muestras por rebaño y localización.....	32
5	Microsatélites que se utilizaron en la caracterización genética de la oveja Pelibuey (FAO, 2011).....	34
6	Número de alelos observados (NA), número efectivo de alelos (NE), heterocigosidad observada (HO), heterocigosidad esperada (HE), contenido de información polimórfica (PIC), índice de Shannon (I), desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE), coeficiente de endogamia dentro de la población (FIS), índice de fijación de la población total (FIT) e índice de diferenciación genética entre poblaciones (FST) observados en nueve marcadores que se utilizaron para la caracterización genética de la oveja Pelibuey.....	39
7	Número de animales (n), número total de alelos (TNA), número medio de alelos (MNA), número efectivo de alelos (NE), riqueza alélica (RA), heterocigosidad observada (HO), heterocigosidad esperada (HE) y coeficiente de endogamia dentro de la población (FIS) en 24 poblaciones de oveja Pelibuey, basado en el análisis de nueve marcadores microsatélites.....	41



8	Número de alelos por <i>locus</i> en 23 rebaños nacionales de Pelibuey y un rebaño cubano utilizando nueve marcadores microsatélites.....	42
9	Equilibrio de Hardy-Weinberg en 23 rebaños nacionales de Pelibuey y un rebaño cubano utilizando nueve marcadores microsatélites.....	44
10	Análisis de varianza molecular (AMOVA) llevado a cabo con diferentes poblaciones de oveja Pelibuey en México .....	45
11	Matriz de distancias genéticas imparciales de Nei de 24 poblaciones de oveja Pelibuey analizadas mediante nueve marcadores microsatélites.....	48
12	Probabilidades de membresía de cada una de las 24 poblaciones de oveja Pelibuey analizadas en K (2-4) poblaciones ancestrales usando el programa STRUCTURE.....	52

### III. ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Localización de los rebaños de oveja Pelibuey nacionales que fueron incluidos en el estudio.....	30
2	Análisis factorial de correspondencias múltiples (AFC) que muestra la relación entre 24 poblaciones de oveja Pelibuey en México.....	47
3	Árbol filogenético (UPGMA) que representa las distancias imparciales de Nei entre 24 poblaciones de oveja Pelibuey en México.....	50
4	Agrupamiento con STRUCTURE de diferentes poblaciones de oveja Pelibuey de México.....	51

#### IV. RESUMEN

La oveja Pelibuey es la raza ovina de pelo más importante en México. En los últimos años, esta raza se ha cruzado de forma indiscriminada con otras razas, lo cual ha puesto en riesgo su diversidad genética. Un paso inicial para la conservación de los recursos genéticos es la caracterización de las razas. El objetivo de este estudio fue caracterizar genéticamente 23 poblaciones de oveja Pelibuey de México y un rebaño cubano mediante nueve marcadores microsatélites. En el análisis por iniciadores, se observaron 99 alelos, con un promedio de alelos por locus de 11, contenido de información polimórfica (PIC) de 0.84 e índice de Shannon (I) de 2.1. Además, los índices de endogamia dentro de la población (FIS), de diferenciación genética entre poblaciones (FST) y de fijación de la población total (FIT) tuvieron valores globales promedio de 0.007, 0.151 y 0.158. Tres iniciadores (OarFCB304, OarJMP29 e ILSTS5) mostraron desviaciones en el equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE;  $P < 0.05$ ). En el análisis por poblaciones, se observó un rango de 28-49 alelos, número medio de alelos (MNA) de 4.08 y número efectivo de alelos promedio (NE) de 3.25. Los valores promedio de heterocigosidad observada (HO) y heterocigosidad esperada (HE) fueron 0.726 y 0.731, respectivamente. Seis de las 24 poblaciones evaluadas mostraron desviaciones del HWE ( $P < 0.05$ ). Los valores de FIS por población variaron entre -0.71 y 0.138; en nueve poblaciones fueron negativos. Se realizaron tres análisis de varianza molecular (AMOVA) para definir la estructura poblacional. El primer análisis consideró que las 24 poblaciones pertenecían a un mismo grupo y se observó una variación dentro y entre poblaciones de 84.79 y 15.21%, respectivamente. Cuando las poblaciones se agruparon por regiones geográficas, el porcentaje de la variación total explicado por la región geográfica fue de 0% ( $P > 0.01$ ). El agrupamiento de las poblaciones de acuerdo al tipo de unidad productiva (perteneciente a universidades y centros de investigación o productores particulares), mostró que el porcentaje de la variación total explicado por el tipo de unidad productiva fue de 2.62% ( $P < 0.01$ ). En el análisis factorial de correspondencia (AFC) se observó que los rebaños se agruparon en dos clústeres, uno de los cuales incluyó las poblaciones nacionales de referencia IN-MOC e IN-MAR, así como a las poblaciones CEIEGT, CEIPSA e ITC. Se calcularon las distancias imparciales de Nei y se construyó posteriormente un árbol UPGMA. Las poblaciones también fueron agrupadas en dos grupos, uno de ellos incluyó las poblaciones ya mencionadas en el AFC y la población UV. El análisis de estructura poblacional determinó que el número de poblaciones ancestrales (K) fue igual a 2. Excepto por la población UV, el resto de las poblaciones fueron agrupadas como en el árbol filogenético. Se concluye que la oveja Pelibuey de México tiene una alta diversidad genética y que su población se agrupa en dos grupos, uno de los cuales muestra el material genético más preservado.

**Palabras clave:** Pelibuey, caracterización genética, microsatélites, oveja de pelo.

## V. ABSTRACT

Pelibuey is the most important hair sheep breed in Mexico. In the last years, it has been the subject of indiscriminate crosses with other breeds, which puts its genetic diversity at risk. An initial step for the conservation of genetic resources is breed characterization. The aim of this study was to characterize genetically 23 populations of Pelibuey sheep in Mexico and a Cuban flock through nine microsatellite markers. Across loci, a total of 99 alleles were observed, with a mean of alleles per locus of 11, polymorphism information content of 0.84 and Shannon index (I) of 2.1. In addition, overall values for inbreeding coefficient (FIS), genetic difference among populations (FST) and fixation index of total population (FIT) were 0.007, 0.151 and 0.158, respectively. Three microsatellites (OarFCB304, OarJMP29 and ILSTS5) showed departure from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE; 0.05). The overall values in the population analysis showed a range from 28 to 49 alleles per population, mean number of alleles (MNA) of 4.08 and effective number of alleles of 3.25. Mean values of observed heterozygosity (HO) and expected heterozygosity (HE) were 0.726 and 0.731, respectively. Six of 24 analyzed populations showed departure from HWE ( $P < 0.05$ ). Populations FIS values ranged from -0.71 to 0.138; in nine populations were negative. Three analysis of molecular variance were realized to define the population structure. First analysis consider that all the populations belong to the same group and it was observed a variation within and among populations of 84.79 and 15.21%, respectively. When the populations were clustered by geographic regions, the percentage of total variation explained by the geographic region was 0% ( $P > 0.01$ ). The clustered of populations by productive unit type (belonged to universities and research institutes or commercial producers), showed that el percentage of total variation explained by unit productive unit type was of 2.62% ( $P < 0.01$ ). In the factorial correspondence analysis (AFC) it was observed that the flocks were clustered in two clusters, one of the which included the national populations of reference IN-MOC e IN-MAR, and CEIEGT, CEIPSA and ITC populations. The Nei's unbiased distances were calculated and a UPGMA tree was subsequently constructed. The populations also were clustered into two groups, one of the which included the same populations like as AFC analysis and the UV population. Other group was composed by the rest of the populations. The analysis of population structure determined that the number of ancestral populations (K) was equal to 2. Except for the UV population, the rest of the populations were clustered as in the phylogenetic tree. It is concluded that Pelibuey sheep of Mexico has a high genetic diversity and that its populations are clustered into two groups, one of which seems to show more preserved genetic material.

**Key words:** Pelibuey, genetic characterization, microsatellites, hair sheep.

## 1. INTRODUCCIÓN

La oveja Pelibuey es la raza de pelo más importante en México. Aún no se ha establecido completamente su origen, pero se piensa que proviene de ovejas originarias del oeste de África, las cuales fueron llevadas a Cuba durante la segunda mitad del siglo XVI y posteriormente arribaron a México entre 1930 y 1940 (Berruecos *et al.*, 1975; Valencia and González, 1983; Chacón *et al.*, 2009; Montalvo *et al.*, 2009; Aguilar-Martínez *et al.*, 2017). Inicialmente, la oveja Pelibuey se distribuyó en las regiones tropicales. Sin embargo, actualmente se encuentra diseminada en todo el país (Arteaga, 2007). La oveja Pelibuey no es una raza altamente productiva, pero su importancia biológica radica en su capacidad para adaptarse a diferentes ambientes y climas (Magaña-Monforte *et al.*, 2013) y su habilidad para reproducirse a lo largo del año (Valencia *et al.*, 2006).

La gran variedad de ambientes en los que se ha criado la oveja Pelibuey propició que los individuos hayan desarrollado respuestas adaptativas a cada uno de ellos, las cuales forman parte de su acervo genético. No obstante, en los últimos años se ha detectado que ésta raza ha sido objeto de cruzamientos indiscriminados con otras razas más especializadas en la producción de carne como la Dorper y Katahdin con el fin de volverla más productiva (Arredondo-Ruíz *et al.*, 2012; Aguilar-Martínez *et al.*, 2017), lo que pone en riesgo su diversidad genética, misma que ha sido moldeada por selección natural a lo largo de muchos años. Además, la inseminación artificial y el flujo intenso de material genético entre rebaños han acentuado el problema (Taberlet *et al.*, 2008), por lo cual se requiere una estrategia para la conservación de la raza.

Un paso inicial para la conservación de los recursos genéticos animales es la caracterización de las razas. La FAO (2015) ha propuesto que la caracterización inicialmente debe consistir en una descripción fenotípica de la raza y el posterior uso de marcadores moleculares. En este sentido, en México la oveja Pelibuey cuenta con descripciones fenotípicas detalladas que datan de hace

aproximadamente 50 años y en las cuales se ha basado predominantemente la selección de individuos de la raza. Sin embargo, en aquellos casos en los que la diferenciación fenotípica es complicada y no se cuenta con registros genealógicos confiables, la utilización de marcadores moleculares podría ayudar a la selección de individuos de la raza (Baumung *et al.*, 2005). Entre los marcadores moleculares, los microsatélites han sido ampliamente utilizados para realizar la caracterización genética de diferentes razas de ovinos. Estos marcadores han sido aplicados en pruebas de paternidad y en estudios de análisis de ligamiento y genética de poblaciones (FAO, 2015). En este último rubro destacan la determinación de distancias genéticas entre poblaciones, la construcción de filogenias y los estudios de diversidad genética y estructura poblacional.

A pesar de que los microsatélites se han utilizado para caracterizar una gran cantidad de razas ovinas, no existen estudios en México que exploren la diversidad genética de la oveja Pelibuey mediante este tipo de marcadores. Los únicos estudios que incluyeron la raza Pelibuey, tenían la finalidad de establecer la viabilidad de un panel de microsatélites en la caracterización de la raza (López, 2004), o bien, las relaciones filogenéticas entre el Pelibuey mexicano, el Pelibuey cubano, la oveja Canaria de pelo y otras razas originarias del oeste de África (Álvarez *et al.*, 2012a). Un conocimiento más profundo sobre la diversidad y variabilidad genética, así como la estructura poblacional en diferentes rebaños de México, permitirá determinar el grado de riesgo de la oveja Pelibuey y, en su caso, sugerir estrategias viables para su conservación. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es caracterizar genéticamente mediante microsatélites diferentes poblaciones de oveja Pelibuey en México.

## **2. HIPÓTESIS**

- La caracterización genética con microsatélites permitirá establecer que las ovejas Pelibuey de México criadas en diferentes regiones geográficas muestran una alta diversidad genética y diferenciación entre poblaciones.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general:**

- Realizar la caracterización genética de las ovejas Pelibuey criadas en diferentes regiones geográficas del país utilizando nueve marcadores microsatélites.

#### **3.2 Objetivos específicos:**

- Determinar la diversidad genética dentro de 23 rebaños de oveja Pelibuey localizados en diferentes regiones del país y un rebaño de Cuba, mediante la utilización de nueve marcadores microsatélites.
- Determinar la diversidad genética entre 23 rebaños de oveja Pelibuey localizados en diferentes regiones del país y un rebaño de Cuba, mediante la utilización de nueve marcadores microsatélites.
- Conocer el efecto de la región geográfica en la diferenciación entre poblaciones de ovejas Pelibuey en México.
- Establecer el efecto del tipo de unidad productiva (universidades e institutos de investigación o productores particulares) en la diferenciación entre poblaciones de oveja Pelibuey en México.
- Realizar el análisis filogenético basado en distancias genéticas de las poblaciones de oveja Pelibuey en México y construir un dendrograma.
- Establecer el número de poblaciones ancestrales, la estructura poblacional y el nivel de mezcla de las diferentes poblaciones de Pelibuey analizadas.



## 4. REVISIÓN DE LITERATURA

### 4.1 Origen, historia y situación actual de la oveja Pelibuey en México

Los ovinos Pelibuey (*Ovis aries*) son una de las principales razas que existen en México. Su hábitat natural son las regiones cálidas: tropicales, subtropicales e incluso áridas (Wildeus, 1997). Sin embargo, exhiben una alta adaptabilidad, lo que ha propiciado que actualmente se encuentren difundidos por todo el territorio nacional.

Se trata de animales de tamaño pequeño a mediano (entre 35 y 80 kg), que en lugar de lana presentan pelo, con tres coloraciones básicas: café, blanca y pinta; en algunas ocasiones llegan a presentar zonas de pelaje negro. Si bien se trata de animales que no son muy productivos en cuanto al rendimiento en carne, su valor radica en la adaptación que han tenido en prácticamente todas las regiones agroecológicas del país y también su alta fertilidad, prolificidad de 1.2 a 1.8 corderos por parto y una actividad reproductiva casi continua a lo largo del año (Galina *et al.*, 1996; Segura *et al.*, 1996; Valencia *et al.*, 2006; Arroyo *et al.*, 2007). Esta última característica merece especial atención, ya que las ovejas que se originaron en climas templados, son capaces de reproducirse únicamente durante otoño-invierno (Malpoux *et al.*, 1997).

A pesar de ser una de las razas más numerosas en México (Partida y Martínez, 2010), todavía existen muchas dudas acerca del origen y la historia de la raza. Por lo tanto, la presente revisión tiene como objetivo presentar evidencias acerca del origen de la raza, los acontecimientos históricos que propiciaron su llegada primero a Europa, y posteriormente a México, así como su situación actual.

#### 4.1.1 El origen de la oveja doméstica

La mayoría de los autores concuerda en que el ancestro silvestre de la oveja doméstica presentaba como características morfológicas un pelaje que entremezclaba fibras largas y toscas con un vellón fino y suave, cola corta y

presencia de cuernos tanto en machos como hembras (Ryder, 1981; Santiago-Moreno *et al.*, 2004; Chessa *et al.*, 2009).

Previo a la realización de estudios moleculares, la determinación del ancestro silvestre de la oveja doméstica se basó en la similitud de características morfológicas con ovinos silvestres. Inicialmente se propuso que las ovejas tenían un origen polifilético y que provenían de tres ovinos silvestres (Ryder, 1984; FAO, 2007; Rezaei *et al.*, 2010): el urial (*Ovis vignei*), el argalí (*Ovis ammon*) y el muflón euroasiático (*O. musimon/O. orientalis*). La determinación del número de cromosomas colocó al muflón como el ancestro más probable, ya que al igual que las ovejas domésticas, posee 54 cromosomas.

Recientemente, las técnicas de biología molecular basadas en el estudio de marcadores moleculares han arrojado un mayor entendimiento de la evolución y taxonomía de la oveja doméstica y los ovinos silvestres anteriormente mencionados. Mediante el análisis del ADN mitocondrial se ha logrado determinar la existencia de cinco linajes en la oveja doméstica: los haplogrupos A, B, C, D y E (Meadows *et al.*, 2007). Los haplogrupos A y B son los más frecuentes y están presentes en las ovejas asiáticas y europeas, respectivamente (Hiendleder *et al.*, 1998). Se han estudiado individuos de la raza Pelibuey cubanos y mexicanos y todos pertenecen al haplogrupo B (Álvarez *et al.*, 2012b). La identificación de los linajes, abrió la posibilidad de confirmar el origen polifilético de la oveja doméstica previamente propuesto. Trabajos de genética molecular han permitido establecer que no existió una contribución del urial o del argalí en la formación de la oveja doméstica (Hiendleder *et al.*, 1998), dejando con ello, nuevamente al muflón como el ancestro silvestre más probable. Esto fue confirmado en un estudio que consideró el mitogenoma completo de ovinos domésticos y silvestres; las secuencias del muflón europeo (*O. musimon*) tuvieron una relación más estrecha con las de las ovejas domésticas (Meadows *et al.*, 2011). Por lo tanto, se puede concluir que las filogenias moleculares obtenidas hasta el momento, sugieren que la oveja doméstica es monofilética y que su ancestro silvestre es el muflón asiático.

#### **4.1.2 El proceso de domesticación**

Derivado de las investigaciones arqueológicas y genéticas, se ha logrado determinar que la domesticación de las ovejas se llevó a cabo hace aproximadamente 9,000-11,000 años (Zeder *et al.*, 2008; Meadows, 2014). Este tipo de investigaciones también ha permitido postular que el centro de domesticación de la oveja doméstica es la región conocida como Creciente Fértil, ubicado en los territorios comprendidos actualmente por Irán, Turquía, Siria e Irak (FAO, 2007; Zeder *et al.*, 2008). Después de la domesticación, las ovejas son una de las especies que ha sufrido una mayor diversificación debido a las mutaciones, adaptaciones a ambientes locales y selección intensa hacia múltiples propósitos, implementada por el humano. Actualmente, se estima que existen en el mundo aproximadamente 1,400 razas de ovejas, de las cuales, el 83% corresponde a razas locales específicas de una región (FAO, 2015; Meadows, 2014).

#### **4.1.3 La diseminación de la oveja**

Se piensa que las ovejas, al igual que las otras especies domésticas, fueron llevadas por poblaciones humanas a lo largo de Europa siguiendo el trayecto del río Danubio y a través de las costas del mar Mediterráneo (Bogucki, 1996; Cymbron *et al.*, 2005). Se calcula que alcanzaron la península ibérica entre 7,700 y 7,400 A. P. y posteriormente Inglaterra (6,500 A. P.; Beja-Pereira *et al.*, 2006; FAO, 2007; Zeder, 2008). La llegada de las ovejas a territorios más alejados como China, tomó más tiempo. Se estima que el flujo de animales procedentes de Europa ocurrió hace 4,400 años (Jing *et al.*, 2008).

El arribo de las ovejas a África aún es motivo de controversia y merece especial atención para fines de esta revisión, ya que se piensa que de este continente provienen los ancestros de la oveja Pelibuey. Los restos de oveja más antiguos datan de hace 7,500-7,000 años y fueron ubicados en el delta del Nilo, el este del Sahara y las colinas del Mar Rojo (Vermeersch *et al.*, 1996). Utilizando evidencias arqueológicas se ha podido establecer que las ovejas alcanzaron el oeste de África relativamente tarde (3,700 A. P.; Muigai and Hanotte, 2013). Una de las hipótesis

actuales que hacen referencia al origen de las ovejas Pelibuey, menciona que se originaron a partir de una raza de cola delgada procedente del oeste de África (Chacón *et al.*, 2009).

#### **4.1.4 La oveja Pelibuey: una historia aún por esclarecer**

No está claro si las primeras ovejas Pelibuey introducidas a América provenían directamente del oeste de África o si pertenecían al ovino que predominaba en ese entonces en las Islas Canarias y que se mostraba muy diferente a las ovejas de lana que habitaban Europa (Delgado *et al.*, 2000). Inicialmente, la idea más aceptada fue que las ovejas Pelibuey son descendientes de ovinos de pelo de África occidental (Mason, 1980; Delgado *et al.*, 2000; Chacón *et al.*, 2009; Álvarez *et al.*, 2012a). La mayoría de los autores en publicaciones científicas no se atreve a dar el nombre de una raza precursora; sin embargo, se ha mencionado la raza West African Dwarf o Djallonke (Wilson, 1991). Esta raza se distribuye en los territorios tropicales y subtropicales comprendidos entre el sur de Senegal hasta Chad, sur de Camerún, Gabón y Congo (Wilson, 1991). Dentro de sus características físicas destacan su tamaño pequeño, con una alzada de 40-60 cm y pesos de 25-30 kg en los machos y 20-25 kg en las hembras (Mason, 1980). Los machos presentan cuernos mientras que las hembras no, el color más común es el moteado (negro en los miembros torácicos, blanco en los pélvicos), el pelaje es corto y áspero y algunas veces los machos llegan a presentar una melena y pelos largos en el cuello y pecho (Wilson, 1991; Brahi *et al.*, 2015). Los ovinos de pelo americanos difieren de éstos por la ausencia de cuernos.

En los últimos años la hipótesis que la oveja Pelibuey deriva del ovino deslanado originario de las Islas Canarias ha ganado cada vez más adeptos y se sustenta en las similitudes físicas del Pelibuey con los animales descritos en aquel entonces y en los registros históricos que datan de aquella época (Delgado *et al.*, 2000). Se sabe que, durante el segundo viaje de Cristóbal Colón a América, varios ovinos fueron embarcados en las Islas Canarias como parte de las provisiones y el 3 de noviembre de 1493 fueron desembarcados en Santo Domingo; un mes después,

algunos ejemplares fueron trasladados a Cuba (Delgado *et al.*, 2000; Muñoz, 2002). De acuerdo con Delgado *et al.* (1998 y 2000), las ovejas de pelo presentes en las Islas Canarias e importadas a América presentaban una altura de 60 a 80 cm, tendencia a acumular grandes cantidades de grasa, piel blanca y, en algunas poblaciones los machos presentaban cuernos mientras que en otras no. Dicha descripción permite determinar que, al menos los ejemplares sin cuernos eran muy parecidos al Pelibuey actual. Se piensa que, debido a la necesidad de realizar viajes largos en espacios tan reducidos, se llevó a cabo una selección de ejemplares, eligiéndose únicamente los individuos que no presentaban cuernos (Mason, 1980). Sin embargo, esta hipótesis presenta cierta dificultad para probarse, debido a que la oveja Canaria de pelo original comenzó a cruzarse de manera indiscriminada con otras razas de lana, por lo que se considera que se extinguió entre los siglos XVI y XVII (Delgado *et al.*, 2000).

El tratar de determinar el origen africano o canario de las ovejas Pelibuey pierde importancia cuando se estudian las evidencias arqueológicas y genéticas. Aparentemente, las poblaciones humanas (y muy probablemente también las poblaciones de animales domésticos) se originaron a partir de asentamientos al norte de África (Maca-Meyer *et al.*, 2003), lo cual nuevamente refuerza la hipótesis que los ancestros de la oveja Pelibuey son originarios del oeste de África. Asimismo, el pensar que los ovinos de pelo americanos tienen origen en las ovejas del oeste de África o en la oveja Canaria es demasiado simplista. Lo más probable es que las razas ovinas de pelo americanas sean una mezcla de individuos provenientes de ambos orígenes. Durante las etapas de exploración y conquista del nuevo continente, parece ser que los animales introducidos a América provenían principalmente de las Islas Canarias y tenían el objetivo primario de alimentar a la tripulación, así como su reproducción para abastecer de alimentos a las colonias que en ese momento aún se encontraban en formación. A partir de 1530, el flujo de esclavos comenzó a ser significativamente importante (Landers and Robinson, 2006). Se intuye que es a partir de ese momento cuando las ovejas de pelo cobraron

importancia en la alimentación de los esclavos traídos del oeste africano (Wilson, 1991), aunque la alta mortalidad y el grado de desnutrición en el que llegaban estos últimos parecen desmentir esta aseveración (Rodríguez, 1997). Por lo tanto, se puede pensar en una primera introducción a partir de animales procedentes de las Islas Canarias e introducciones subsecuentes de origen africano que sucedieron de manera regular durante la etapa del traslado de esclavos a América. La mezcla de estos individuos, así como los procesos de deriva génica y una reproducción controlada, contribuyeron a constituir la raza tal como la conocemos ahora.

La determinación del origen de la oveja Pelibuey mediante registros históricos, ofrece resultados poco consistentes. En este punto, se hace necesaria la utilización de herramientas más precisas que permitan determinar la posible ruta que siguió la oveja Pelibuey desde sus ancestros africanos hasta su llegada a América. Con el desarrollo de la biología molecular, se han comenzado a utilizar marcadores moleculares como los microsatélites y el ADN mitocondrial para tratar de resolver esta encrucijada.

En un estudio en el que se utilizaron 14 microsatélites y se compararon razas de ovejas europeas, asiáticas y africanas, con las razas de pelo americanas Saint Croix y Blackbelly, se logró establecer que éstas últimas guardan una relación más estrecha con el merino portugués que con las razas asiáticas y africanas (Muigai *et al.*, 2002). Estos resultados sugieren una participación más importante de las razas europeas en la formación del ovino de pelo caribeño que las razas africanas. Sin embargo, estos resultados se deben tomar con cautela a la hora de sacar conclusiones, ya que las dos razas estudiadas no son representativas de las otras razas de pelo que existen en América, entre ellas, la Pelibuey. En un intento por esclarecer el origen de la raza Pelibuey, Álvarez *et al.* (2012a) compararon Pelibuey cubano y mexicano, la raza Canaria de pelo y otras razas africanas entre las que se encontraba la Djallonke (originaria del oeste de África y probable ancestro de la Pelibuey). Encontraron una relación más estrecha entre el Pelibuey cubano, el Pelibuey mexicano y la raza Canaria de pelo que con las razas africanas. Estos

resultados eran esperados debido a que se piensa que el Pelibuey cubano tuvo una participación directa en la formación del Pelibuey mexicano. La relación estrecha de ambos tipos de Pelibuey con la raza Canaria de pelo actual, lejos de deberse a los acontecimientos históricos del flujo de animales de Europa a América, se debe a la estrategia de repoblamiento de las Islas Canarias con ovejas de pelo, la cual contempló la introducción de animales y semen procedente de Cuba y Venezuela (Delgado *et al.*, 2000).

En el estudio de la historia evolutiva de una raza o especie, existen algunos marcadores que son más recomendados que los microsatélites, tal es el caso del ADN mitocondrial. El análisis del ADN mitocondrial proporciona otra herramienta para determinar el origen de la oveja Pelibuey. En un estudio en el que se compararon ovejas africanas, ovejas procedentes de las Islas Canarias y Pelibuey cubano y mexicano (Álvarez *et al.*, 2012b), se determinó que la raza Pelibuey mostró el haplotipo B, al igual que las ovejas procedentes de las Islas Canarias; en cambio en las razas originarias de la península ibérica y de África se observaron también los haplotipos A y C. Este hallazgo sugiere un papel predominante de la oveja Canaria en la formación del Pelibuey. Sin embargo, los autores hacen notar que no existen rastros que la Pelibuey provenga de un solo origen geográfico, por lo que concluyen que las ovejas de pelo europeas, africanas y caribeñas comparten la misma herencia materna de fondo. Por lo tanto, ante la falta de resultados concluyentes, existe la necesidad de más estudios de tipo molecular que incluyan la comparación entre el material genético de los fósiles que se han recuperado hasta el momento con el de las ovejas americanas actuales, lo cual puede dar una idea más clara sobre el origen de estas últimas.

#### **4.1.5 Introducción a México e historia**

Se piensa que la oveja Pelibuey fue introducida a la península de Yucatán entre 1930 y 1940 y que provenía de Cuba (Valencia y González, 1983; Montalvo *et al.*, 2009). Sin embargo, algunos autores piensan que su introducción pudo haberse

producido incluso durante el siglo XIX, debido a que en ese entonces ya existían animales con características fenotípicas muy similares a la oveja Pelibuey (Berruecos, 1975; Mason, 1980). Debido a la cercanía entre la península de Yucatán y Cuba, en los últimos siglos ha existido un flujo constante de ciudadanos cubanos y mexicanos en ambos sentidos (Martín, 2005), por lo que esta última opción parece no ser tan descabellada.

La historia posterior a la introducción de la raza, permanece desconocida durante las siguientes décadas. De acuerdo con Berruecos *et al.* (1975), en 1963, el Departamento de Genética Animal del Centro Nacional de Investigaciones Pecuarias realizó la compra de un lote de animales sin lana, comunes en aquel entonces en el estado de Tabasco. Las investigaciones iniciales contemplaron el cruzamiento con ovejas Rambouillet para determinar la forma de herencia de la carencia de lana; la forma de herencia del color y características histológicas de la piel y diámetro de fibras (CNIP, 1964). Un dato curioso que ejemplifica el desconocimiento que se tenía de la raza, fue la creencia popular que la Pelibuey era una cruce entre un ovino y una cabra (Berruecos *et al.*, 1975). Sin embargo, no se tuvo éxito al tratar de establecer cruzamientos entre la Pelibuey con caprinos de la raza Saanen (Ruz, 1966). La prueba definitiva que los individuos de la raza Pelibuey son ovinos y no una cruce con cabras la proporcionó el estudio realizado por Cortés y Berruecos (1971), en el cual se logró determinar que el número de cromosomas de la Pelibuey es de 54, mismo número reportado para la especie ovina.

La primera descripción fenotípica de la raza fue realizada por Ruz (1966), basándose principalmente en medidas zoométricas. La descripción fenotípica de la raza Pelibuey fue ampliada posteriormente (Berruecos *et al.*, 1975). Al mismo tiempo, las investigaciones sobre la oveja Pelibuey se multiplicaron de manera impresionante, tratando diversos tópicos entre los que destacan las características fenotípicas, requerimientos nutricionales, desempeño productivo, rendimiento y composición de la canal, características reproductivas, resistencia a parásitos y



presencia de enfermedades, etc. Actualmente, la oveja Pelibuey sigue siendo una de las razas más utilizadas por los investigadores para estudiar características productivas en condiciones de pastoreo y estabulación, su capacidad reproductiva a lo largo del año, así como su resistencia a parásitos gastroentéricos.

#### **4.1.6 Características físicas de la raza**

Las primeras descripciones fenotípicas, muestran que la oveja Pelibuey tenía un peso adulto aproximado de 50 kg en los machos y entre 30 y 40 kg en las hembras, la altura a la cruz oscilaba entre los 64 y 78.6 cm en los machos y 59 y 66.8 cm en las hembras, el color que presentaban podía ser sólido con tonalidades que iban desde el rojo hasta el blanco o moteado y a veces presentaban manchas de color negro. También se hace referencia a la presencia de fibras de lana y ausencia de cuernos (Ruz, 1963; Ruz, 1966; Berruecos *et al.*, 1975). En la actualidad, es el Organismo de la Unidad Nacional de Ovinocultores (UNO) quien establece las características que los individuos de la raza deben presentar para que sean aceptados en los libros de registro genealógico. Dichas características son muy similares a las de las primeras descripciones fenotípicas de la raza.

En los últimos años, se han realizado tres estudios en diferentes regiones de México (Romualdo *et al.*, 2004; Vilaboa *et al.*, 2010; Arredondo-Ruiz *et al.*, 2013), que contemplan la evaluación zoométrica de la oveja Pelibuey (Cuadro 1). En ellos se observa de manera general que algunas variables son muy similares a las observadas hace más de 40 años en los primeros rebaños estudiados en el país. Lo anterior indica que, las características fenotípicas de los rebaños actuales no han sido objeto aún de mejoramiento genético intenso por parte del hombre, por lo que más que tratarse de animales productivos, son animales rústicos y resistentes, con una gran adaptabilidad a las condiciones ambientales del país.

**Cuadro 1.** Medidas zoométricas de la oveja Pelibuey observadas en diferentes estudios realizados en México.

Característica	Ruz, 1966		Berruecos <i>et al.</i> , 1975		Romualdo <i>et al.</i> , 2004		Vilaboa <i>et al.</i> , 2010		Arredondo-Ruiz <i>et al.</i> , 2013	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
Peso adulto (kg)	49	35	—	37	49	36	—	41	59	36
Altura a la cruz (cm)	65	66	79	67	65	62	—	65	75	65
Longitud del dorso (cm)	64	56	51	43	—	—	—	64	55	47
Perímetro torácico (cm)	95	87	97	81	84	80	—	81	92	77
Ancho de la grupa (cm)	—	—	—	—	16.4	16.8	—	16.3	20.1	17.6
Largo de la grupa (cm)	—	—	—	—	22.9	21.2	—	19.3	24.1	20.6
Perímetro de la caña (cm)	9.5	7.5	9.1	7.5	8.7	7.6	—	8.7	9.0	7.3

A pesar que México cuenta con una población numerosa de ovinos Pelibuey, en los últimos años la conservación de las líneas puras originales de la raza se ha visto amenazada debido a los cruzamientos indiscriminados con otras razas para incrementar su productividad, principalmente Katahdin, con la cual presenta una alta semejanza física. Esto ha generado la aparición de individuos con un peso exageradamente mayor al reportado inicialmente para la raza. Otro signo de la mezcla con otras razas consiste en la aparición de individuos con manchas negras o con fibras de lana permanentes, características que no forman parte del tipo racial. No existen referencias científicas al respecto; sin embargo, en un artículo técnico se ha tratado de explicar la divergencia actual que sufre la raza Pelibuey en México (De Lucas *et al.*, 2016), los autores mencionan que existen dos tipos de ovejas Pelibuey: a) el “tradicional”, que contempla individuos de tallas pequeñas con cuerpos esbeltos y angulosos y, b) el “nuevo”, que se ha obtenido del cruzamiento con otras razas y ha generado animales de tallas mayores y con masas musculares más grandes.

Los animales del primer tipo muestran una menor productividad y actualmente son los que predominan en las unidades de producción rurales y pequeñas, ubicadas principalmente en las regiones tropicales. Los del segundo grupo, son de aparición reciente y se han desarrollado generalmente en manejo intensivo por productores, por lo que muestran mayores tallas y pesos y son comercializados como pie de cría.

#### 4.1.7 Parámetros productivos

La Pelibuey es tal vez la raza ovina más estudiada en México. No obstante que existen numerosos estudios que se han enfocado a la estimación de sus parámetros productivos, los resultados muestran una variabilidad, producto de las condiciones heterogéneas de los sistemas de producción (Cuadro 2). De esta manera, los pesos al nacimiento oscilan entre 2.5 y 3.4 kg en partos simples, siendo menores en los partos múltiples. Los pesos al destete están influenciados principalmente por la edad en la que este ocurre (generalmente entre los 60 y los 90 días) y van de los 11 a los 16 kg. Las ganancias de pesos durante la lactancia y después del destete también se muestran variables, pues ambas dependen del manejo tanto de la madre como de la cría. Asimismo, los índices de mortalidad también muestran diferencias entre las unidades productivas y están determinados principalmente por el sistema de producción, siendo en los extensivos donde ocurren las mayores pérdidas.

**Cuadro 2.** Algunos parámetros productivos más representativos observados en estudios realizados en diferentes partes de México.

Variable	Valencia <i>et al.</i> , 1974	Segura <i>et al.</i> , 1996	Macedo y Alvarado, 2005	Hinojosa- Cuellar <i>et al.</i> , 2009	Quiroz <i>et al.</i> , 2012
Peso al nacer (kg)	2.8	3.45	—	2.84	2.55
Peso al destete (kg)	16.14	11.49	—	14.96	12.77
GDP durante la lactancia (g)	148.22	89.33	—	139.4	170.33
GDP postdestete (g)	157.66	—	—	—	199.25
Tasa de corderos nacidos	—	1.14	1.55	—	—
Tasa de corderos destetados	—	0.99	1.22	—	—
Mortalidad (%)	—	15.1	7–41	—	—

En el caso de los ovinos Pelibuey para pie de cría, los datos más representativos son proporcionados por la UNO (2016) a través de las evaluaciones genéticas, como parte del catálogo de sementales de alto valor genético. En este documento se incluyen registros en los libros genealógicos de 18,201 individuos de la raza y se establece que los pesos al nacer y al destete a los 75 días son de 2.9 y 17.4 kg,

respectivamente. Asimismo, las ganancias diarias de peso (GDP) durante la lactancia y entre el día 75 y 150 corresponden a 193 y 198 g, respectivamente. Finalmente, el número de corderos vivos por parto es de aproximadamente 1.8. Se debe recordar que los ovinos destinados para pie de cría generalmente son producidos en el sistema intensivo, con un mejor manejo y alimentación. Además, se trata de información más confiable debido al número de observaciones incluidas en el análisis.

#### 4.1.8 Parámetros reproductivos

En el Cuadro 3 pueden observarse algunos de los parámetros reproductivos más representativos en algunos estudios realizados en México.

**Cuadro 3.** Algunos parámetros reproductivos más representativos observados en estudios realizados en diferentes partes de México.

Variables	Galina <i>et al.</i> , 1996	Segura <i>et al.</i> , 1996	Arroyo <i>et al.</i> , 2007	Magaña- Monforte <i>et al.</i> , 2013	Roldán- Roldán <i>et al.</i> , 2016
Edad a la pubertad (días)	—	—	—	—	230–239
Peso a la pubertad (kg)	—	24.3	—	—	25–29
Edad al primer parto (días)	447	—	—	477	—
Fertilidad (%)	92	80.4	—	—	—
Prolificidad	1.55	1.23	—	1.41	—
Intervalo entre partos (días)	254	—	—	255.9	—
Actividad reproductiva mensual (%)	—	—	66.6–100	—	—

En términos generales, las ovejas Pelibuey alcanzan la pubertad aproximadamente a los 230 días, cuando exhiben un peso corporal de 25 kg (Segura *et al.*, 1996; Roldán-Roldán *et al.*, 2016). Lo anterior concuerda con lo observado por Zavala *et al.* (2008) quienes reportaron que la oveja Pelibuey alcanza la pubertad a los 231.8 días, cuando cuenta con un peso de 27.6 kg. La edad al primer parto es un parámetro que guarda una relación muy estrecha con la llegada a la pubertad. En los estudios consultados se ubicó en el intervalo de 447-477 días (Galina *et al.*,

1996; Magaña-Monforte *et al.*, 2013). Una de las principales características de la oveja Pelibuey es su alta fertilidad, lo cual se puede apreciar en el Cuadro 3, con valores superiores al 80%. En el caso de la prolificidad, los valores varían entre 1.2 y 1.5, aunque es importante mencionar que, con una manipulación de la alimentación durante la época de empadre, es posible incrementarla. Asimismo, se han reportado rebaños que han sido seleccionados para una prolificidad alta (2.18) y una distribución de partos simples, dobles y triples de 15%, 51% y 34%, respectivamente (Macedo y Arredondo, 2008), aunque no se determinó el efecto del flushing sobre la prolificidad durante el empadre. Las técnicas moleculares también se han comenzado a utilizar para tratar de elucidar los mecanismos que causan la prolificidad en la raza Pelibuey. En un estudio en el que se evaluaron los polimorfismos presentes en el gen de la proteína morfogénica ósea-15 (BMP15), se observó que los polimorfismos  $FecX^G$  y  $FecX^L$ , se asocian con un mayor número de partos dobles (Argüello-Hernández *et al.*, 2014), lo cual abre la posibilidad de comenzar a realizar una selección asistida por marcadores para esta característica.

Una de las características reproductivas que más llaman la atención de la oveja Pelibuey es su actividad reproductiva a lo largo del año. Es ampliamente aceptado que la oveja Pelibuey muestra una estacionalidad reproductiva menor que aquellas ovejas que se originaron en latitudes mayores a 35° (Arroyo *et al.*, 2007), e incluso, se han detectado individuos de la misma raza que muestran una actividad reproductiva continua. La presentación de estros a lo largo del año oscila entre el 20% y el 66.6% (González *et al.*, 1992; Valencia *et al.*, 2006; Arroyo *et al.*, 2007). Lo anterior indica que existen algunos individuos que muestran actividad reproductiva sin interrupciones a lo largo del año. Esto abre la posibilidad de obtener líneas genéticas con una mayor cantidad de partos durante la vida productiva de las ovejas.

#### **4.1.9 Situación actual y perspectivas de la oveja Pelibuey en México**

La población de ovinos en México alcanzó los 8.57 millones en 2014 (SIAP, 2016), con una tendencia al alza. En las décadas pasadas, se calculó que los ovinos de pelo representaban el 23% del inventario ovino nacional y se localizaban principalmente en las zonas tropicales (Acero, 2002). En años recientes, se ha observado una participación cada vez mayor de las razas de pelo en la producción nacional (Arteaga, 2007). En lo referente a la oveja Pelibuey, en la década de 1990 se calculó que representaba entre el 90 y 95% de los ovinos de pelo en México (González-Reyna *et al.*, 1991). Actualmente, el 65% de los individuos de la raza Pelibuey se localiza en las zonas tropicales del país (Avendaño *et al.*, 2004), mientras que, el 35% restante se ha diseminado por todo el país. No se tienen datos oficiales, sin embargo, la UNO menciona que la raza Pelibuey es la que tiene más individuos registrados en los libros genealógicos, con un aproximado de 38,000 individuos (Arteaga, 2007). Sin embargo, se debe mencionar que la cantidad de individuos registrados no guarda una relación directa con la población total de individuos de la raza, por lo que es muy importante comenzar a generar este tipo de información para determinar el impacto que tiene la raza en la producción nacional ovina.

La ausencia de información, no permite determinar con precisión la situación actual de la oveja Pelibuey en el país. Es lógico suponer que debido a que es la raza de pelo más numerosa, en el futuro no esté en peligro de desaparecer. Sin embargo, el desarrollo de biotecnologías reproductivas como la inseminación artificial, el flujo intenso de animales reproductores entre las unidades productivas y los cruzamientos indiscriminados con otras razas más comerciales pueden ocasionar una disminución gradual de su diversidad genética y, por lo tanto, de las adaptaciones que la raza desarrolló al ser criada en una gran cantidad de ambientes locales, tales como la reducida estacionalidad reproductiva y rusticidad (Taberlet *et al.*, 2008; Arredondo-Ruiz *et al.*, 2013). Actualmente, en los sistemas de producción se usa como raza materna para la generación de animales más productivos

mediante el cruzamiento con otras razas, pero menos adaptadas a la variabilidad de los ambientes de producción en México, descuidando el material genético original, el cual paulatinamente podría disminuir e incluso desaparecer. Ante esto, es recomendable comenzar a diseñar estrategias de conservación de la raza.

Un paso inicial para la conservación de los recursos genéticos que la Pelibuey representa sería la caracterización de la misma. La FAO (2015) ha propuesto que la caracterización inicialmente debe consistir en una descripción fenotípica de la raza, seguida de una caracterización molecular. No obstante que existen varios estudios relativamente recientes que se han enfocado en el fenotipo de la raza (Romualdo *et al.*, 2004; Vilaboa *et al.*, 2010; Arredondo-Ruiz *et al.*, 2013), a la fecha no existe una caracterización genotípica.

#### **4.1.10 Conclusión**

En cuanto a su origen, posiblemente el Pelibuey mexicano proviene del Pelibuey cubano, mientras que el origen de este último no se ha establecido con certeza. Independientemente del lugar donde provengan los ancestros de la oveja Pelibuey, se puede presumir un origen africano. Aún no se determina con exactitud cuándo ingresó a México; sin embargo, a partir de 1963 ha sido la raza más estudiada. Actualmente, la conservación de las líneas puras originales de la raza peligra debido al cruzamiento indiscriminado con otras razas. La conservación del material genético de la raza es imprescindible en la búsqueda de una producción sostenible, no se debe olvidar que dicha raza ha presentado una gran adaptabilidad a los diferentes ambientes locales. Los sistemas de producción actuales contemplan el cruzamiento como una herramienta para incrementar la productividad mediante heterosis. Una parte fundamental de los cruzamientos lo representa la conservación de las razas puras. Esta es una tarea de la UNO, quien es el organismo que establece los lineamientos para incluir a los individuos en los libros de registro genealógico. Hasta ahora, la selección de individuos de la raza se ha basado casi exclusivamente en las características fenotípicas, lo cual evidencia la necesidad de

utilizar criterios de selección más objetivos, por ejemplo, los marcadores moleculares, los que permitirán una selección más objetiva de los individuos característicos de la raza.

#### **4.2 Importancia de la conservación de la diversidad genética en la oveja Pelibuey**

La **diversidad genética** se define como la cantidad total de polimorfismos de un *locus* que se presentan entre los individuos de una población o un conjunto de poblaciones (Gregorius, 1978). Dicho en otras palabras, la diversidad genética constituye el acervo de las formas alternativas en que se pueden manifestar los genes o alelos localizados en un *locus* en particular. Desde un punto de vista funcional, la diversidad genética puede clasificarse como neutra, nociva o adaptativa (Hedrick, 2001).

Otro concepto estrechamente ligado al anterior es la **variabilidad genética**, la cual puede ser definida como la frecuencia con la que se presentan los diferentes polimorfismos de un *locus* en los individuos de una población o de un conjunto de poblaciones (Frankham *et al.*, 2002). Dentro de una población, no todos los polimorfismos que comprenden la diversidad genética se expresan en la misma forma, siempre habrá algunas variantes que se expresan más que otras; en la mayoría de los casos, este proceso está determinado por la habilidad que proporcionan las diferentes variantes para sobrevivir en un ambiente determinado. La variabilidad genética permite la evolución de las poblaciones, ya que, en cada generación, solo algunos individuos sobreviven y se reproducen transmitiendo ciertas características particulares a su descendencia.

La importancia de la diversidad y la variabilidad genética radica en que cada una de las variantes que presenta el material genético de un individuo o una raza, representa una respuesta a las variaciones ambientales. Una variabilidad genética grande dentro de una población ofrece más posibilidades de que al menos uno de los individuos tenga una variante alélica que le confiera una mejor adaptación a un



nuevo ambiente y, por lo tanto, más posibilidades de sobrevivir y reproducirse, produciendo descendencia con dicha variante, la cual permanecerá en la población en las siguientes generaciones. La habilidad de sobrevivir en un ambiente desfavorable es menor cuando la diversidad genética de la población disminuye.

El problema de la pérdida de la diversidad genética en las especies domésticas está plenamente reconocido. Actualmente, existe un fenómeno en la ganadería mundial, caracterizado por la sustitución de las razas locales de todo el mundo por unas cuantas razas más productivas (Taberlet *et al.*, 2008; FAO, 2015). El Pelibuey mexicano no ha escapado al este fenómeno. En años recientes, se ha detectado una disminución significativa de los rebaños puros de Pelibuey, debido a que éstos han sufrido un cruzamiento indiscriminado con machos de otras razas, con la finalidad de obtener animales más productivos. Originalmente, los individuos de la raza Pelibuey se caracterizaron por ser pequeños y de cuerpos angulosos. Si bien, no eran animales altamente productivos, desde su introducción a México mostraron una gran capacidad para adaptarse a las diferentes regiones agroecológicas del país. En los últimos años, se han comenzado a observar individuos con tallas y masas musculares grandes, obtenidos a partir del cruzamiento con otras razas más productivas como la Katahdin y la Dorper (Arredondo-Ruiz *et al.*, 2012; De Lucas *et al.*, 2016). Estos últimos animales son más productivos debido a la heterosis, a la selección que han sufrido y a que han adaptado a los sistemas de manejo intensivos. Sin embargo, a medida que se han hecho más productivos, han perdido mucha de la rusticidad y resistencia que son características de la raza, lo cual puede ser atribuido a la erosión genética por cruzamientos con otras razas. Asimismo, las biotecnologías reproductivas como la inseminación artificial han acelerado la pérdida de la diversidad genética dentro de la raza ya que el semen utilizado en la técnica proviene de unos cuantos sementales los cuales han sido seleccionados con base en criterios productivos y reproductivos, principalmente. Asociaciones como el Organismo de la Unidad Nacional de Ovinocultores (UNO) han reconocido el riesgo en que se encuentra la oveja Pelibuey debido a que en los últimos años se

ha observado una disminución importante de los rebaños puros de la raza, así como el registro de individuos de la raza en los libros genealógicos. Dentro de las medidas que la UNO propone para la conservación de la raza, destaca la caracterización genética mediante marcadores moleculares.

#### **4.3 Estudios de caracterización genética**

Los estudios de caracterización genética en animales silvestres y domésticos han cobrado relevancia en los últimos años debido a que existen muchas especies y razas de animales domésticos que están en peligro de extinción (Hanotte and Jialin, 2005), por lo que se requiere de la participación de los humanos para garantizar el mantenimiento de la biodiversidad (Frankham *et al.*, 2002). En el caso particular de los animales domésticos, la FAO (2011, 2015) ha establecido que el primer paso para la conservación de los recursos genéticos animales es la caracterización de los mismos. El paso anterior consiste en evaluar de manera integral las razas (Hanotte y Jianlin, 2005), incluyendo sus características morfológicas, distribución geográfica, estimación del número de individuos que la conforman, identificación de las poblaciones con mayor diversidad genética o aquellas que han sufrido erosión genética con otras razas, su valor biológico y su uso potencial en los programas de mejoramiento genético. La información obtenida se utiliza para establecer prioridades y de esta manera guiar el proceso de conservación. En general, las poblaciones que se prefiere conservar son aquellas que contribuyen con la mayor diversidad genética dentro de la raza.

##### **4.3.1 Medidas utilizadas en los estudios de caracterización genética**

La caracterización genética de las poblaciones se basa en varias medidas que miden:

- a) **La diversidad genética dentro de la población o dentro de la raza.** Se basa en el cálculo de diversos parámetros como el número medio de alelos o riqueza alélica, proporción de *loci* polimórficos, heterocigosidad observada y

heterocigosidad esperada (FAO, 2015). Ciertas alteraciones en dichas medidas pueden resultar de importancia práctica. Por ejemplo, una heterocigosidad esperada reducida puede asociarse a un efecto mayor de la deriva génica sobre la población (FAO, 2011). Asimismo, las diferencias entre la heterocigosidad observada y esperada, así como la desviación en el equilibrio de Hardy-Weinberg pueden indicar apareamientos no aleatorios dentro de la población, lo cual se puede comprobar mediante la determinación del índice de fijación dentro de la raza (FIS; FAO, 2011). Se ha establecido que la diversidad dentro de las poblaciones contribuye con 50-90% de la diversidad total de la raza estudiada (FAO, 2011).

- b) **La diversidad genética entre poblaciones o entre razas.** El parámetro más usado para evaluar la distribución de la diversidad genética entre poblaciones o razas es el índice de diferenciación (FST). Este parámetro permite medir el grado de diferenciación genética a través del cálculo de las varianzas estandarizadas de las frecuencias alélicas entre los diferentes pares de poblaciones o razas dentro de la población total (FAO, 2015). Además del FST, se pueden utilizar varias medidas de distancia genética entre poblaciones o razas, las cuales miden la divergencia genética entre ellas. Las distancias genéticas más utilizadas en los estudios de diversidad genética en animales domésticos son la distancia estándar de Nei ( $D_S$ ), la distancia Cavalli-Sforza modificada ( $D_A$ ) y la distancia de Reynolds (DR) (FAO, 2011). Aunque la  $D_S$  es la medida más utilizada, la  $D_A$  se recomienda en las poblaciones agropecuarias típicas de los países en desarrollo, las cuales se encuentran estrechamente relacionadas y tienen como principal factor de diferenciación la deriva génica (FAO, 2015). La DR, en cambio, se basa en los valores de FST y se recomienda en eventos de divergencia recientes, los cuales se pueden aplicar a las poblaciones de animales domésticos (FAO, 2011).

Por mucho tiempo las relaciones entre poblaciones se evaluaron mediante la estimación de distancias genéticas y la construcción de dendrogramas a partir

de estas para inferir de manera visual las relaciones genéticas (FAO, 2011). Sin embargo, el principal problema asociado a este tipo de análisis radica en que únicamente considera la divergencia de los linajes, pero no la posibilidad de que estos se puedan mezclar entre ellos (FAO, 2015), lo cual generalmente no se aplica en los animales domésticos. Por lo tanto, en los últimos años existe una tendencia para sustituir estos métodos por otros como el análisis multivariado que incluye entre otros al análisis de varianza molecular (AMOVA) y el análisis factorial de correspondencia (AFC) y los métodos de agrupamiento bayesianos (Bertorelle *et al.*, 2004). Actualmente, éstos últimos son los más aplicados y se basan en modelos desarrollados por Pritchard *et al.* (2000), los cuales utilizan Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) para inferir las poblaciones ancestrales que dieron origen a la población estudiada, y posteriormente, asignar los individuos a cada una de ellas.

Una vez obtenidos los resultados, existe la disyuntiva sobre si debe dar prioridad a la diversidad genética dentro de la población o raza o a la diversidad genética entre poblaciones o razas. Si el criterio de conservación es seleccionar a aquellas poblaciones que muestran una mayor diversidad genética a su interior, se favorecerá a las poblaciones más numerosas y, por lo tanto, menos amenazadas. Por el contrario, un mayor énfasis en la variación entre poblaciones implica ignorar la mayor parte de la diversidad global (Toro y Caballero, 2005). Existen algunos autores que recomiendan dar mayor peso a la diversidad genética entre poblaciones debido a que la mayoría de las características de interés económico o genes deseables se pueden encontrar fijos o en alta proporción en las poblaciones que los muestran (Piyasatian y Kinghorn, 2003; Reist-Marti *et al.*, 2003). Además, la diversidad entre razas también es muy importante en los programas de cruzamientos que de manera común se llevan a cabo en los animales domésticos, o bien, en aquellos casos en los que se busca la introgresión de genes de importancia económica o biológica. Por el contrario, la diversidad dentro de la población será más importante cuando se busque la creación de una raza pura

capaz de adaptarse a las variaciones ambientales (Notter, 1999). En este último caso, se debe buscar maximizar la diversidad genética dentro de la población evitando la endogamia.

#### **4.3.2 Principales marcadores moleculares utilizados en los estudios de caracterización genética**

De acuerdo a su naturaleza, los marcadores moleculares aportan diferentes tipos de información. Los polimorfismos basados en proteínas fueron los primeros marcadores moleculares utilizados en las especies domésticas. Sin embargo, tienen la desventaja de tener un polimorfismo bajo, lo cual limita su uso en los estudios de diversidad genética. Actualmente, con el desarrollo de la técnica de PCR, los marcadores moleculares de ADN han pasado a ser los de elección en los estudios de diversidad genética (FAO, 2015). Los más utilizados son los de ADN nuclear, aunque también se utilizan los de ADN mitocondrial. Los marcadores de ADN más utilizados en los estudios de diversidad genética en animales domésticos son:

a) **Microsatélites.** En los últimos años fueron los marcadores de ADN más utilizados en los estudios de diversidad genética en los animales domésticos. Los microsatélites son secuencias repetidas de 1 a 6 pares de bases que se localizan en el ADN no codificante, por lo que se consideran marcadores neutrales. Son marcadores codominantes que muestran una herencia mendeliana y alta tasa de mutación. Los polimorfismos de los microsatélites se establecen por la cantidad de repeticiones que muestran a lo largo de su secuencia. En los estudios de caracterización genética con microsatélites, la FAO (2011) recomendó el uso de paneles de 30 microsatélites, los cuales están disponibles para las especies domésticas más importantes. Actualmente, los microsatélites han entrado en una etapa de desuso debido a que no son representativos de todo el genoma y existe baja reproductibilidad entre laboratorios. Sin embargo, aún se siguen utilizando de manera frecuente en los países en desarrollo.

b) **Polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs).** La secuenciación del genoma de las especies domésticas ha permitido el desarrollo de estos nuevos marcadores, los cuales están sustituyendo de manera acelerada a los microsatélites. Un SNP es una variación en una secuencia específica de ADN que tiene una sola ubicación en el genoma de una especie o raza y que se produce por el cambio de un nucleótido. Los SNPs generalmente son bialélicos y se encuentran distribuidos de manera uniforme a lo largo del genoma (un SNP cada 100-300 pb), por lo que pueden proporcionar diversidad genética neutra o funcional, obteniendo con ello un análisis más detallado de la diversidad.

Actualmente, se cuenta con plataformas de alta densidad que incluyen desde decenas a cientos de miles de SNPs, o bien, cada vez son más frecuentes las plataformas de baja densidad con cientos o miles de SNPs cuyos resultados muestran una alta correlación con los obtenidos en los análisis de las plataformas de alta densidad, abriendo con ello la posibilidad de caracterizar poblaciones a un menor costo. Una de las principales ventajas de los SNPs es que permiten el análisis de diferentes sitios del genoma que pueden estar vinculados a características de interés económico, abriendo con ello la posibilidad de realizar la selección asistida por marcadores. Sin embargo, presentan como desventajas el costo elevado de los equipos que se requieren para analizarlos, la gran cantidad de información que generan que debe ser procesada, por lo que existen mayores requerimientos de infraestructura informática y recursos humanos capacitados para el manejo de la misma (FAO, 2015). Otras desventajas inherentes a los marcadores radican en el hecho de que las diferentes plataformas se han generado en razas transfronterizas e internacionales de alto valor comercial, por lo que su uso en las razas locales no necesariamente arrojará resultados apegados a las variaciones en el genoma. Muchos de los marcadores polimórficos en las razas transfronterizas o internacionales pueden ser monomórficos en las razas locales (FAO, 2015), por lo que puede subestimarse su diversidad genética.

- c) **ADN mitocondrial.** La secuenciación de fragmentos de ADN representan el marcador de elección para la identificación de ancestros silvestres, estudios de domesticación y rutas de colonización de las diferentes especies o razas de animales domésticos (Bruford *et al.*, 2003; Groeneveld *et al.*, 2010). Lo anterior se debe a que la segregación de linajes obedece únicamente a la herencia materna. Entre los fragmentos de ADN mitocondrial más estudiados se encuentran la región control de la mitocondria (D-loop) y el gen de la citocromo B. Con el desarrollo en la técnica de secuenciación, cada vez son más frecuentes en las especies domésticas los estudios que contemplan el mitogenoma, lo cual permite establecer relaciones filogenéticas más fieles entre las poblaciones analizadas.
- d) **Marcadores del cromosoma Y.** Se han incluido microsatélites y SNPs, los cuales muestran una herencia paterna. Al igual que el ADN mitocondrial, los marcadores del cromosoma Y son específicos del macho por lo que se han utilizado en los estudios de linajes paternos, de domesticación y de formación de razas.
- e) **Variaciones en el número de copias (CNV).** Los estudios del genoma humano han permitido establecer que existe cierta relación entre el fenotipo y la variación en el número de ciertos segmentos cromosómicos. Se piensa que el análisis de estas regiones puede aportar datos valiosos en los estudios de diversidad genética en las especies domésticas (FAO, 2015). Sin embargo, el dilucidar las relaciones implicará la secuenciación de fragmentos de ADN identificados después de realizar la secuenciación del genoma entero en una especie en particular.
- f) **Secuenciación del genoma.** Se espera que, en el mediano plazo, los análisis de diversidad genética se basen en la secuenciación del genoma. Lo anterior implicará la vinculación plena de los marcadores con características de importancia económica o biológica. Los análisis permitirán determinar si la diversidad observada es neutra y se ha debido a la deriva génica o si es funcional

y proviene de la selección (FAO, 2011; FAO, 2015). Lo anterior permitirá establecer decisiones prioritarias sobre la conservación de las poblaciones. Lo anterior, requerirá del desarrollo de programas computacionales para analizar la información.

### **4.3.3 Estudios de caracterización genética en la oveja Pelibuey**

Desde 1963, cuando se desarrollaron en el país los primeros estudios de la raza Pelibuey, ésta ha sido objeto de una gran cantidad de análisis genéticos que se han limitado a determinar parámetros con base en sus características productivas, reproductivas y zootécnicas. Sin embargo, en el aspecto molecular los antecedentes sólo incluyen la realización de cariotipo de la raza (Cortés y Berruecos, 1971) y la determinación de los grupos sanguíneos solubles (Guzmán *et al.*, 1982). De manera más reciente, se han utilizado marcadores de ADN.

Los estudios con marcadores de ADN son escasos e incluyen estudios con técnicas como Polimorfismo del Fragmento Largo de Restricción (RFLP, por sus siglas en inglés), secuenciación de fragmentos de ADN mitocondrial, y el uso de microsatélites y de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs).

El análisis del ADN mitocondrial podría ayudar en el establecimiento de linajes y filogenias más precisos en la raza Pelibuey. En un estudio en el que se incluyeron 8 individuos de Pelibuey mexicano, se amplificó y secuenció a través de la técnica PCR-RFLP, un fragmento de ADN mitocondrial de 1,246 pares de bases que corresponden al gen citocromo C oxidasa subunidad I (Ulloa-Arvizu *et al.*, 2009). Se observó que todos los individuos de la raza Pelibuey pertenecen al haplogrupo B, el cual se considera que es de origen europeo. Este resultado concuerda con lo observado por Álvarez *et al.* (2012b), quienes, al amplificar un fragmento de ADN mitocondrial de 1, 246 pares de bases en 9 individuos de un rebaño de Pelibuey de Querétaro, México, encontraron que todos pertenecen al haplogrupo B.

A pesar de que en años pasados los microsatélites fueron los marcadores de ADN más utilizados en la caracterización genética de diversas razas ovinas, su uso en la



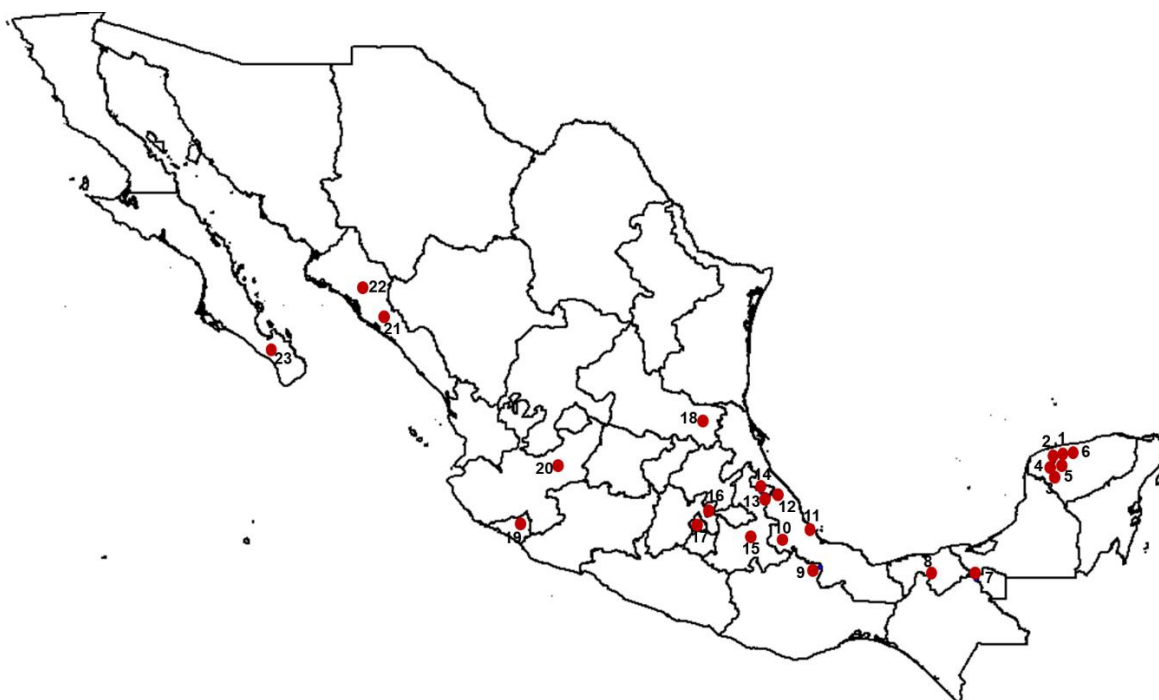
raza Pelibuey ha sido limitado. López (2004) estudió un panel de microsatélites para analizar la diversidad genética de diversas razas de ovinos en México (incluida la raza Pelibuey), en rebaños del valle de México. Encontró que la heterocigosidad observada y esperada en 25 individuos de Pelibuey fue de 0.817 y 0.456, respectivamente. El bajo valor de heterocigosidad observada fue apoyado por el alto valor de FIS (0.327), lo cual indica que dentro del rebaño hubo un alto nivel de consanguinidad. En otro estudio, se analizaron 26 individuos de un rebaño de Pelibuey localizado en Querétaro, México, a través de 26 marcadores microsatélites (Álvarez *et al.*, 2012a), se observaron valores para la heterocigosidades observada y esperada de 0.652 y 0.659, respectivamente, así como un FIS de 0.012 y un número de alelos por *locus* analizado de 5.5. En Colombia, Ocampo *et al.* (2016) obtuvieron diferentes valores para número promedio de alelos (6), número efectivo de alelos (3.67), heterocigosidad observada (0.72), heterocigosidad esperada (0.71) y FIS (0.02) en 26 individuos de Pelibuey analizados mediante 11 marcadores microsatélites. Analizando el conjunto de resultados, se puede concluir que los pocos estudios con microsatélites que se han desarrollado en la raza Pelibuey únicamente han incluido individuos de un solo rebaño, lo cual no da un panorama preciso sobre la situación de la raza.

Actualmente, el uso de marcadores moleculares en la raza Pelibuey se ha orientado hacia la identificación de individuos con características productivas. Mediante polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) se han estudiado los genes GDF9 y BMP15, los cuales están asociados a la prolificidad (Argüello-Hernández *et al.*, 2014; Escobar-Chaparro *et al.*, 2017). Aunque son pocos los estudios realizados con esta técnica en la raza Pelibuey, los resultados hacia la identificación de individuos prolíficos se muestran prometedores.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Muestreo

Se recolectaron 119 muestras de sangre de oveja Pelibuey que incluyeron 23 rebaños nacionales y un rebaño cubano. Los rebaños nacionales incluidos en el estudio se localizaron en 12 de los 32 estados que conforman México, predominantemente en las zonas agroecológicas correspondientes a trópico húmedo, trópico seco y la región montañosa de la zona central (Améndola *et al.*, 2005). En la Figura 1, se pueden apreciar los sitios de muestreo de los rebaños de oveja Pelibuey a lo largo del territorio nacional.



**Figura 1.** Localización de los rebaños de oveja Pelibuey nacionales que fueron incluidos en el estudio. 1. INIFAP Mocochoá (IN-MOC), 2. Rancho San Alberto, 3. Rancho Garrido, 4. Rancho Belbesah, 5. Rancho Libertad, 6. Instituto Tecnológico de Conkal, 7. Rancho Jalapa, 8. Rancho El Porvenir, 9. Universidad del Papaloapan, 10. Colegio de Postgraduados Campus Córdoba (COLPOS-COR), 11. Universidad Veracruzana (UV), 12. Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT)-UNAM, 13. INIFAP Las Margaritas (IN-MAR). 14.

Rancho El Paraíso, 15. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP), 16. Colegio de Postgraduados Campus Texcoco, 17. Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal (CEPIPSA)-UNAM, 18. Rancho Santa Anita, 19. Universidad de Colima (UCOL), 20. Posta El Cuatro, 21. Finca El Cielo, 22. Rancho La Fama, 23. Rancho El Carrizal y 24. Cuba.

De los 24 rebaños muestreados, 11 correspondieron a universidades y centros de investigación, los 13 restantes a productores particulares (Cuadro 4). Todos los rebaños incluidos en el estudio fueron manejados de acuerdo a los lineamientos del Subcomité Interno para el Cuidado y Uso de los Animales de Experimentación (SICUAE) de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM. Los rebaños pertenecientes al INIFAP Mochochá (IN-MOC) e INIFAP Margaritas (IN-MAR) fueron considerados como las poblaciones nacionales de referencia debido a que fueron los primeros que se establecieron en México y a que su manejo se ha basado en la conservación de la raza. Asimismo, han servido como base para la formación de otros rebaños nacionales.

Los criterios para incluir a los animales en el muestreo fueron los siguientes: que tuvieran una apariencia externa característica de la oveja Pelibuey y que fueran hembras, clínicamente sanas y no emparentadas entre sí.

Siguiendo con las recomendaciones de la FAO (2011), en el análisis se incluyeron cinco individuos de cada rebaño. Debido a que el ADN de algunas muestras se degradó, en dos rebaños (Rancho Jalapa y Rancho El Carrizal) únicamente se incluyeron cuatro muestras.

Las muestras de sangre (6 mL) se obtuvieron mediante venopunción de la yugular, en tubos Vacutainer® con EDTA como anticoagulante y fueron identificadas al momento del muestreo. Las muestras fueron almacenadas a -80°C hasta su procesamiento y análisis.

## 5.2 Extracción de ADN

El aislamiento de ADN se llevó a cabo usando el protocolo de Bailes *et al.* (2007), el cual fue modificado para sangre de ovino por Roldán (2015). El protocolo original contempla la utilización de STM (64 mM de Sacarosa, 20 mM de Tris Cl, pH 7.5, 10 mM de MgCl<sup>2</sup> y 0.5% de Tritón X-100) y TEN+Proteinasa (10mM de Tris-Cl, pH 8.0, 1 mM EDTA, 10 mM de NaCl, 100 µg/mL de Proteinasa K; Sigma-Aldrich, St. Louis, MO).

**Cuadro 4.** Nombre de los rebaños de Pelibuey muestreados, número de muestras por rebaño y localización.

Nombre de la Unidad Productiva	n	Municipio	Estado, País
1. INIFAP Mococho <sup>a</sup>	5	Mococho	Yucatán, México
2. Rancho San Alberto <sup>b</sup>	5	Umán	Yucatán, Mexico
3. Rancho Garrido <sup>b</sup>	5	Muna	Yucatán, Mexico
4. Rancho Belbesah <sup>b</sup>	5	Chochola	Yucatán, México
5. Rancho Libertad <sup>b</sup>	5	Timucuy	Yucatán, México
6. I. Tecnológico de Conkal <sup>a</sup>	5	Conkal	Yucatán, México
7. Rancho Jalapa <sup>b</sup>	4	Emiliano Zapata	Tabasco, México
8. El Porvenir <sup>b</sup>	5	Tabasco	Tabasco, México
9. Universidad del Papaloapan <sup>a</sup>	5	Loma Bonita	Oaxaca, México
10. COLPOS Córdoba <sup>a</sup>	4	Córdoba	Veracruz, México
11. Universidad Veracruzana <sup>a</sup>	5	Veracruz	Veracruz, Mexico
12. CEIEGT <sup>a</sup>	5	Martínez de la Torre	Veracruz, México
13. INIFAP Las Margaritas <sup>a</sup>	5	Hueytamalco	Puebla, México
14. Rancho El Paraíso <sup>b</sup>	5	Hueytamalco	Puebla, México
15. BUAP <sup>a</sup>	5	Tecamachalco	Puebla, Mexico
16. COLPOS Texcoco <sup>a</sup>	5	Texcoco	Estado de México, México
17. CEPIPSA <sup>a</sup>	5	Tlalpan	Ciudad de México, México
18. Santa Anita <sup>b</sup>	4	Ciudad Valles	San Luis Potosí, México
19. Universidad de Colima <sup>a</sup>	5	Colima	Colima, México
20. Posta El Cuatro <sup>b</sup>	6	Tepatitlán	Jalisco
21. Finca El Cielo <sup>b</sup>	5	Culiacán	Sinaloa, México
22. Rancho La Fama <sup>b</sup>	5	Mocorito	Sinaloa, México
23. Rancho El Carrizal <sup>b</sup>	5	La Paz	Baja California Sur, México
24. Cuba <sup>b</sup>	5	Loma de Cotorro	La Habana, Cuba

<sup>a</sup>= Universidades e Institutos de Investigación, <sup>b</sup>= Productores particulares.

INIFAP=Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, COLPOS= Colegio de Postgraduados, Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT)-UNAM, BUAP=Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal (CEPIPSA)-UNAM.

Se colocaron 800  $\mu$ L de STM frío en un microtubo de 1.5 mL, se agregaron 200  $\mu$ L de sangre descongelada, se mezcló por inversión manual 8 veces, se centrifugó a 1,000 Xg durante 5 minutos y se eliminó el sobrenadante. Los pellets ubicados en el fondo de los tubos se resuspendieron nuevamente en 800  $\mu$ L de STM frío y se despegaron con golpes suaves. Los tubos nuevamente fueron centrifugados a 1,000 xg por 5 minutos y se eliminó el sobrenadante. Los pellets resultantes se resuspendieron en 200  $\mu$ L de TEN+Proteínasa K, se despegaron de la pared con golpes suaves y fueron incubados a 37°C por 1.5 horas, mezclando por inversión manual cada 10 minutos para disolver los botones. Finalmente, los tubos fueron incubados a 65°C por 20 minutos para inactivar la proteínasa K.

Los aislamientos fueron evaluados para determinar su rendimiento y pureza por medio de espectrofotometría (NanoDrop Thermo Scientific, Wilmington, DE). Los resultados obtenidos fueron corroborados mediante la elaboración de un gel de agarosa al 0.8%, utilizando 10  $\mu$ L del ADN extraído. El ADN obtenido se almacenó a -80°C hasta su uso en la técnica de PCR.

### **5.3 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR)**

Inicialmente se realizó una revisión de literatura para identificar los iniciadores más utilizados en estudios de caracterización genética en ovinos. Posteriormente, se probaron los iniciadores, comenzando con los utilizados con mayor frecuencia, para determinar si existía amplificación. Se seleccionaron los iniciadores OarCP34, OarFCB304, OarJMP29, OarJMP58, DYMS1, ILSTS5, SRCRSP5, SRCRSP9 y MAF33. Todos los iniciadores seleccionados forman parte de un panel recomendado por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación para realizar estudios de caracterización genética en ovinos (FAO, 2011). La información referente a los iniciadores empleados en este estudio se muestra en el Cuadro 5.

Las concentraciones, ciclos de tiempo y temperatura se estandarizaron de acuerdo a lo recomendado por la Sociedad Internacional de Genética Animal y la FAO (ISAG,

2002; FAO, 2011). Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un volumen final de 25  $\mu$ L y consistieron de 100 ng de ADN genómico (2  $\mu$ L), 0.2  $\mu$ M de cada uno de los iniciadores (Forward y Reverse; 0.5  $\mu$ L), 200  $\mu$ M de cada dNTP (2.5  $\mu$ L), 2.5 mM de  $MgCl_2^+$  (0.5  $\mu$ L), 1.25 U de taq polimerasa (0.25  $\mu$ L), amortiguador para PCR 1X (2.5  $\mu$ L) y 16.25  $\mu$ L de agua estéril.

**Cuadro 5.** Microsatélites que se utilizaron en la caracterización genética de la oveja Pelibuey (FAO, 2011).

Iniciador	Secuencia (5'-3')	Rango de alelos	Ta (°C)	Núm. Crom.
OarCP 34	F: GCTGAACAATGTGATATGTTTCAGG R: GGGACAATACTGTCTTAGATGCTGC	95-140	58	3
OarFCB304	F: CCCTAGGAGCTTTCAATAAAGAATCGG R: CGCTGCTGTCAACTGGGTCAGGG	140-200	58	19
OarJMP29	F: GTATACACGTGGACACCGCTTTGTAC R: GAAGTGGCAAGATTCAGAGGGGAAG	110-180	56	24
OarJMP58	F: GAAGTCATTGAGGGGTCGCTAACC R: CTTTCATGTTTCACAGGACTTTCTCTG	130-200	58	26
DYMS1	F: AACAAACATCAAACAGTAAGAG R: CATAGTAACAGATCTTCCTACA	150-225	58	20
ILSTS5	F: GGAAGCAATGAAATCTATAGCC R: TGTTCTGTGAGTTTGTAAGC	180-275	58	7
SRCRSP5	F: GGACTCTACCAACTGAGCTACAAG R: GTTTCTTTGAAATGAAGCTAAAGCAATGC	140-200	58	18
SRCRSP9	F: AGAGGATCTGGAAATGGAATC R: GCACTCTTTTCAGCCCTAATG	105-140	58	12
MAF33	F: GATCTTTGTTTCAATCTATTCCAATTTTC R: GATCATCTGAGTGTGAGTATATACAG	115-170	60	9

Ta = Temperatura de alineamiento; Núm. Crom. = Número de cromosoma.

Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un termociclador de la marca Axygene (Axygen Scientific Inc., USA). El protocolo de PCR fue como sigue: un paso inicial de desnaturalización a 95°C por 5 minutos; 35 ciclos con fases de desnaturalización a 94°C por 45 s, alineamiento por 1 m a temperatura variable (Cuadro 5) y extensión a 72°C por 1 m; con un paso de extensión final a 72°C por 10 minutos. Las reacciones de PCR se conservaron a 4°C hasta su análisis.

## 5.4 Electroforesis

Las reacciones de PCR fueron sometidas a electroforesis en geles de poliacrilamida no desnaturizantes al 12%. La electroforesis se llevó a cabo con TBE 0.5% como buffer de corrimiento. Para determinar el tamaño de los fragmentos de ADN, se utilizó un marcador de peso de 25 pb (Invitrogen Life Technologies, Carsbard, USA). Los geles fueron teñidos con bromuro de etidio a una concentración de 0.5  $\mu\text{g}/\text{mL}$  y fodicocumentados en presencia de luz ultravioleta (Kodak Gel Logic 2200 Imaging System). Las imágenes de los geles fueron procesadas mediante el programa MyImageAnalysisSystem™ (Fisher).

## 5.5 Análisis de datos

El número de alelos por *loci* (NA, número total de alelos (TNA), número efectivo de alelos (NE), número medio de alelos (MNA), índice de Shannon (I), heterocigosidad observada (HO) y heterocigosidad esperada (HE) fueron estimados para cada iniciador usando los programas POPGEN v. 1.31 (Yeh *et al.*, 1999) y FSTAT (Goudet, 2001). El contenido de información polimórfica (PIC) fue calculado usando el programa CERVUS v 3.0.7 (Kalinowski *et al.*, 2007).

Se realizaron pruebas exactas para determinar la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) para cada marcador mediante técnicas de simulación Monte Carlo basadas en cadenas de Markov con el programa GENEPOP v 4.7.0 (Raymond and Rousset, 1995; Rousset, 2008).

La estructura genética fue analizada por medio de los estadísticos  $F$ . Los índices de fijación (FIT, FST y FIS) fueron calculados de acuerdo a Weir y Cockerham (1984) usando el programa GENEPOP v 4.7.0. Los estadísticos  $F$  fueron estimados usando 1,000 permutaciones.

Se realizaron análisis de varianza molecular (AMOVA) en los que se asumió que las poblaciones analizadas no tenían estructura poblacional (las 24 poblaciones fueron consideradas como parte de un mismo grupo), o bien, que tenían estructura

poblacional y se consideraron como fuentes de variación la zona geográfica en la que se encuentran los rebaños estudiados (Península de Yucatán, Golfo de México, zona central, pacífico norte y Cuba) o el tipo de unidad productiva (perteneciente a universidades o institutos de investigación). El AMOVA fue implementado en el programa ARLEQUIN v. 3.5.2 (Excoffier and Schneider, 2005) y los niveles de significancia fueron determinados después de 1,000 permutaciones. En la presentación de resultados, se consideró que las ovejas son organismos diploides que en cada locus presentan dos alelos, por lo que el número de datos se duplica (2N).

Para establecer gráficamente las relaciones genéticas entre las poblaciones, se llevó a cabo el análisis factorial de correspondencia de genotipos multilocus individuales usando el módulo "AFC sur populations" del programa GENETIX v. 4.05 (Belkhir *et al.*, 1996-2004).

Para llevar a cabo el análisis filogenético se calcularon las distancias imparciales de Nei (Nei, 1978) a través del programa GENETIX v. 4.05 (Belkhir *et al.*, 1996-2004). Después, la matriz de distancias fue transformada en un dendrograma mediante el método UPGMA usando el programa PHYLIP (Felsenstein, 2005) y visualizado en el programa FIGTREE v 1.3.1 (Rambaut, 2009).

La estructura de la población y el grado de mezcla fueron estimados usando un modelo de agrupamiento bayesiano implementado en el programa STRUCTURE v 2.3 (Pritchard *et al.*, 2000). El análisis llevado a cabo involucró un modelo de mezcla con frecuencias de alelos correlacionadas. Para elegir el número apropiado de clústeres inferidos (K) para modelar los datos, se realizó la inferencia de 2-24 clústeres con 20 corridas independientes en cada uno. Todas las corridas usaron 100,000 iteraciones (burn-in) seguidas por 1,000,000 iteraciones (MCMC). El número más probable de K fue calculado con el algoritmo  $\Delta K$  propuesto por Evanno *et al.* (2005), a través del programa en línea STRUCTURE HARVESTER (Earl and vonHoldt, 2012). Finalmente, los resultados fueron procesados mediante el



programa en línea CLUMPAK (Kopelman *et al.*, 2015) para interpretar las inferencias obtenidas.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Diversidad genética de la población general

Las estadísticas globales generadas con los nueve microsatélites se muestran en el Cuadro 6. Para la población entera de Pelibuey, se detectaron 99 alelos en 119 animales genotipificados con nueve iniciadores microsatélites. Todos los *loci* fueron polimórficos en las poblaciones analizadas. El número de alelos por *loci* varió de 9 (OarCP34, OarFCB304 e ILSTS5) a 14 (OarJMP58). Se observó un número de alelos por *loci* promedio de 10.8. El número efectivo de alelos fue entre 5.31 (OarCP34) a 8.68 (OarJMP58).

La heterocigosidad observada se encontró entre 0.657 (SRCRSP9) y 0.812 (OarFCB304). El promedio de la heterocigosidad observada para la población entera fue 0.726. Por otro lado, la heterocigosidad esperada fue de 0.664 (ILSTS5) a 0.807 (OarJMP29), con un promedio de 0.732.

El contenido de información polimórfica (PIC) para cada marcador, varió de 0.79 (OarCP34) a 0.87 (OarJMP58 y DYMS1), con un promedio global de 0.84. El índice de Shannon se encontró entre 1.90 (OarCP34) y 2.35 (OarJMP58), con un promedio global de 2.1.

Los marcadores microsatélites fueron probados para la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg (Cuadro 6). Se detectó que seis de los nueve *loci* analizados (OarCP34, OarJMP58, DYMS1, SRCRSP5, SRCRSP9 y MAF33) estuvieron en equilibrio de Hardy-Weinberg. Los *loci* OarFCB304, OarJMP29 e ILSTS5 mostraron una desviación significativa ( $P < 0.05$ ) del equilibrio de Hardy-Weinberg.

**Cuadro 6.** Número de alelos observados (NA), número efectivo de alelos (NE), heterocigosidad observada (HO), heterocigosidad esperada (HE), contenido de información polimórfica (PIC), índice de Shannon (I), desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE), coeficiente de endogamia dentro de la población (FIS), índice de fijación de la población total (FIT) e índice de diferenciación genética entre poblaciones (FST) observados en nueve marcadores que se utilizaron para la caracterización genética de la oveja Pelibuey.

<b>Iniciador</b>	<b>NA</b>	<b>NE</b>	<b>HO</b>	<b>HE</b>	<b>PIC</b>	<b>I</b>	<b>HWE</b>	<b>FIS</b>	<b>FIT</b>	<b>FST</b>
OarCP34	9	5.31	0.731	0.740	0.79	1.90	N.S.	0.013	0.111*	0.099*
OarFCB304	11	7.34	0.812	0.741	0.85	2.11	0.0285*	-0.093*	0.075*	0.154
OarJMP29	13	6.67	0.694	0.807	0.83	2.11	0.0002*	0.137*	0.185	0.056*
OarJMP58	14	8.68	0.737	0.761	0.87	2.35	N.S.	0.028	0.173	0.148
DYMS1	11	8.53	0.697	0.778	0.87	2.26	N.S.	0.100*	0.217*	0.130
ILSTS5	8	6.65	0.781	0.664	0.84	2.00	0.0180*	-0.176*	0.092*	0.228*
SRCRSP5	12	6.24	0.699	0.667	0.82	2.06	N.S.	-0.046	0.180	0.215*
SRCRSP9	10	7.65	0.657	0.723	0.86	2.14	N.S.	0.091*	0.255*	0.180
MAF33	11	5.73	0.730	0.707	0.80	1.97	N.S.	-0.032*	0.123	0.150
Media/Total	11/99	6.97	0.726	0.732	0.84	2.1	—q	0.007	0.158	0.151

\*P < 0.05.

N.S.= No significativo.

Las diferencias en los valores globales del coeficiente de endogamia dentro de la población (FIS), índice de fijación de la población total (FIT) e índice de diferenciación genética entre poblaciones (FST) se muestran en el Cuadro 6. El valor global de FIS fue de 0.007, mientras que los valores de FST y FIT fueron 0.158 y 0.151, respectivamente, sin mostrar diferencias significativas ( $P > 0.05$ ). El valor más alto de FIS (0.136) fue observado en el iniciador OarJMP29, mientras que el valor más bajo (-0.176) se observó en el iniciador ILSTS5. El valor más alto de FIT (0.255) se observó en el locus SRCRSP9 y el más bajo (0.075) en el locus OarFCB304. Asimismo, el valor más alto de FST (0.228) fue observado en el locus ILSTS5 y el más bajo (0.056) en el locus OarJMP29. Las diferencias entre poblaciones evaluadas por medio de los valores multilocus de FST revelaron que, la mayor parte de la variación genética corresponde a diferencias entre individuos dentro de las poblaciones (84.9%) y 15.1% resulta de las diferencias entre poblaciones.

## **6.2 Diversidad genética entre poblaciones**

Las medidas de la diversidad genética para cada población se muestran en el Cuadro 7. La diversidad genética más alta fue observada en la población UNPA (49 alelos) y la más baja en la población IN-MOC (28 alelos), con un promedio global de 36.6 alelos por población (Cuadro 8). El número medio de alelos, número efectivo de alelos y la riqueza alélica mostraron promedios de 4.08, 3.25 y 3.77, respectivamente, con valores más altos en la población UNPA (5.44, 4.20 y 4.89, respectivamente) y valores más bajos en la población IN-MOC (3.11, 2.46 y 2.95, respectivamente).

El promedio de la heterocigosidad observada fue de 0.726. El valor más bajo se observó en la población IN-MOC (0.66) y la más alto en la población COL-TEX (0.800).

**Cuadro 7.** Número de animales (n), número de alelos (NA), número medio de alelos (MNA), número efectivo de alelos (NE), riqueza alélica (RA), heterocigosidad observada (HO), heterocigosidad esperada (HE) y coeficiente de endogamia dentro de la población (FIS) en 24 poblaciones de oveja Pelibuey, basado en el análisis de nueve marcadores microsatélites.

<b>Población</b>	<b>n</b>	<b>NA</b>	<b>MNA</b>	<b>NE</b>	<b>RA</b>	<b>HO</b>	<b>HE</b>	<b>FIS</b>
1. IN-MOC <sup>a</sup>	5	28	3.11	2.46	2.945	0.666	0.627	-0.071
2. Rancho San Alberto <sup>b</sup>	5	38	4.22	3.47	3.886	0.711	0.733	0.033
3. Rancho Garrido <sup>b</sup>	5	38	4.22	3.20	3.886	0.689	0.751	0.091*
4. Rancho Belbesah <sup>b</sup>	5	39	4.33	3.58	4.009	0.733	0.758	0.036
5. Rancho Libertad <sup>b</sup>	5	43	4.89	3.89	4.442	0.711	0.812	0.138*
6. ITC <sup>a</sup>	5	36	4.11	3.0	3.735	0.778	0.721	-0.089*
7. Rancho Jalapa <sup>b</sup>	4	32	3.56	2.92	3.555	0.694	0.706	0.019
8. Rancho El Porvenir <sup>b</sup>	5	37	4.11	3.32	3.814	0.733	0.733	0.000
9. UNPA <sup>a</sup>	5	49	5.44	4.20	4.889	0.778	0.840	0.081
10. COL-COR <sup>a</sup>	5	37	4.11	3.72	3.901	0.756	0.782	0.038
11. UV <sup>a</sup>	5	37	4.11	3.28	3.693	0.711	0.674	-0.062
12. CEIEGT <sup>a</sup>	5	30	3.33	2.62	3.106	0.689	0.651	-0.064
13. IN-MAR <sup>a</sup>	5	30	3.33	2.73	3.145	0.733	0.664	-0.118*
14. Rancho El Paraíso <sup>b</sup>	5	34	3.78	2.77	3.489	0.733	0.686	-0.077
15. BUAP <sup>a</sup>	5	37	4.11	3.32	3.797	0.711	0.738	0.041
16. COL-TEX <sup>a</sup>	5	43	4.78	4.10	4.402	0.800	0.803	0.003
17. CEPIPSA <sup>a</sup>	5	30	3.33	2.73	3.165	0.779	0.677	-0.171*
18. Rancho Santa Anita <sup>b</sup>	5	31	3.44	2.82	3.239	0.689	0.699	0.015
19. UCOL <sup>a</sup>	5	36	4.0	3.10	3.686	0.733	0.709	-0.039
20. Posta El Cuatro <sup>b</sup>	6	44	4.89	3.45	4.006	0.685	0.735	0.075
21. Finca El Cielo <sup>b</sup>	5	38	4.22	3.40	3.884	0.711	0.746	0.051
22. Rancho La Fama <sup>b</sup>	5	39	4.33	3.60	4.005	0.733	0.787	0.076
23. Rancho El Carrizal <sup>b</sup>	4	36	4.0	3.26	4.000	0.694	0.778	0.122*
24. Cuba <sup>b</sup>	5	37	4.11	3.27	3.817	0.779	0.738	-0.060
<b>Total/Promedio</b>	<b>119</b>	<b>36.6</b>	<b>4.08</b>	<b>3.25</b>	<b>3.770</b>	<b>0.726</b>	<b>0.731</b>	<b>0.0072</b>

P<0.01

<sup>a</sup>=Institutos de investigación y universidades, <sup>b</sup>=Productores particulares.

IN-MOC= INIFAP Mocochoá; UNPA= Universidad del Papaloapan; COL-COR= Colegio de Postgraduados campus Córdoba; UV= Universidad Veracruzana; CEIEGT= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical; IN-MAR= INIFAP Las Margaritas; BUAP= Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; COL-TEX= Colegio de Postgraduados campus Texcoco; CEPIPSA= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal; UCOL= Universidad de Colima.

**Cuadro 8.** Número de alelos por *locus* en 23 rebaños nacionales de Pelibuey y un rebaño cubano utilizando nueve marcadores microsatélites.

<b>Población</b>	<b>OarCP34</b>	<b>OarFCB304</b>	<b>OarJMP29</b>	<b>OarJMP58</b>	<b>DYMS1</b>	<b>ILSTS5</b>	<b>SRCRSP5</b>	<b>SRCRSP9</b>	<b>MAF33</b>	<b>Total</b>
1. IN-MOC	2	4	2	5	2	4	3	3	3	<b>28</b>
2. San Alberto	4	4	7	4	6	2	2	4	5	<b>38</b>
3. Rancho Garrido	4	5	5	4	4	4	4	3	5	<b>38</b>
4. Rancho Belbesah	2	6	2	4	6	4	4	6	5	<b>39</b>
5. Rancho Libertad	6	4	6	5	4	5	4	5	5	<b>44</b>
6. ITC	5	5	6	4	3	2	4	2	6	<b>37</b>
7. Rancho Jalapa	3	5	3	3	4	2	4	6	2	<b>32</b>
8. El Porvenir	2	5	5	4	6	3	3	5	4	<b>37</b>
9. UNPA	3	5	6	7	7	5	6	5	5	<b>49</b>
10. COL-COR	6	2	3	4	6	4	4	4	4	<b>37</b>
11. UV	4	4	7	8	4	2	4	2	2	<b>37</b>
12. CEIEGT	6	4	3	3	4	3	2	3	2	<b>30</b>
13. IN-MAR	3	4	3	4	5	3	2	4	2	<b>30</b>
14. Rancho El Paraíso	4	4	4	4	6	2	2	3	5	<b>34</b>
15. BUAP	4	2	3	5	7	4	5	4	3	<b>37</b>
16. COL-TEX	6	5	7	6	5	4	4	4	2	<b>43</b>
17. CEPIPSA	4	4	3	4	3	3	2	4	3	<b>30</b>
18. Santa Anita	3	4	4	5	3	2	2	4	4	<b>31</b>
19. UCOL	4	6	5	3	4	2	4	4	4	<b>36</b>
20. Posta El Cuatro	6	5	9	4	2	3	7	4	4	<b>44</b>
21. Finca El Cielo	4	2	6	4	7	4	4	2	5	<b>38</b>
22. Rancho La Fama	5	4	6	3	5	4	5	3	4	<b>39</b>
23. Rancho El Carrizal	4	4	4	3	5	4	3	4	5	<b>36</b>
24. Cuba	5	5	5	4	4	2	5	4	3	<b>37</b>

IN-MOC= INIFAP Mocochoá; UNPA= Universidad del Papaloapan; COL-COR= Colegio de Postgraduados campus Córdoba; UV= Universidad Veracruzana; CEIEGT= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical; IN-MAR= INIFAP Las Margaritas; BUAP= Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; COL-TEX= Colegio de Postgraduados campus Texcoco; CEPIPSA= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal; UCOL= Universidad de Colima

El promedio de la heterocigosidad esperada fue 0.731. El valor más bajo se observó en la población IN-MOC (0.627) y el más alto en la población UNPA (0.840). Nueve poblaciones (IN-MOC, ITC, UV, CEIEGT, IN-MAR, Rancho el Paraíso, CEPIPSA, UCOL y Cuba) mostraron heterocigosidad observada más alta que la heterocigosidad esperada.

Los valores promedio de FIS para cada población considerando todos los loci (Cuadro 7) variaron de -0.171 (CEPIPSA) a 0.138 (Rancho Libertad). Nueve de las 24 poblaciones analizadas (IN-MOC, ITC, UV, CEIEGT, IN-MAR, Rancho El Paraíso, CEPIPSA, UCOL y Cuba) mostraron valores negativos de FIS, las 15 poblaciones restantes mostraron valores positivos. Seis poblaciones mostraron un FIS diferente de cero ( $P < 0.05$ ) con valores positivos (Rancho Garrido, Rancho Libertad y Rancho El Carrizal) y negativos (ITC, IN-MAR y CEPIPSA).

El equilibrio de Hardy-Weinberg se probó con todos los loci en todas las poblaciones. En total, se realizaron 216 pruebas exactas de Fisher y se detectó que, en 20 de las 216 pruebas exactas de Fisher realizadas se observó una desviación significativa del equilibrio de Hardy-Weinberg ( $P < 0.05$ ; Cuadro 9).

Para tratar de establecer la presencia de estructura poblacional, se llevaron a cabo tres análisis de varianza molecular (AMOVA), cuyos resultados se muestran en el Cuadro 10. El primer análisis consideró que las 24 poblaciones de Pelibuey analizadas correspondían a un mismo grupo y se estimó particionando la diversidad genética en “suma de cuadrados entre poblaciones” y “suma de cuadrados dentro de las poblaciones”. Este análisis mostró diferencias significativas ( $P < 0.01$ ) entre las poblaciones analizadas con un porcentaje de variación explicado por dicha fuente de 15.21%, en cambio, la mayor variabilidad (84.79%) se expresó dentro de las poblaciones. El segundo análisis se llevó a cabo considerando la zona geográfica de la cual provenían las muestras (Península de Yucatán, Golfo de México, zona central, Pacífico norte y Cuba). La diversidad genética se particionó en “suma de cuadrados entre regiones”, “suma de cuadrados entre poblaciones dentro de las regiones” y “suma de cuadrados dentro de las poblaciones”.

**Cuadro 9.** Equilibrio de Hardy-Weinberg en 23 rebaños nacionales de Pelibuey y un rebaño cubano utilizando nueve marcadores microsatélites.

Población	OarCP34	OarFCB304	OarJMP29	OarJMP58	DYMS1	ILSTS5	SRCRSP5	SRCRSP9	MAF33
1. IN-MOC	1.000	0.206	0.429	0.007*	1.000	0.206	0.619	0.048*	0.111
2. San Alberto	0.238	0.187	0.493	0.206	0.623	1.000	1.000	0.111	0.006*
3. Rancho Garrido	0.187	0.474	0.060	1.000	0.206	0.238	0.206	0.048*	0.492
4. Rancho Belbesah	1.000	0.172	1.000	0.187	0.470	0.238	0.206	0.150	0.287
5. Rancho Libertad	0.144	0.657	0.149	0.468	0.187	0.006*	0.048*	0.083	0.351
6. ITC	0.339	0.499	0.046*	0.206	0.619	0.429	0.238	0.429	0.794
7. Rancho Jalapa	0.657	0.466	0.314	0.057	0.429	1.000	0.314	0.442	1.000
8. Rancho El Porvenir	0.429	0.693	0.037*	0.238	0.617	0.492	1.000	0.065	1.000
9. UNPA	0.619	0.492	0.135	0.065	0.056	0.082	0.800	0.006*	0.343
10. COL-COR	0.129	0.429	0.111	0.057	0.138	0.057	0.073	0.238	0.057
11. UV	0.206	0.034*	0.057	0.236	0.111	0.429	0.333	1.000	1.000
12. CEIEGT	0.158	0.057	0.200	1.000	0.333	0.619	1.000	0.111	0.429
13. IN-MAR	1.000	0.057	0.035*	0.057	0.090	1.000	0.429	0.238	1.000
14. Rancho El Paraíso	0.238	0.206	0.238	0.035*	0.798	0.429	1.000	0.048*	0.346
15. BUAP	0.365	0.428	0.619	0.357	0.064	0.206	0.496	0.238	0.019*
16. COL-TEX	0.140	0.357	0.066	0.149	0.087	0.057	0.238	1.000	0.429
17. CEPIPSA	0.040*	0.057	0.350	0.238	0.619	0.200	1.000	0.206	1.000
18. Santa Anita	0.111	0.206	0.057	0.050	0.019*	0.429	0.429	0.057	0.206
19. UCOL	0.206	0.134	0.061	0.333	0.206	0.429	0.695	0.238	1.000
20. Posta El Cuatro	0.050	0.037*	1.000	0.088	1.000	0.099	0.146	0.631	0.023*
21. Finca El Cielo	0.238	0.429	0.009*	0.206	0.058	0.238	0.206	0.429	0.084
22. Rancho La Fama	0.336	0.206	0.143	0.492	0.463	0.057	0.358	0.111	0.057
23. Rancho El Carrizal	0.429	0.314	0.314	0.086	0.649	0.314	0.057	0.314	0.117
24. Cuba	0.006*	0.338	0.007*	0.206	0.238	1.000	0.080	0.206	1.000

\*Desviación significativa del equilibrio de Hardy-Weinberg ( $P < 0.05$ ).

IN-MOC= INIFAP Mocoehá; UNPA= Universidad del Papaloapan; COL-COR= Colegio de Postgraduados campus Córdoba; UV= Universidad Veracruzana; CEIEGT= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical; IN-MAR= INIFAP Las Margaritas; BUAP= Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; COL-TEX= Colegio de Postgraduados campus Texcoco; CEPIPSA= Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal; UCOL= Universidad de Colima.



**Cuadro 10.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) llevado a cabo con diferentes poblaciones de oveja Pelibuey en México.

<b>Fuente de variación</b>	<b>de g. l.</b>	<b>Suma de cuadrados</b>	<b>Componentes de varianza</b>	<b>P</b>	<b>Porcentaje de variación</b>
<b>a)</b>					
Entre poblaciones	23	210.278	0.59030	<0.01	15.21
Dentro de las poblaciones	214	704.067	3.29003	<0.01	84.79
<b>Total</b>	<b>237</b>	<b>914.345</b>	<b>3.80033</b>		
<b>b)</b>					
<b>Entre regiones geográficas (n = 5)</b>					
Entre regiones	4	31.667	0.00000	0.89964	0.00
Entre poblaciones dentro de las regiones	19	178.611	0.61748	<0.01	15.95
Dentro de las poblaciones	214	704.067	3.29003	<0.01	84.97
<b>Total</b>	<b>237</b>	<b>914.345</b>	<b>3.87221</b>		
<b>Entre tipos de unidades productivas (n = 2)</b>					
Entre tipo de unidades productivas	4	20.814	0.10286	<0.01	2.62
Entre poblaciones dentro del tipo de unidades	19	189.463	0.53692	<0.01	13.66
Dentro de las poblaciones	214	704.067	3.29003	<0.01	83.72
<b>Total</b>	<b>237</b>	<b>914.345</b>	<b>3.92982</b>		

a) Sin estructura poblacional.

b) AMOVA jerárquico desarrollado al agrupar a las poblaciones de acuerdo a su región geográfica (Península de Yucatán, Golfo de México, región central, Pacífico norte y Cuba), o tipo de unidad productiva (universidades e institutos de investigación y productores comerciales).

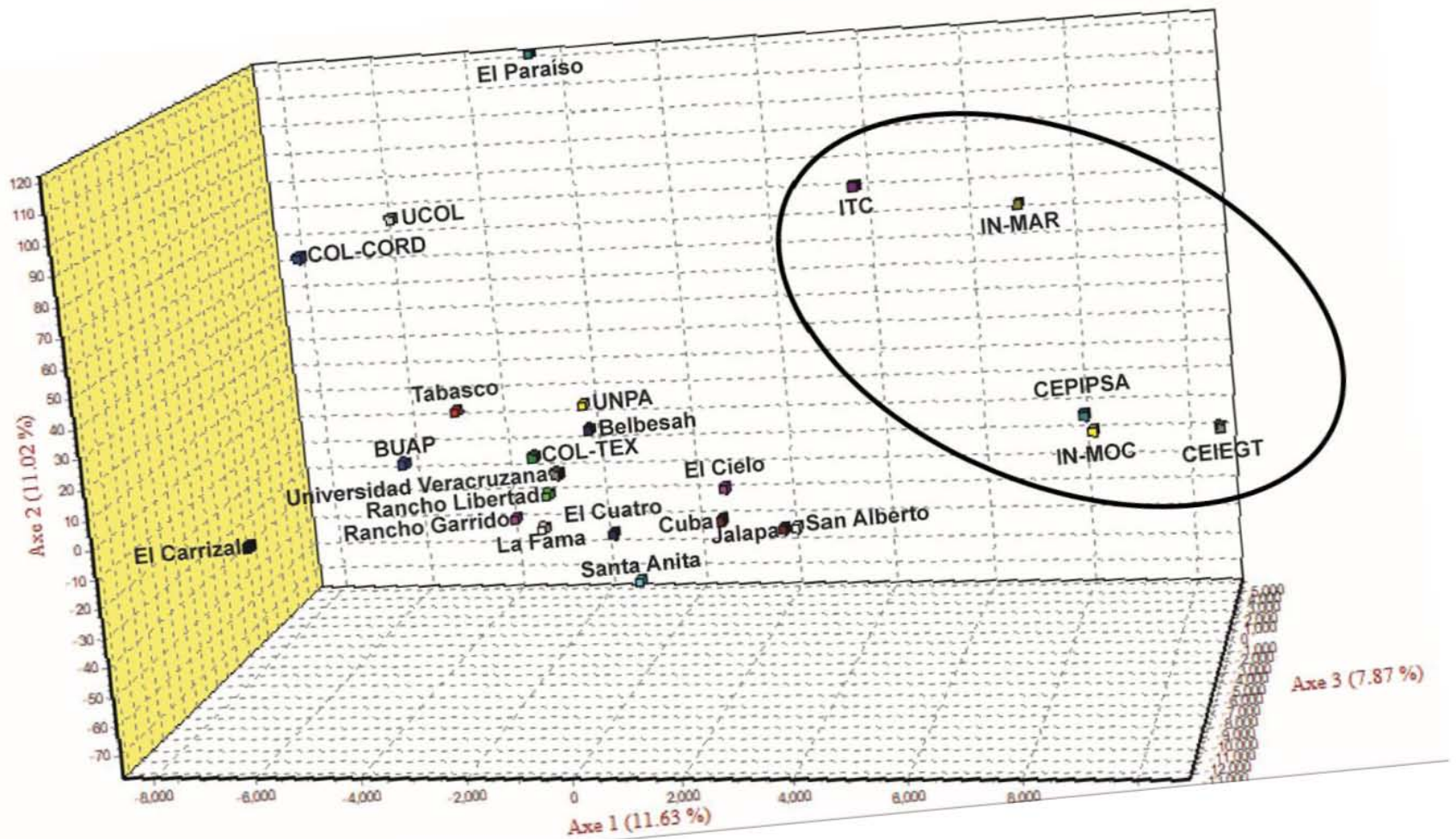
El AMOVA en el segundo análisis no mostró diferencias significativas entre regiones ( $P>0.01$ ), pero si entre poblaciones dentro de las regiones ( $P<0.01$ ). Los porcentajes de variación explicados por la región de procedencia, las poblaciones dentro de las regiones y dentro las poblaciones fueron de 0, 15.95 y 84.97%, respectivamente.

Para realizar el tercer análisis, se consideró el tipo de unidad productiva (perteneciente a universidades e institutos de investigación o productores particulares). La diversidad genética se particionó en “suma de cuadrados entre tipo de unidad productiva”, “suma de cuadrados entre poblaciones dentro de los tipos de unidad productiva” y “suma de cuadrados dentro de las poblaciones”. El AMOVA mostró diferencias significativas ( $P<0.01$ ) entre tipo de unidad productiva, poblaciones dentro de los tipos de unidad productiva y entre poblaciones. Los porcentajes de variación explicados por el tipo de unidad productiva, las poblaciones dentro del tipo de unidad productiva y dentro de las poblaciones fueron de 2.62, 13.66 y 83.72%, respectivamente.

El análisis factorial de correspondencia es mostrado en una gráfica tridimensional (Figura 2). De acuerdo con este análisis, existen tres componentes que explican el 30.52% de la variación total. De manera general, las poblaciones se agruparon en dos clústeres. El clúster 1 incluyó a las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPISPA e ITC. El clúster 2 se agruparon las poblaciones restantes.

### **6.3 Distancias genéticas y análisis filogenético**

Las distancias imparciales de Nei (Nei, 1978) fueron estimadas entre pares de poblaciones para evaluar el grado de relación genética entre las 24 poblaciones (Cuadro 11). El valor más bajo (0.003) fue observado entre las poblaciones CEIEGT y CEPISPA, sugiriendo una relación muy estrecha entre ambas. El valor más alto (1.525) fue se encontró entre las poblaciones IN-MOC y Rancho El Paraíso, lo cual indica que dichas poblaciones son las más diferenciadas.



**Figura 2.** Análisis factorial de correspondencias múltiples (AFC) que muestra la relación entre 24 poblaciones de oveja Pelibuey en México.

**Cuadro 11.** Matriz de distancias genéticas imparciales de Nei de 24 poblaciones de oveja Pelibuey analizadas mediante nueve marcadores microsatélites.

Pob	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
1	0.000																								
2	0.586	0.000																							
3	0.732	0.505	0.000																						
4	0.637	0.505	0.287	0.000																					
5	0.763	0.249	0.316	0.219	0.000																				
6	0.333	0.888	1.088	0.801	0.897	0.000																			
7	0.621	0.438	0.476	0.461	0.188	0.840	0.000																		
8	1.013	0.613	0.169	0.273	0.680	1.173	0.795	0.000																	
9	0.307	0.499	0.639	0.416	0.817	0.513	0.721	0.109	0.000																
10	0.961	1.159	1.001	0.724	0.659	0.549	1.029	0.550	0.249	0.000															
11	0.807	1.304	1.178	0.907	0.810	0.450	1.102	1.199	0.763	0.619	0.000														
12	0.172	0.558	0.827	0.582	0.563	0.507	0.292	0.895	0.624	1.277	0.878	0.000													
13	0.132	0.728	1.052	0.743	0.711	0.234	0.642	1.469	0.688	0.919	1.005	0.295	0.000												
14	1.525	1.205	0.684	0.804	0.822	0.522	1.167	0.758	0.990	0.576	1.231	1.110	0.693	0.000											
15	1.106	0.939	0.813	0.869	0.551	1.017	0.966	0.441	0.563	0.565	0.581	0.877	1.282	0.978	0.000										
16	0.745	0.568	0.422	0.546	0.220	1.022	0.737	0.411	0.349	0.633	1.012	0.773	0.935	0.767	0.485	0.000									
17	0.161	0.299	0.715	0.580	0.439	0.248	0.333	0.781	0.578	1.226	0.507	0.003	0.276	0.995	0.716	0.773	0.000								
18	0.768	0.295	0.402	0.476	0.389	1.220	0.291	0.823	0.777	1.488	1.499	0.581	0.845	1.332	0.688	0.664	0.520	0.000							
19	1.416	1.036	0.639	0.640	0.895	0.564	1.256	0.178	0.381	0.354	1.137	1.327	0.828	0.569	0.728	0.656	1.156	1.001	0.000						
20	0.899	0.675	0.427	0.554	0.534	0.845	0.486	0.541	0.760	0.961	0.832	0.668	0.954	1.274	0.376	0.836	0.731	0.377	0.967	0.000					
21	0.421	0.401	0.628	0.296	0.414	0.574	0.333	0.721	0.140	0.645	0.821	0.509	0.667	1.049	0.863	0.702	0.339	0.468	1.170	0.604	0.000				
22	0.730	0.772	0.146	0.355	0.167	0.689	0.482	0.484	0.613	1.030	0.437	0.672	0.939	1.091	0.648	0.365	0.487	0.736	0.816	0.374	0.430	0.000			
23	1.291	0.700	0.250	0.483	0.272	1.451	0.514	0.541	0.569	0.657	1.077	1.257	1.293	1.136	0.386	0.325	1.331	0.383	0.804	0.635	0.894	0.553	0.000		
24	0.474	0.581	0.350	0.503	0.390	0.803	0.501	0.780	0.490	1.179	1.061	0.722	0.674	0.967	0.827	0.372	0.564	0.438	1.239	0.722	0.398	0.537	0.714		

1. INIFAP Mocochoá (IN-MOC); 2. Rancho San Alberto; 3. Rancho Garrido; 4. Rancho Belbesah; 5. Rancho Libertad; 6. Instituto Tecnológico de Conkal (ITC); 7. Rancho Jalapa; 8. Rancho El Porvenir; 9. Universidad del Papaloapan (UNPA); 10. Colegio de Postgraduados campus Córdoba (COL-COR); 11. Universidad Veracruzana (UV); 12. Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT); 13. INIFAP Las Margaritas (IN-MAR); 14. Rancho El Paraíso; 15. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP); 16. Colegio de Postgraduados campus Texcoco (COL-TEX); 17. Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal (CEPIPSA); 18. Rancho Santa Anita; 19. Universidad de Colima (UCOL); 20. Posta El Cuatro; 21. Finca El Cielo; 22. Rancho La Fama; 23. Rancho El Carrizal y 24. Cuba.

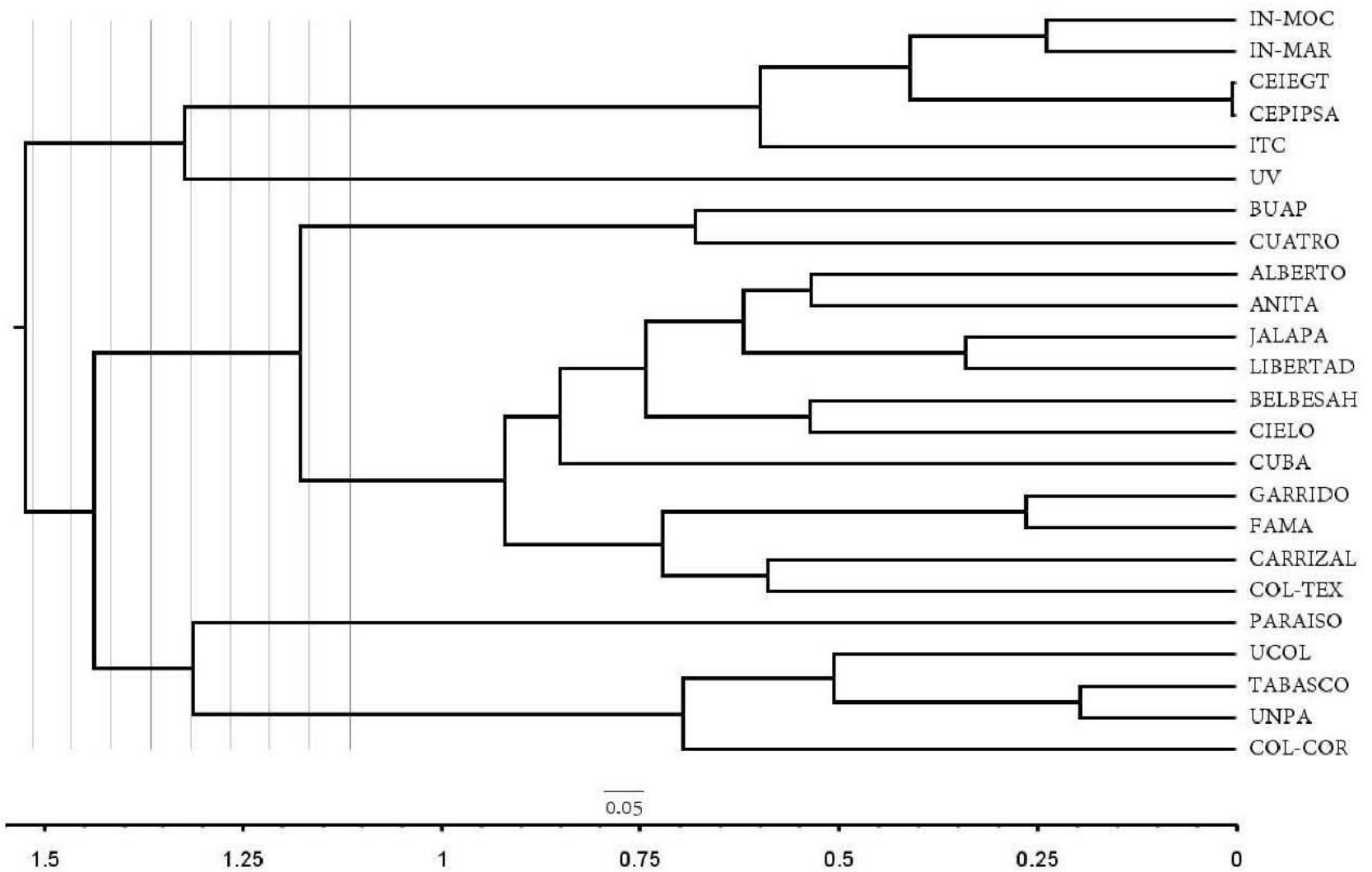
Mediante el método UPGMA se elaboró un árbol filogenético utilizando la matriz de distancias genéticas imparciales de Nei (Figura 3). El análisis filogenético mostró concordancia con el análisis factorial de correspondencia previamente realizado. Se observó que las 24 poblaciones se agruparon en dos grupos: el primer grupo incluyó las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA, ITC y UV y el segundo grupo estuvo compuesto por las 18 poblaciones restantes.

En el árbol filogenético es posible corroborar que, dentro del primer grupo, las poblaciones que se relacionan de manera más estrecha son CEIEGT y CEPIPSA y, en segundo lugar, las poblaciones IN-MOC e IN-MAR. La población ITC es la población dentro del primer grupo que se encuentra más alejada de las demás. Todas las poblaciones mencionadas corresponden a universidades e institutos de investigación.

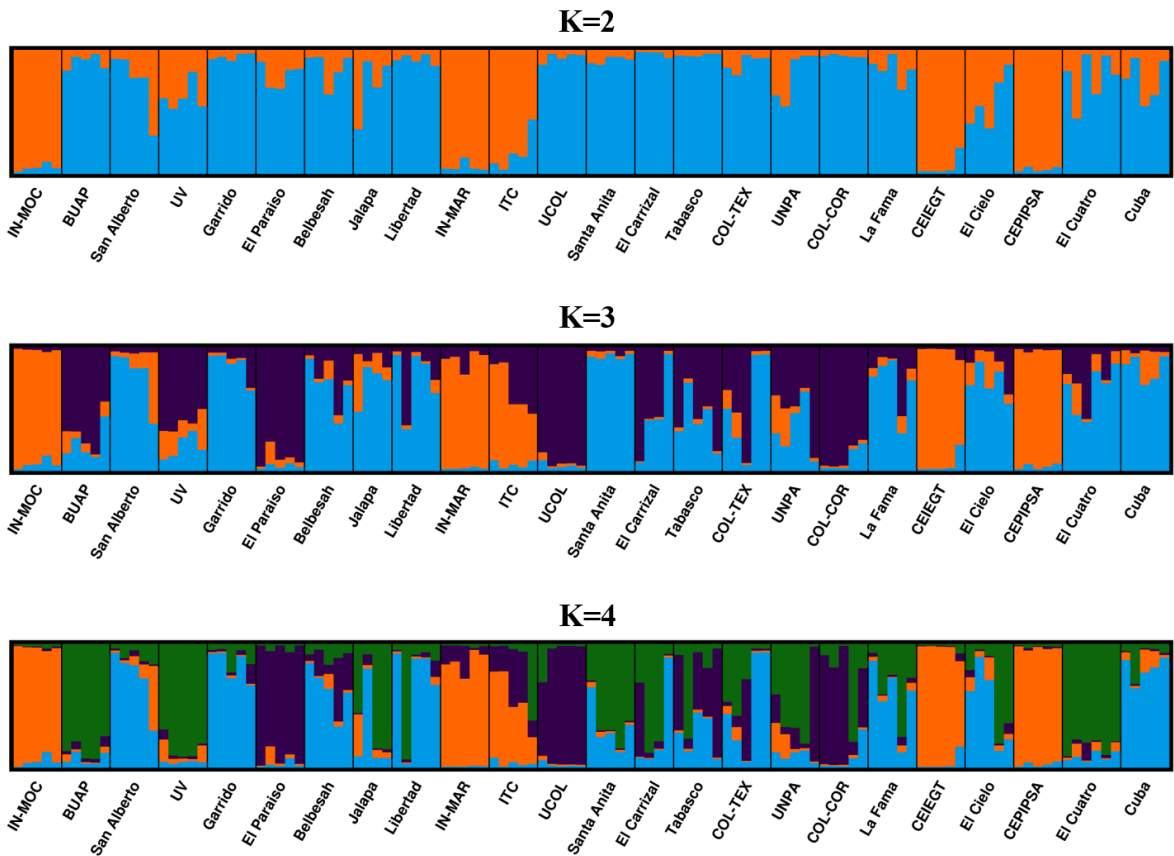
#### **6.4 Análisis de estructura poblacional**

La estructura poblacional fue analizada por medio del programa STRUCTURE (Figura 4). El modelo de mezcla con frecuencia de alelos correlacionados reveló la presencia de dos poblaciones ancestrales ( $K=2$ ), lo cual es consistente con el análisis factorial de correspondencia y el análisis filogenético, ambos reportados arriba. El primer grupo incluyó las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA e ITC. Excepto por la población UV, la cual se agrupó en el segundo grupo, las poblaciones se agruparon de la misma manera que en el árbol filogenético.

Si hipotéticamente se considera  $K=3$ , se puede observar la creación de un nuevo clúster que agrupa las poblaciones BUAP, UV, El Paraíso, UCOL, COL-TEX y COL-COR.



**Figura 3.** Árbol filogenético (UPGMA) que representa las distancias imparciales de Nei entre 24 poblaciones de oveja Pelibuey en México.



**Figura 4.** Agrupamiento con STRUCTURE de diferentes poblaciones de oveja Pelibuey de México. Cada individuo es representado por una barra vertical, la cual usualmente está segmentada en varios colores. Los colores representan la proporción de las poblaciones ancestrales ( $K=2$ ,  $K=3$ ,  $K=4$ ) que componen el genoma individual. Las poblaciones son separadas por líneas negras.

**Cuadro 12.** Probabilidades de membresía de cada una de las 24 poblaciones de oveja Pelibuey analizadas en K (2-4) poblaciones ancestrales usando el programa STRUCTURE (las probabilidades más altas se presentan en negritas).

Población/Cluster	K = 2		K = 3			K = 4			
	1	2	1	2	3	1	2	3	4
1. IN-MOC	<b>0.948</b>	0.052	<b>0.924</b>	0.055	0.021	<b>0.916</b>	0.054	0.012	0.018
2. San Alberto	0.263	<b>0.737</b>	0.177	<b>0.784</b>	0.039	0.151	<b>0.743</b>	0.023	0.083
3. Rancho Garrido	0.055	<b>0.945</b>	0.025	<b>0.850</b>	0.125	0.014	<b>0.848</b>	0.050	0.088
4. Rancho Belbesah	0.147	<b>0.853</b>	0.062	<b>0.685</b>	0.253	0.042	<b>0.649</b>	0.229	0.081
5. Rancho Libertad	0.077	<b>0.923</b>	0.043	<b>0.759</b>	0.198	0.024	<b>0.690</b>	0.045	0.242
6. ITC	<b>0.827</b>	0.173	<b>0.603</b>	0.060	0.337	<b>0.527</b>	0.037	0.286	0.150
7. Rancho Jalapa	0.294	<b>0.706</b>	0.189	<b>0.725</b>	0.086	0.121	0.257	0.033	<b>0.589</b>
8. Rancho El Porvenir	0.041	<b>0.959</b>	0.029	0.400	<b>0.570</b>	0.018	0.272	<b>0.482</b>	0.228
9. UNPA	0.203	<b>0.797</b>	0.140	0.359	<b>0.501</b>	0.100	0.092	0.285	<b>0.523</b>
10. COL-COR	0.050	<b>0.950</b>	0.021	0.107	<b>0.871</b>	0.015	0.085	<b>0.643</b>	0.258
11. UV	0.384	<b>0.616</b>	0.184	0.249	<b>0.568</b>	0.081	0.027	0.032	<b>0.860</b>
12. CEIEGT	<b>0.938</b>	0.062	<b>0.913</b>	0.057	0.030	<b>0.915</b>	0.044	0.018	0.023
13. IN-MAR	<b>0.940</b>	0.060	<b>0.882</b>	0.023	0.094	<b>0.846</b>	0.012	0.127	0.016
14. Rancho El Paraíso	0.208	<b>0.792</b>	0.069	0.039	<b>0.893</b>	0.044	0.029	<b>0.896</b>	0.030
15. BUAP	0.097	<b>0.903</b>	0.085	0.259	<b>0.656</b>	0.031	0.056	0.046	<b>0.867</b>
16. COL-TEX	0.106	<b>0.894</b>	0.082	<b>0.557</b>	0.361	0.042	<b>0.521</b>	0.163	0.274
17. CEPIPSA	<b>0.961</b>	0.039	<b>0.943</b>	0.036	0.021	<b>0.940</b>	0.029	0.013	0.018
18. Santa Anita	0.083	<b>0.917</b>	0.035	<b>0.930</b>	0.035	0.029	0.317	0.011	<b>0.643</b>
19. UCOL	0.061	<b>0.939</b>	0.028	0.043	<b>0.929</b>	0.015	0.025	<b>0.882</b>	0.077
20. Posta El Cuatro	0.229	<b>0.771</b>	0.099	<b>0.682</b>	0.219	0.049	0.072	0.039	<b>0.840</b>
21. Finca El Cielo	0.423	<b>0.577</b>	0.142	<b>0.731</b>	0.127	0.087	<b>0.523</b>	0.036	0.355
22. Rancho La Fama	0.162	<b>0.838</b>	0.075	<b>0.725</b>	0.200	0.039	<b>0.586</b>	0.034	0.340
23. Rancho El Carrizal	0.030	<b>0.970</b>	0.016	0.477	<b>0.507</b>	0.009	0.295	0.177	<b>0.519</b>
24. Cuba	0.245	<b>0.755</b>	0.129	<b>0.839</b>	0.031	0.083	<b>0.814</b>	0.014	0.089



Si  $K=4$ , se observa que las poblaciones se agrupan como sigue: Grupo 1) IN-MOC, IN-MAR, ITC, CEIEGT y CEPIPSA; Grupo 2) Rancho San Alberto, Rancho Garrido, Rancho Belbesah, Rancho Libertad, COL-TEX, Rancho La Fama, Finca El Cielo y Cuba; Grupo 3) Rancho El Paraíso, UCOL, Rancho Tabasco y COL-COR; Grupo 4) BUAP, UV, Rancho Jalapa, Rancho Santa Anita, Rancho El Carrizal, UNPA y Posta EL Cuatro

En el Cuadro 12 se presentan las probabilidades de membresía de cada una de las 24 poblaciones de oveja Pelibuey analizadas con diferentes números de poblaciones ancestrales ( $K=2-4$ ), asumiendo desconocimiento del origen de las poblaciones. Independientemente del número de poblaciones ancestrales (2-4), se observa que existe un grupo de poblaciones que presentan probabilidades muy constantes de pertenencia al grupo 1 (IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA e ITC).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Diversidad genética de la población general

Este es el primer estudio sobre la caracterización genética de la oveja Pelibuey de México usando microsatélites. La utilización de microsatélites para estimar la diversidad genética dentro y entre razas y/o poblaciones de ovejas ha sido ampliamente documentada. La ISAG y la FAO recomiendan que los microsatélites utilizados en los estudios de diversidad genética tengan más de cuatro alelos (ISAG/FAO, 2004). Los nueve marcadores utilizados en este estudio tienen entre 9 y 14 alelos. El promedio de alelos observados por locus fue de 10.8, un valor más bajo que 14.27 alelos por locus reportado por Ocampo *et al.* (2016) usando 11 marcadores microsatélites en 13 razas de ovejas colombianas, pero muy similar a 10.96 reportado por Álvarez *et al.* (2012a) usando 26 marcadores microsatélites en 9 razas de ovejas procedentes de España, Cuba, México y África.

El número efectivo de alelos es un parámetro que sirve para determinar el número de alelos con frecuencias iguales necesario para alcanzar la misma heterocigosidad esperada que la población de estudio. El número efectivo de alelos promedio fue 3.25, el cual es más bajo que 3.73 observado en cinco razas chinas de ovejas (Sun *et al.*, 2010) y 4.68 observado en ovejas colombianas (Ocampo *et al.*, 2016).

El número de alelos observado (9-14) fue más alto en todos los loci que el número efectivo de alelos (5.31-8.68), lo cual indica que los alelos en cada población se distribuyen de manera irregular, con predominancia de algunos de ellos en las poblaciones. De acuerdo con Qu *et al.* (2007), lo anterior puede ser causado por aislamiento geográfico, selección artificial o flujo de material genético entre las poblaciones. En el caso de las poblaciones incluidas en el presente estudio, es más probable que la diferencia entre ambos parámetros se deba a los dos últimos factores, debido a que actualmente existe un flujo intenso de material biológico y ejemplares entre las diferentes regiones geográficas del país.

La heterocigosidad es un parámetro que refleja la diversidad genética en la población. Los valores promedio de la heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada (0.726 y 0.732, respectivamente) fueron muy similares entre todos los loci. Este resultado está de acuerdo con lo observado por Álvarez *et al.* (2012a), quienes observaron una heterocigosidad esperada promedio de 0.731 en varias razas de ovejas de España, Cuba, México y África. Asimismo, Neubauer *et al.* (2015) encontraron valores de heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada de 0.744 y 0.755, respectivamente, en varias razas de ovejas de Hungría. Sin embargo, en cuatro de los nueve marcadores analizados (OarFCB304, ILSTS5, SRCRSP5 y MAF33) la heterocigosidad observada fue más alta que la heterocigosidad esperada. Eso significa que hubo exceso de heterocigotos en las poblaciones analizadas.

El contenido de información polimórfica es una medida que indica el nivel de informatividad de los marcadores utilizados. En este estudio, se obtuvieron valores de PIC superiores a 0.7 en todos los marcadores microsatélites, lo cual indica que éstos fueron adecuados para medir la diversidad genética. Otra medida de informatividad es el índice de Shannon. El índice de Shannon promedio obtenido en este estudio (2.1) fue similar al 2.2 obtenido por Taghi *et al.* (2017) en 14 diferentes tipos de ovejas en Irán y 2.38 reportado por Agaviezor *et al.* (2012) en cuatro razas de ovejas nigerianas. Este resultado refleja la alta variabilidad genética de las poblaciones analizadas.

Los marcadores microsatélites fueron probados para la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg en todas las poblaciones. Seis de los nueve loci analizados estuvieron en equilibrio de Hardy-Weinberg. Los tres loci restantes, mostraron una desviación del equilibrio: dos debido a exceso de heterocigotos (OarFCB304 y ILSTS5) y uno resultado de la deficiencia de heterocigotos. Una población está en equilibrio de Hardy-Weinberg cuando es capaz de mantener sus frecuencias relativas de alelos. Un exceso de heterocigotos puede deberse al cruzamiento,

selección, migración y mutación. Por el contrario, una deficiencia de heterocigotos es consecuencia de la deriva génica y la endogamia.

El índice de fijación de la población total (FIT) el cual mide la pérdida de heterocigosidad de los individuos con respecto a la población global fue de 0.158. Este resultado indica que hay una falta global de individuos heterocigotos en las poblaciones analizadas del 15.8%. El índice de diferenciación genética entre poblaciones (FST) fue de 0.151, lo cual significa que 15.1% de la variación genética total corresponde principalmente a diferencias entre poblaciones. Ambos valores indican que la variación genética de la población total muestra un alto grado de diferenciación genética entre rebaños (Sethuraman, 2013). Valores similares en ambos índices fueron encontrados en varias razas de ovejas por Álvarez *et al.* (2012a), quienes observaron valores de FIT y FST de 14.2 y 13.4, respectivamente.

## **7.2 Diversidad genética entre poblaciones**

En México se han realizado pocos estudios sobre caracterización genética de razas de animales domésticos utilizando marcadores moleculares. El presente trabajo, representa uno de los primeros intentos para caracterizar mediante microsatélites la raza Pelibuey. A diferencia de los estudios que se han realizado previamente, en los cuales se incluyeron poblaciones nacionales de Pelibuey aisladas, la presente investigación incluyó poblaciones de diferentes zonas geográficas del país, lo cual permitió obtener resultados más representativos acerca de la raza.

Los resultados muestran que el número de alelos observados, número medio de alelos, número efectivo de alelos y la riqueza alélica guardan una correlación positiva. Los valores más altos se observaron en las poblaciones UNPA, COL-TEX, Rancho Libertad y Posta El Cuatro. Lo anterior significa que esos rebaños son los que mostraron la mayor diversidad genética entre todos los incluidos en el estudio. La mayor diversidad genética de algunas poblaciones dentro de una raza en particular puede deberse a que las mismas han acumulado una mayor cantidad de adaptaciones al ambiente (Groeneveld *et al.*, 2010), o bien, a la introducción

reciente de individuos nuevos dentro de la población. Otra posibilidad es que las poblaciones con mayor diversidad genética sean producto del cruzamiento entre diferentes razas.

La alta diversidad genética mostrada en las poblaciones UNPA, COL-TEX y Rancho Libertad podría atribuirse a la entrada a los rebaños de animales nuevos, lo cual pudo corroborarse mediante la revisión de los libros de registros de los rebaños o mediante comunicación personal por parte de los encargados de los mismos. En el caso de la población UNPA, se logró determinar que se trata de un rebaño de reciente creación que se formó con individuos procedentes de Puebla, los cuales originalmente fueron traídos de Jalisco. Los individuos de la población COL-TEX mantiene una base genética del rebaño original a la cual, recientemente se incorporaron individuos procedentes de Campeche. En cambio, la población Rancho Libertad se originó a partir de material genético procedente del IN-MAR y esporádicamente se han introducido reproductores a partir de diferentes rebaños comerciales. Por lo tanto, se concluye que en las poblaciones mencionadas el incremento de la diversidad genética se debe a la introducción de individuos nuevos procedentes de otros rebaños.

En el caso de La Posta El Cuatro, se trata de un rebaño comercial que constantemente participa en exposiciones ganaderas nacionales y ofrece ejemplares de alta calidad genética. En los últimos años se ha observado que los programas de mejoramiento genético en el Pelibuey han involucrado el cruzamiento con otras razas más productivas (De Lucas *et al.*, 2016), lo que ha dado como resultado que se tengan animales con características diferentes a los animales originales de la raza, por ejemplo, pesos corporales altos, aparición de fibras de lana temporales y la aparición de manchas negras en la superficie corporal. No se descarta que en esta población se haya llevado a cabo el cruzamiento con otras razas como parte de los programas de mejoramiento genético. Para probar lo anterior, se deben realizar estudios de caracterización genética en los que se

incluyan las razas que se sospecha fueron incluidas en los cruzamientos, por ejemplo, las razas Katahdin y Dorper.

Es ampliamente reconocido que las poblaciones con mayor diversidad genética dentro de una raza son aquellas más cercanas a su sitio de origen (Pedrosa *et al.*, 2005). Sin embargo, conforme se mejoran las características de las razas, los individuos comienzan a sufrir la selección artificial dirigida por el hombre (Taberlet *et al.*, 2008), llevando con ello a la pérdida de la diversidad genética original. Lo anterior no se refleja en el presente estudio, debido a que las poblaciones nacionales de referencia (IN-MOC e IN-MAR), las cuales fueron las primeras en establecerse en el país, presentaron los menores valores de número de alelos observados, número medio de alelos, número efectivo de alelos y riqueza alélica. En el mismo sentido, dentro de la totalidad de las poblaciones incluidas en el estudio, CEIEGT y CEIPSA también presentaron valores bajos de los parámetros anteriormente mencionados. Llama la atención de que todas corresponden a centros de investigación y universidades. Lo anterior puede atribuirse a que las poblaciones mencionadas se han mantenido como núcleos cerrados que no han permitido la entrada de nuevos individuos, lo cual ha contribuido a una mejor conservación del material genético original. Lo anterior fue corroborado mediante el análisis factorial de correspondencia, análisis filogenético y análisis de estructura poblacional, en los cuales se obtuvieron resultados consistentes que indican que este grupo de poblaciones corresponden a la misma población ancestral y presentaron un bajo grado de mezcla con material genético de otras poblaciones ancestrales.

Aunque los resultados obtenidos en este estudio muestran una gran diversidad genética en las diferentes poblaciones de la oveja Pelibuey mexicana, los valores promedio de número medio de alelos (4.08), número efectivo de alelos (3.25) y riqueza alélica (3.77) son menores a los encontrados por Álvarez *et al.* (2012a), quienes observaron valores de número medio de alelos y riqueza alélica de 5.5 y 5.1, en un rebaño de Pelibuey localizado en Querétaro, México. En este caso, los

autores no establecieron conclusiones al respecto debido a que el objetivo principal del trabajo era la comparación entre diferentes razas. En cambio, Ocampo *et al.* (2016), encontraron promedios para número de alelos y número efectivo de alelos de 6 y 3.7, respectivamente, en un rebaño de Pelibuey en Colombia, concluyendo que existe una alta diversidad genética tanto en la Pelibuey como en las otras razas estudiadas debido a que no hay un control en el cruzamiento de los animales. Por otra parte, las diferencias entre los valores de número medio de alelos y número efectivo de alelos indican que dentro de las diferentes poblaciones los alelos se distribuyen de manera desigual, lo que de acuerdo con Qu *et al.* (2007), podría ser causado por aislamiento geográfico, selección artificial o flujo de material genético entre poblaciones.

El equilibrio de Hardy-Weinberg fue probado para cada población mediante una prueba global para determinar el exceso o deficiencia de heterocigotos y pruebas exactas de Fisher. La prueba global multilocus mostró que todas las poblaciones analizadas estuvieron en equilibrio de Hardy-Weinberg ( $P > 0.05$ ). Lo anterior fue apoyado por el valor global de del coeficiente de endogamia dentro de la población ( $FIS = 0.0072$ ), cuyo valor cercano a cero, muestra una muy ligera deficiencia de heterocigotos. Las pruebas exactas de Fisher, mostraron que en las 216 combinaciones posibles locus-población, únicamente 20 mostraron desviaciones significativas ( $P < 0.05$ ) en el equilibrio de Hardy-Weinberg. Asimismo, ocho de las 24 poblaciones estudiadas (Rancho Belbesah, Rancho Jalapa, COL-COR, CEIEGT, COL-TEX, UCOL, Rancho La Fama y Rancho El Carrizal) se encontraron en equilibrio en todos locus analizados. Los resultados anteriores, muestran que, en términos generales, las poblaciones se reproducen de manera aleatoria.

En el análisis por población, se observaron valores altos de heterocigosidad observada (0.666-0.800) y heterocigosidad esperada (0.627-0.840). Los resultados muestran una correlación positiva entre los valores de heterocigosidad y el número de alelos, número medio de alelos y número efectivo de alelos. Los valores de heterocigosidad obtenidos en el presente estudio fueron superiores a los

encontrados en un rebaño de Pelibuey localizado en Querétaro, México, en el que se observaron valores de 0.652 y 0.659 para la heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada, respectivamente (Álvarez *et al.*, 2012a). En otro estudio realizado en un rebaño de Pelibuey localizado en el centro de México, se observaron valores de heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada de 0.515 y 0.816, respectivamente (López, 2004). Por su parte Ocampo *et al.* (2016), al estudiar un rebaño de Pelibuey colombiano, encontraron valores de heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada de 0.72 y 0.71, respectivamente. Los altos valores promedio de heterocigosidad observada y heterocigosidad esperada alcanzados en el presente trabajo podrían atribuirse a la gran cantidad de poblaciones incluidas en el análisis, a diferencia de los estudios mencionados en los cuales sólo se analizó un rebaño.

El valor global del coeficiente de endogamia dentro de la población fue muy cercano a 0 (FIS= 0.0072), lo cual indica un muy ligero desbalance en la cantidad de heterocigotos presentes en la población global. En estudios previos realizados en ovejas Pelibuey, el FIS ha tomado valores de 0.023 (Álvarez *et al.*, 2012a) y 0.02 (Ocampo *et al.*, 2016) indicando una ligera deficiencia de heterocigotos.

Los rebaños incluidos en el presente estudio operan bajo diferentes sistemas de producción. Algunos de estos rebaños pertenecen a centros de investigación y universidades, los cuales tienen como prioridad la investigación y conservación de la raza. Algunos otros, son rebaños comerciales que están sometidos a una selección intensa con el fin de llevar a cabo un mejoramiento genético más acelerado.

A pesar de que en el presente estudio se observaron valores negativos de FIS en nueve poblaciones (IN-MOC, ITC, UV, CEIEGT, IN-MAR, Rancho El Paraíso, CEIPSA, UCOL y Cuba), únicamente en las poblaciones ITC, IN-MAR y CEIPSA este parámetro fue diferente de cero ( $P < 0.05$ ), lo que indica que en ellas existe un exceso de heterocigotos significativo. En términos generales, el FIS puede ser perturbado por la selección intensa, consanguinidad, flujo de material genético, las



mutaciones que de manera espontánea ocurren en los marcadores utilizados e incluso, por un muestreo deficiente del lote de animales (Usha *et al.*, 1995). De acuerdo con Taghi *et al.* (2017), los valores negativos de FIS pueden deberse a una heterocigosidad alta y baja presión de selección en las poblaciones, lo cual da como resultado la ausencia de endogamia en las mismas. Es importante hacer notar que siete de las nueve poblaciones con FIS negativo observadas en la presente investigación, pertenecen a centros de investigación y universidades, lo cual apoya la hipótesis de que, en esos lugares, más que buscar un mejoramiento genético a través de la selección artificial intensa, las acciones tienen como prioridad la conservación de la raza.

Entre las 15 poblaciones restantes que mostraron valores de FIS positivos (Rancho San Alberto, Rancho Garrido, Rancho Belbesah, Rancho Libertad, Rancho Jalapa, Rancho El Porvenir, UNPA, COL-COR, BUAP, COL-TEX, Rancho Santa Anita, Posta el Cuatro, Finca El Cielo, Rancho La Fama y Rancho El Carrizal). Es importante remarcar, que los valores más altos de FIS se observaron en tres poblaciones comerciales (Rancho Garrido, Rancho Libertad y Rancho El Carrizal) con valores de 0.091, 0.138 y 0.122, respectivamente, y significativamente diferentes de cero ( $P < 0.05$ ). Lo anterior significa que dichas poblaciones tienen una deficiencia de heterocigotos, lo cual podría estar causado por varios factores como selección, cruzamientos de animales emparentados o subdivisión de la población (Bhatia y Arora, 2008).

La realización de los análisis de varianza molecular permitió definir la estructura poblacional. Mediante todos los análisis realizados (con y sin estructura poblacional) se determinó que la mayor parte de la variación genética total se debió a diferencias entre individuos. Cuando no se consideró una estructura poblacional, la variación dentro de las poblaciones correspondió a 84.79%, mientras que el 15.21% estuvo explicado por las diferencias entre poblaciones. Este resultado concuerda con el FST global, cuyo valor alcanzado en este estudio fue de 0.151. El grado de diferenciación genética entre poblaciones (15.21%) fue mayor al observado en

cuatro poblaciones de ovejas criollas de Argentina, en las que se observó que la variabilidad genética atribuible a diferencias entre poblaciones fue de 7.55% (Peña *et al.*, 2017). En otro estudio realizado con ovinos criollos colombianos, se determinó que la variabilidad genética por diferencias entre poblaciones fue de 3.8% (Vivas-Ascue, 2013). Resultados comparables a los de este estudio fueron obtenidos por Lawson Handley *et al.* (2007), quienes al estudiar 29 razas de ovejas europeas observaron una variabilidad del 86.31% atribuible a diferencias entre individuos, mientras que el 13.46% restante se atribuye a diferencias entre razas.

Cuando se consideró la región geográfica de origen del rebaño, la variación dentro de las poblaciones fue de 84.97%, en tanto que la variación entre poblaciones dentro de las regiones explicó un 15.95% de la variabilidad total. Es importante remarcar que no se observó variación atribuible a las diferencias entre las regiones muestreadas. Lo anterior significa que independientemente de la cercanía o lejanía entre sí de las regiones geográficas incluidas en el estudio, no existen diferencia significativa en el material genético de los rebaños. Este resultado puede resultar hasta cierto punto lógico, debido a que en los últimos años se ha dado un flujo intenso de material genético entre las diversas regiones del país. Actualmente, las ferias y exposiciones ganaderas sirven como escaparate para que los criadores puedan comercializar el pie de cría que producen. Los animales ganadores se cotizan a precios más altos y no es raro ver a otros productores de diferentes regiones del país adquirirlos, permitiendo con ello que el material genético producido por un criador pueda estar en diferentes partes del país. Asimismo, diversas técnicas como la inseminación artificial o lavado de embriones han favorecido la obtención de material biológico a partir de individuos superiores, el cual es más fácil de transportar por todo el país.

Cuando dentro del análisis de varianza molecular jerárquico se consideró el tipo de unidades de producción de las cuales provenían las muestras (universidades y centros de investigación o productores comerciales), se observó que las diferencias dentro de las poblaciones correspondieron al 83.72%, mientras que las diferencias

entre poblaciones y tipo de unidades productivas explicaron el 13.66 y 2.62%, respectivamente, de la variación genética total. El tipo de unidades productivas como fuente de variación explica un pequeño porcentaje de la variación total. Sin embargo, este resultado apoya a aquellos obtenidos mediante otros análisis debido a que proporcionan evidencia de que el material genético de los rebaños pertenecientes a algunas universidades y centros de investigación se encuentra más conservado, lo cual tiene implicaciones importantes en la conservación de la raza.

El análisis factorial de correspondencia reveló que los tres principales componentes explican el 11.63, 11.02 y 7.87% del total de la variación. Los principales componentes separaron las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA e ITC en un grupo bien definido. Asimismo, se en la gráfica de dispersión se observa que con la excepción de las poblaciones Rancho El Paraíso, UCOL y COL-CORD, el resto de las poblaciones se agrupó en un grupo consistente. Este resultado apoya lo observado en el análisis de varianza molecular, en el cual se observó que el tipo de unidad productiva (universidades y centros de investigación o productores particulares) explica el 2.62% del total de la variación. En este análisis, llama la atención que las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA e ITC corresponden a rebaños que pertenecen a universidades y centros de investigación, lo que refuerza la hipótesis de que en este tipo de unidades de producción se lleva a cabo un manejo diferente con respecto a los productores comerciales en la conservación de la raza. Estos resultados fueron corroborados por dos análisis: el filogenético y el de estructura poblacional. Resultados similares fueron observados por Kovan (2004) quien, al estudiar diferentes razas puras o cruzadas de ovinos de Anatolia, observó que los rebaños pertenecientes a universidades e instituciones gubernamentales se agruparon juntas en el análisis factorial de correspondencia.

### **7.3 Distancias genéticas y análisis filogenético**

Las diferencias entre poblaciones fueron determinadas mediante el cálculo de las distancias genéticas imparciales de Nei. Se utilizó esta distancia porque de acuerdo con Nei, es la más indicada para modelar datos con números pequeños de individuos (Nei, 1978). Con las distancias obtenidas entre cada par de poblaciones se construyó una matriz que posteriormente fue transformada en un dendrograma (Figura 3). El dendrograma mostró que las poblaciones se agruparon en dos grupos. En el primero de ellos se observaron las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEPIPSA, ITC y UV. El otro grupo incluyó al resto de las poblaciones nacionales y al rebaño cubano. Este resultado es muy interesante, ya que las poblaciones IN-MOC e IN-MAR son considerados como los primeros rebaños establecidos en México de Pelibuey y, por lo tanto, para fines de este estudio se han considerado como las poblaciones nacionales de referencia. El hecho de que las otras cuatro poblaciones se agrupen junto con IN-MOC e IN-MAR implica que tienen una mayor relación genética con ellas. Lo anterior era un resultado que se esperaba, debido a que las seis poblaciones pertenecen a centros de enseñanza e investigación, en los cuales sus objetivos primordiales son la investigación y la conservación de la raza. Por el contrario, el segundo grupo está constituido por rebaños que también pertenecen a centros de enseñanza e investigación (BUAP, COL-TEX, UCOL, UNPA y COL-COR), todos los productores particulares y el rebaño originario de Cuba. El segundo grupo podría haberse originado por el flujo de material genético de Pelibuey que ocurre en el país de manera intensiva. En la actualidad, tecnologías como la transferencia de embriones y la inseminación artificial han permitido un mejoramiento genético acelerado (Taberlet *et al.*, 2008). Dichas tecnologías junto con el traslado de ejemplares de una unidad productiva a otra (principalmente sementales) probablemente hayan propiciado que la base genética original de la oveja Pelibuey se haya modificado por cruzamientos, como se ha ocurrido con una gran cantidad de razas locales que han sido sustituidas paulatinamente con razas más comerciales (FAO, 2011). Sin embargo, para probar dicha teoría es necesario realizar estudios más exhaustivos en los que se involucren las principales razas que

presumiblemente han erosionado el material genético de la Pelibuey original, tales como la Katahdin, Dorper, Santa Cruz o Black Belly. En este caso, el dendrograma muestra que el agrupamiento de razas no se relaciona con la ubicación geográfica de los rebaños, lo que apoya los resultados obtenidos en el análisis de varianza molecular.

#### **7.4 Análisis de estructura poblacional**

Mediante el programa STRUCTURE, se trató de establecer el número de poblaciones ancestrales que dieron origen a la oveja Pelibuey de México. STRUCTURE es uno de los programas de agrupamiento más utilizados y se aplica para detectar la estructura genética de las poblaciones (Kaeuffer *et al.*, 2007). Se trata de una herramienta muy poderosa que utiliza como base un análisis bayesiano para identificar poblaciones ancestrales, asignación de individuos a una raza o población, o bien, identificar el grado de mezcla entre poblaciones, entre otras funciones (Porras-Hurtado *et al.*, 2013).

Los resultados de STRUCTURE utilizando el modelo de mezcla con frecuencia de alelos correlacionados permitió establecer en el presente estudio la presencia de dos poblaciones ancestrales ( $K=2$ ) en las 24 poblaciones analizadas. Este resultado fue consistente con el análisis factorial de correspondencia y análisis filogenético previamente discutidos en este trabajo y sugiere que la población nacional de Pelibuey que existe en México se formó a partir de dos poblaciones ancestrales diferentes, las cuales han divergido como consecuencia de varios años de adaptación a diferentes ambientes y, principalmente, por el manejo al que han sido sometidas. En el primer clúster se observan las poblaciones IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT, CEIPSA e ITC. Cuando se analiza la probabilidad de pertenencia al clúster, todas las poblaciones de este clúster muestran una probabilidad superior al 80%, indicando que su material genético tiene un alto grado de pureza. El hecho de que en este grupo se incluyan las poblaciones nacionales de referencia IN-MOC e IN-MAR, permite inferir que estas poblaciones son las que presentan el material

genético más conservado. Tal resultado es consistente con la historia de los rebaños, en la que, a través de los registros o comunicación de los encargados, se logró saber que existe cierta relación con la población IN-MOC e IN-MAR. Asimismo, se corrobora que se trata de poblaciones cuyo objetivo primordial ha sido la investigación y la conservación de la raza. Al analizar los parámetros productivos de esas poblaciones, es posible observar que no se trata de animales productivamente sobresalientes (Segura *et al.*, 1996; Quiroz *et al.*, 2012), sin embargo, están completamente adaptados a los ambientes locales adversos y son capaces de sobrevivir en ellos.

A diferencia del análisis filogenético, la población UV no se encuentra incluida en el primer clúster. Lo anterior se debe a que en dicha población se observa una mezcla de las poblaciones ancestrales con proporciones del 38.4 y 61.6% para el primer y segundo clúster, respectivamente (Cuadro 12). La mezcla relativamente equilibrada de material genético de ambas poblaciones ancestrales probablemente propició que en el análisis filogenético la población UV fuera agrupada dentro del primer clúster, lo cual fue evidenciado al utilizar una herramienta más precisa, como lo es el análisis bayesiano.

El segundo clúster agrupó el resto de las poblaciones. Las poblaciones tuvieron una probabilidad de pertenencia que fue desde 57.7 hasta 97%. Las poblaciones que tuvieron una probabilidad de pertenencia mayor al 80% fueron Rancho Belbesah, Rancho Libertad, Rancho El Porvenir, COL-COR, BUAP, COL-TEX, Rancho Santa Anita, UCOL, Rancho La Fama y Rancho El Carrizal. Las poblaciones que tuvieron una probabilidad de pertenencia menor al 80% fueron Rancho San Alberto, Rancho Jalapa, UNPA, UV, Rancho El Paraíso, Posta El Cuatro, Finca El Cielo y Cuba. Lo anterior, indica que en esos rebaños existe una mezcla de las dos poblaciones ancestrales debido al flujo genético entre ellos.

Aunque el rebaño de Cuba se agrupó en el segundo clúster, este resultado debe tomarse con precaución debido a que el Pelibuey cubano es considerado como el ancestro directo del Pelibuey mexicano. Bajo esta perspectiva, las poblaciones que

integran el segundo clúster, exhiben un material genético más parecido al del Pelibuey cubano que al de las poblaciones nacionales de referencia. Sin embargo, se debe considerar que la introducción de la Pelibuey a México implicó la selección de algunos ejemplares, constituyendo una muestra de la diversidad genética total que en ese momento existía en los rebaños de Cuba. Dentro de las poblaciones pequeñas (como en el caso de los ejemplares introducidos a México), la deriva génica jugó un papel muy importante en la fijación o extinción de los diferentes alelos. Asimismo, las mutaciones pudieron contribuir de manera importante a la aparición de nuevos alelos dentro de la población recién formada. Ambos eventos, aunados a la selección artificial, flujo material genético, e incluso, la mezcla entre rebaños o con otras razas dieron como resultado una población con diversidad y variabilidad genética distintivas. Además, tampoco debe olvidarse que el rebaño de Cuba incluido en este trabajo, estuvo constituido por únicamente cinco individuos, lo cual no hace posible una comparación objetiva. Por lo tanto, para obtener resultados concluyentes, se debe considerar una muestra que considere varios rebaños e individuos tanto de Cuba como de México con el fin de realizar la comparación.

Si hipotéticamente, se considerara una  $K=3$ , se observa la creación de otro clúster que agrupa a las poblaciones BUAP, UV, El Paraíso, UCOL, COL-TEX y COL-COR. Interesantemente, las poblaciones IN-MOC, IN-MAR y Cuba no muestran material genético de este nuevo clúster, lo que indica que éste probablemente se originó por la aportación de material genético extraño procedente de otras razas. Finalmente, al considerar una  $K=4$ , se observa que las poblaciones se agrupan de la siguiente manera: Grupo I: IN-MOC, IN-MAR, ITC, CEIEGT y CEIPSA; Grupo II: Rancho San Alberto, Rancho Garrido, Rancho Belbesah, Rancho Libertad, COL-TEX, Rancho La Fama, Finca El Cielo y Cuba; Grupo III: Rancho El Paraíso, UCOL y COL-COR y, Grupo IV: BUAP, UV, Rancho Santa Anita, Rancho El Carrizal, UNPA y Posta El Cuatro. Independientemente de  $K$  (2-4), se observa un grupo de

poblaciones que se agrupa de manera consistente (Grupo I), lo cual permite concluir que son las que tienen el material genético más conservado con respecto al original.



## 8. CONCLUSIONES

1. La diversidad genética dentro y entre los 23 rebaños analizados de oveja Pelibuey de diferentes regiones del país es alta, lo cual puede deberse a la gran capacidad que tiene esta raza para adaptarse a las diferentes zonas agroclimáticas del país.
2. No se observó ningún efecto de la región geográfica de procedencia de las muestras en la diferenciación entre poblaciones de la oveja Pelibuey en México. Lo anterior indica que existe un flujo intenso de material genético entre todas las regiones geográficas, producto de la venta de sementales e inseminación artificial.
3. El tipo de unidad de producción (universidades e institutos de investigación o productores particulares) explicó un pequeño porcentaje (2.62%) de la variación total en las poblaciones de oveja Pelibuey en México. Lo anterior se debe en gran parte a que las instituciones educativas y de investigación dan prioridad a los proyectos de investigación y de conservación de la raza, mientras que los productores particulares han orientado sus esfuerzos a la obtención de animales más productivos.
4. El análisis filogenético basado en las distancias mínimas de Nei y el análisis factorial de correspondencia permitieron determinar que las poblaciones se agrupan en dos clústeres. En el primero se agrupan rebaños pertenecientes a universidades e institutos de investigación como IN-MOC, IN-MAR, CEIEGT-UNAM, CEIPSA-UNAM, ITC. y UV.
5. Como resultado del análisis de estructura poblacional, se estableció que existen dos poblaciones ancestrales a partir de las cuales se originó la población de oveja Pelibuey que existe en México. El grupo de poblaciones compuesto por INIFAP-Mocochá (IN-MOC), INIFAP Las Margaritas (IN-MAR), Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT) y Centro

de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción y Salud Animal (CEPIPSA), ambos pertenecientes a la UNAM y, el Instituto Tecnológico de Conkal (ITC), las cuales muestran un material genético más puro y aparentemente más conservado, por lo que se recomienda utilizar el material biológico de dichos rebaños para realizar la conservación de la raza.

## 9. REFERENCIAS

- Acero Ch, M. 2002. Posicionamiento de la carne ovina en el Mercado mundial. Memorias del II Taller sobre sistemas de producción ovina del noreste y golfo de México. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, Tamaulipas, México. Pp. 78–100.
- Agaviezor, B.O., Peters, S.O., Adefenwa M.A., Yakubu, A., Adebambo, O.A., Ozoje, M.O., Ikeobi, C.O.N., Wheto, M., Ajayi, O.O., Amusan, S.A., Ekundayo, O.J., Sanni, T.M., Okpeku, M., Onasanya, G.O., De Donato, M., Ilori, B.M., Kizilkayas, K., Imumorin, I.K. 2012. Morphological and microsatellite DNA diversity of Nigerian indigenous sheep. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. 3:38.
- Aguilar-Martínez, C.U., Berruecos-Villalobos, J.M., Espinoza-Gutiérrez, B., Segura-Correa, J.C., Valencia-Méndez, J., Roldán-Roldán, A. 2017. Origen, historia y situación actual de la oveja Pelibuey en México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 20:429–439.
- Álvarez, I., Capote, J., Traoré, A., Fonseca, N., Pérez, K., Cuervo, M., Fernández, I., Goyache, F. 2012b. Mitochondrial analysis shed lights on the origin of hair sheep. *Animal Genetics*. 44:344–347.
- Álvarez, I., Capote, J., Traoré, A., Fonseca, N., Pérez, K., Cuervo, M., Fernández, I., Goyache, F. 2012a. Genetic relationships of the cuban hair sheep inferred from microsatellite polymorphism. *Small Ruminant Research*. 104:89–93.
- Améndola, R., Castillo, E. and Martínez, P., 2005. Perfiles por país del recurso pastura/forraje. FAO. Roma, Italia, 58 pp.
- Argüello-Hernández, H.J., Cortez-Romero, C., Rojas-Martínez, R.I., Segura-León, O.L., Herrera-Haro, J.G., Salazar-Ortiz, J., Gallegos-Sánchez, J. 2014. Polimorfismos de la proteína 15 morfogénica ósea (BMP15) y su relación con el tipo de parto en la oveja Pelibuey. *Agrociencia*. 48:53–69.

- Arredondo-Ruiz, V., Macedo-Barragán, R., Molina-Cárdenas, J., Magaña-Álvarez, A.J., Prado-Rebolledo, O., García-Márquez, L.J., Herrera-Corredor, A., Lee-Rangel, H. 2013. Morphological characterization of Pelibuey sheep in Colima, México. *Tropical Animal Health and Production*. 45:895–900.
- Arroyo, L.J., Gallegos-Sánchez, J., Villa-Godoy, A., Berruecos, J.M., Perera, G., Valencia, J. 2007. Reproductive activity of Pelibuey and Suffolk ewes at 19° north latitude. *Animal Reproduction Science*. 102:24–30.
- Arteaga, C.J.D. 2007. Diagnóstico actual de los ovinos en México. Memorias del 8° Congreso Mundial de la Lana y el Cordero. Asociación Mexicana de Criadores de ovinos 2007 julio 23-24; Querétaro, México. Pp. 9–12.
- Avendaño L., Álvarez, F.D., Salomé, J., Correa, A., Molina, L., Cisneros, F.J. 2004. Evaluación de algunos rasgos productivos del Borrego Pelibuey en el noroeste de México. Resultados preliminares. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*. 38:131–136.
- Bailes, S.M., Devers, J.J., Kirby, J.D., Rhoads, D.D., 2007. An Inexpensive, simple protocol for DNA isolation from blood for high-throughput genotyping by polymerase chain reaction or restriction endonuclease digestion. *Poultry Science*, 86:102–106.
- Baumung, R., Cubric-Curik, V., Schwend, K., Achmann, R. and Sölkner, J. 2006. Genetic characterization and breed assignment in Austrian sheep breeds using microsatellite marker information. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 123:265–271.
- Beja-Pereira, A., Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Vernesi, C., Ferrand, N., Casoli, A., Goyache, F., Royo, L.J., Conti, S., Lari, M., Martini, A., Ourangh, L., Magid, A., Atash, A., Zsolnai, A., Boscato, P., Triantaphylidis, C., Ploumi, K., Sineo, L., Mallegni, F., Taberlet, P., Erhardt, G., Sampietro, L., Bertrandpetit, J., Barbujani, G., Luikart, G., Bertorelle, G. 2006. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103:8113–8118.

- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. and Bonhomme, F., 1996-2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Berruecos VJM, Valencia ZM, Castillo RH. 1975. Genética del borrego Tabasco o Peligüey. *Técnica Pecuaria en México*. 29:59–65.
- Berruecos, V.J.M. 1975. Algunos aspectos sobre la cría del borrego Tabasco. *Memorias de la XIV Reunión Anual del Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias. Secretaría de Agricultura y Ganadería*.
- Bertorelle, G., Bruford, M., Chemini, C., Cristiano, V., Hauffe, H.C. 2004. New, flexible Bayesian approaches to revolutionize conservation genetics. *Conservation Biology*. 18:1–2.
- Bhatia, S., Arora, R. 2008. Genetic diversity in Kheri—A pastarolist developed Indian sheep using microsatellite markers. *Indian Journal of Biotechnology*, 7:108–112.
- Bogucki P. The spread and early farming in Europe. *American Scientist*. 84:242–253.
- Brahi OHD, Xiang H, Chen X, Farougou S, Zhao X. 2015. Mitogenome revealed multiple postdomestication genetic mixtures of west African sheep. *Journal of Animal Breed Genetics*. 132:399–405.
- Bruford MW, Bradley DG, Luikart G. 2003. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews Genetics*. 4:900–910.
- Centro Nacional de Investigaciones Pecuarias. 1964. Informe Anual. Secretaría de Agricultura y Ganadería, pp 67–70.
- Chacón, M.E., Velázquez, R.F.J., Pérez, P.E., López, L.Y. 2009. Ovino pelibuey cubano. In: Delgado, B.J.V., Nogales, B.S. (eds). *Biodiversidad ovina iberoamericana. Caracterización y uso sustentable*. Universidad de Córdoba, Córdoba, España. 263–274.

- Chessa, B., Pereira, F., Arnaud, F., Amorim, A., Goyache, F., Mainland, I., Kao, R.R., Pemberton, J.M., Beraldi, D., Stear, M., Alberti, A., Pittau, M., Lanuzzi, L., Banabazi, M.H., Kazwala, R., Zhang, Y.P., Arranz, J.J., Ali, B.A., Wang, Z., Uzun, M., Dione, M., Olsaker, I., Holm, L.E., Saarma, U., Ahmad, S., Marzanov, N., Eythorsdottir, E., Holland, M.J., Ajmone-Marsan, P., Bruford, M.W., Kantanen, J., Spencer, T.E., Palmarini, M. 2009. Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science*. 324:532–536.
- Cortés, J., Berruecos, J.M. 1971 Estudio cromosómico del borrego Tabasco. *Técnica Pecuaria en México*. 29:59–65.
- Cymbron, T., Freeman, A.R., Malheiro, M.I., Vigne, J.D., Bradley, D.G. 2005. Microsatellite diversity suggest different histories for Mediterranean and northern european cattle populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272:1837–1843.
- De Lucas, T.L., Salvador, F.O., González, L.S. 2016. La raza Pelibuey en México. *La Revista del Borrego*. Num. 97.
- Delgado, J.V., Fresno, M.R., Camacho, M.E., Rodero, E., Barba, C. 1998. Origen e influencias del ovino canario. *Archivos de Zootecnia*. 47:511–516.
- Delgado, J.V., Perezgrovas, R., Camacho, M.E., Fresno, M., Barba, C. 2000. The wool-less canary sheep and their relationship with the present breeds in America. *Animal Genetic Resources Information*. 28:27–34.
- Earl, D.A., vonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetic Resources*, 4:359–361.
- Escobar-Chaparro, R.A., Guillén, G., Espejo-Galicia, L.U., Meza-Villalvazo, V.M., Peña-Castro, J.M., Abad-Zavaleta, J. 2017. qPCR and HRM-based diagnosis of SNP on growth differentiation factor 9 (GDF9), a gene associated with sheep (*Ovis aries*) prolificacy. *3 Biotech*. 7:204.

- Evanno, G., Regnaut, S., and Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individual using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14:2611–2620.
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10:564–567.
- FAO. 2007. *The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture*, edited by Barbara Rischkowsky & Dafydd Pilling. Rome.
- FAO. 2015. *The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture*, edited by B.D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments.
- Felsenstein, J. 2005. Phylip (phylogeny inference package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Galina, M.A., Morales, R., Silva, E., López, B. 1996. Reproductive performance of Pelibuey and Blackbelly sheep under tropical management systems in Mexico. *Small Ruminant Research*. 22:31–37.
- González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C., Ortega, E. 1992. Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. *Small Ruminant Research*. 8:225–232.
- González-Reyna, A., Valencia, J., Foote, W., Murphy, B.D. 1991. Hair sheep in Mexico: reproduction in the Pelibuey sheep. *Animal Breeding Abstracts*. 59:509–524.
- Goudet, J. 2001. FSTAT (version 2.9.3.2): a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. *F-statistics. Journal of Heredity*. 86:485–486.

- Gregorius, H.R. 1978. The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Mathematical Biosciences*. 41:253–271.
- Groeneveld, N.F., Lenstra, J.A., Eding, H., Toro, M.A., Scherf, B., Pilling, D., Negrini, R., Finlay, E.K., Jianlin, H., Groeneveld, E., Weigend S., GLOBALDIV Consortium. 2010. Genetic diversity in farm animals-a review. *Animal genetics*. 41(Suppl. 1):6–31.
- Guzmán G.R., Garza R.J., Berruecos V.J.M. 1975. Determinación de los grupos sanguíneos solubles del Borrego Tabasco o Peligüey. XII Reunión Annual del INIP, México. Pp. 10.
- Hanotte, O., Jianlin, H. 2005. Genetic characterization of livestock populations and its use in conservation decision-marking. In: *The Role of Biotechnology for the Characterization and Conservation of Crop, Forestry, Animal and Fishery Genetic Resources International Workshop*, 5–7 March 2005, Turin, Italy. Foro electrónico sobre Biotecnología, FAO. Disponible en [www.fao.org/biotech/torino05.htm](http://www.fao.org/biotech/torino05.htm).
- Hedrick, P.W. 2001 Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology*. 16:629–636.
- Hiendleder, S., Mainz, K., Plante, Y., Lewalski, H. 1998. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidence for contributions from urial and argali sheep. *Journal of Heredity*. 89:113–120.
- Hinojosa-Cuellar, J.A., Regalado-Arrazola, F.M., Oliva-Hernández, J. 2009. Crecimiento prenatal y predestete en corderos Pelibuey, Dorper, Katahdin y sus cruces en el sureste de México. *Revista Científica FCV-LUZ*. XIX:522–532.
- International Society for Animal Genetics (ISAG). 2002. Panels of markers for parentage verification tested 2001/02 ISAG comparison test.
- ISAG/FAO. 2004. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans. Measurement of domestic animal diversity:



recommended microsatellite markers. New microsatellite marker sets- Recommendations of joint ISAG/FAO Standing Committee.

Jing, Y., Han, J., Blench, R. 2008. Livestock in ancient China: an archaeozoological perspective. In: Sánchez-Mazas, A., Blench, R., Ross, M.D., Peiros, I., Lin, M. (eds). Past migrations in East Africa: matching archaeology, linguistics and genetics. Taylor and Francis. London. 427–442.

Kaeuffer, R., Réale, D., Coltman D.W., Pontier, D. 2007. Detecting population structure using STRUCTURE software: effect of background linkage disequilibrium. *Heredity*. 99:374–380.

Kalinowsky, S.T., Taper, M.L., Marshall, T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, 16:1099–1106.

Kopelman, N.M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N.A., Mayrose, I. 2015. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging populations structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources*. 15:1179–1191.

Kovan, E. 2004. Genetic diversity of native and crossbreed sheep in Anatolia. PhD thesis. The Graduate School of Natural and Applied Sciences. Middle East Technical University.

Landers, J.G., Robinson, B.M. 2006. Slaves, subjects and subversives: blacks in colonial Latin America. University of New Mexico Press, Albuquerque N. M., USA.

Lawson Handley, L.J., Byrne, K., Santucci, F., Townsend, S., Taylor, M., Bruford, M.W., Hewitt, G.M. Genetic structure of European sheep breeds. *Heredity*. 99:620–631.

López, M.C.A., 2004. Evaluación de la diversidad genética de razas de ovinos en México mediante el uso de marcadores microsatélites (tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional).

- Maca-Meyer, N., González, A.M., Pestano, J., Flores, C., Larruga, J.M., Cabrera, V.M. 2003. Mitochondrial DNA transit between west Asia and north Africa inferred from U6 phylogeography. *BMC Genetics*. 4:15–25.
- Macedo, R., Alvarado, A. 2005. Efecto de la época de monta sobre la productividad de ovejas Pelibuey bajo dos sistemas de alimentación en Colima, México. *Archivos de Zootecnia*. 54:51–62.
- Macedo, R., Arredondo, V. 2008. Efecto del sexo, tipo de nacimiento y lactancia sobre el crecimiento de ovinos Pelibuey en manejo intensivo. *Archivos de Zootecnia*. 57:219–228.
- Magaña-Monforte, J.G., Huchin-Cab, M., Ake-López, R.J., Segura-Correa, J.C. 2013. A field study of reproductive performance and productivity of Pelibuey ewes in southeastern Mexico. *Tropical Animal Health and Production*. 45:1771–1776.
- Malpaux, B., Viguié, C., Skinner, D.C., Thiéry, J.C., Chemineau, P. 1997. Control of the circannual rhythm of reproduction by melatonin in the ewe. *Brain Research Bulletin*. 44:431–438.
- Martín, Q.M. 2005. Migración Cuba-México. Centro de Estudios de Migraciones Internacionales. La Habana, Cuba. Disponible en: <http://bibliotecavirtual.clacso.org.ar/ar/libros/cuba/cemi/migcumx.pdf>. Fecha de consulta: noviembre de 2016.
- Mason, I.L. 1980. Prolific tropical sheep. FAO. Animal Production and Health Paper 17. Roma. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/004/X6517E/X6517E00.htm>. Fecha de consulta: noviembre de 2016.
- Meadows, J.R. 2014. Sheep: domestication. In: Smith C (ed) *Encyclopedia of Global Archaeology*. Springer, New York, USA. 6596–6600.
- Meadows, J.R., Cemal, I., Karaca, O., Gootwine, E., Kijas, J.W. 2007. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of near east. *Genetics*. 175:1371–1379.

- Meadows, J.R., Hiendleder, S., Kijas, J.W. 2011. Haplogroup relationships between domestic and wild sheep resolved using a mitogenome panel. *Heredity*. 106:700–706.
- Montalvo, M.P., Romualdo, M.J.G., Sierra, V.A., Ortiz, O.J., Hernández, Z.J., Medrano, H.A. 2009. El ovino Pelibuey en el trópico mexicano. In: Delgado, B.J.V., Nogales, B.S. (eds). *Biodiversidad ovina iberoamericana. Caracterización y uso sustentable*. Córdoba, España. 363–375.
- Muigai, A.W., Hirbo, J., Rege, J.O., Sarkey, S., Blackburn, H.D., Hanotte, O. 2002. Genetic diversity and relationships of hair sheep breeds of the Americas: first results. *World Congress of Genetics Applied in Livestock Production*. 33:573–576.
- Muigai, A.W.T., Hanotte, O. 2013. The origin of African sheep: archaeological and genetic perspective. *African Archaeological Review*. 30:39–50.
- Muñoz, E.C. 2002. El ovino en América. Participación del merino en la formación de la cabaña americana. V Congreso Iberoamericano de razas autóctonas. La Habana, Cuba. Noviembre de 2002.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89:583–590.
- Neubauer, V., Vogl, C., Seregi, J., Sáfar, L., Brem, G., 2015. Genetic diversity and population structure of Zackel sheep and other Hungarian sheep breeds. *Archives Animal Breeding*. 58:343–350.
- Notter, D.R. 1999. The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. *Journal of Animal Science*. 77:61–69.
- Ocampo, R., Cardona, H., Martínez, R. 2016. Genetic diversity of Colombian sheep by microsatellite markers. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 76:40–47.
- Organismo de la Unidad Nacional de Ovinocultores. 2016. Evaluaciones genéticas en ovinos. Catálogo de sementales de alto valor genético.

- Partida, P.J.A., Martínez, R.L. 2010. Composición corporal de corderos Pelibuey en función de la concentración energética de la dieta y del peso al sacrificio. *Veterinaria México*. 41:177–190.
- Pedrosa, S., Uzun, M., Arranz, J.J., Gutiérrez-Gil, B., San Primitivo, F., Bayón, Y. 2005. Evidence of three maternal lineages in near Eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proceedings of The Royal Society B*. 272:2211–2217.
- Peña, S., Martínez, A., Villegas-Castagnasso, E., Aulicino, M., Género, E.R., Giovambattista, G., Martínez, R.D. 2017. Caracterización genética de cuatro poblaciones de ovinos criollos de Argentina. *Journal of Basic and Applied Genetics*. XXVIII:43–55.
- Pisayatian, N., Kinghorn, B.P. 2003. Balancing genetic diversity, genetic gain and population viability in conservation programs. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 120:137–149.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. and Donnelly, P. 2000. Inference of populations structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155:945–959.
- Porras-Hurtado, L., Ruíz, Y., Santos, C., Phillips, C., Lareu, M.V., Carracedo, A. 2013. An overview of STRUCTURE: applications, parameter settings and supporting software. *Frontier in Genetics*. 4:98. doi: 10.3389/fgene.2013.00098.eCollection 2013.
- Qu, D., Yang, Z., Guo, X., Mao, Y., Sun, W., Gen, R., Ma, Y., Ren, X., Chang, G., Huang, D. and Chang, H. 2007. Study of polymorphisms of microsatellite DNA of six Chinese indigenous sheep and goat breeds. *Frontiers of Agriculture in China*, 1:472–477.
- Quiroz, J., Guerrero, G., Oliva, J., Granados, L., Barrón, M. 2012. Evaluación genética de características de crecimiento del ovino Pelibuey en Tabasco, México. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*. 2:355–360.
- Rambaut, A. 2009. FigTree version 1.3.1 [computer program] <http://tree.bio.ed.ac.uk>.

- Raymond, M., Rousset, F., 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86:248–249.
- Reist-Marti, S.B., Simianer, H., Gibson, J., Hanotte, O., Rege, J.E. 2003. Weitzman's approach and conservation of breed diversity: an application to African cattle breeds. *Conservation Biology*. 17:1299–1311.
- Rezaei, H.R., Naderi, S., Chintauan-Marquier, I.C., Taberlet, P., Virk, A.T., Naghash, H.R., Rioux, D., Kaboli, M., Pompanon, F. 2010. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Molecular Phylogenetics Evolution*. 54:315–326.
- Rodríguez, J.P. 1997. The historical encyclopedia of world slavery. Volume I. ABC-CLIO Inc., Santa Barbara, Cal., USA.
- Roldán, R.A., 2015. Identificación de ovejas Pelibuey con actividad reproductiva continua mediante polimorfismos de ADN (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roldán-Roldán, A., García-Martínez, E., Del Río-Araiza, V., Berruecos-Villalobos, J.M., Zarco-Quintero, L.A., Valencia, J. 2016. Edad a la pubertad en corderas Pelibuey, hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua, nacidas fuera de temporada. *Agrociencia*. 50:441–448.
- Romualdo, J.G., Sierra, A.C., Ortiz, J.R., Hernández, J.S. 2004. Caracterización morfométrica del ovino Pelibuey local en Yucatán, México. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 12 (Supp. 1):26–31.
- Rousset, F., 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8:103–106.
- Ruz, J.G. 1963. Modificaciones de la piel y capa lanosa en los borregos de Tabasco. 1ª Reunión Anual del Centro Nacional de Investigaciones Pecuarias. SAG. México.

- Ruz, J.G. 1966. Estudio del ovino tropical "Peligüey" del sureste de México y sus cruizas con ovinos Merino. Tesis profesional. Escuela Nacional de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, Mexico.
- Ryder, M.L. 1981. A survey of European primitive breeds of sheep. *Annales de Génétique et de Sélection Animale*. 13:381–418.
- Ryder, M.L. 1984. Sheep. In: Mason, I.L. (editor). *Evolution of domesticated animals*. Longman, London. 63–85.
- Santiago-Moreno, J., Toledano-Díaz, A., Gómez-Brunet, A., López-Sebastián, A. 2004. El muflón europeo (*Ovis orientalis musimon* Schreber, 1782) en España: consideraciones históricas, filogenéticas y fisiología reproductiva. *Galemys*. 16:3–20.
- Segura, J.C., Sarmiento, L., Rojas, O. 1996. Productivity of Pelibuey and Blackbelly ewes in Mexico under extensive management. *Small Ruminant Research*. 1996.21:57–62.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Población ganadera ovina 2006-2015. Consultado en enero de 2017. Disponible en: <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/166001/ovino.pdf>. Fecha de consulta: diciembre de 2016.
- Sun, W., Chang, H., Tsunoda, K., Musa, H., Ma, Y., Guan, W. 2010. Analysis of geographic and pairwise genetic distances among sheep populations. *Biochemical Genetics*. 48:376–384.
- Taberlet, P., Valentini, A., Rezaei, H.R., Naderi, S., Pompanon, F., Negrini, R. and Ajmone-Marsan, P. 2008. Are cattle, sheep and goats endangered species? *Molecular Ecology*, 17:275–284.
- Taghi, V.E.M., Mohammadabadi, M. and Esmailizadeh, A. 2017. Using microsatellite markers to analyze genetic diversity in 14 sheep types in Iran. *Archives Animal Breeding*, 60:183–189.

- Toro, M.A., Caballero, A. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Science.* 360:1367–1378.
- Ulloa-Arvizu, R., Gayosso-Vázquez, A., Alonso, M.R.A. 2009. Origen genético del ovino criollo mexicano (*Ovis aries*) por el análisis del gen del Citocromo C Oxidasa subunidad I. *Técnica Pecuaria en México.* 47:323–328.
- Usha, A.P., Simpson, S.O., Williams, J.L. 1995. Probability of random sire exclusion using microsatellite markers for parentage verification. *Animal Genetics.* 26:155–161.
- Valencia, J., Porras, A., Mejía, O., Berruecos, J.M., Trujillo, J., Zarco, L. 2006. Actividad reproductiva de la oveja Pelibuey durante la época del anestro: influencia de la presencia del macho. *Revista Científica, FCV-LUZ.* XVI:136–141.
- Valencia, Z.M., González, P.E. 1983. Pelibuey sheep in Mexico. In: Fitzhugh, H.A., Bradford, G.E. (eds). *Hair sheep of western Africa and the Americas. A genetic resource for the tropics.* Westview Press, Inc. Colorado. USA: 55–73.
- Valencia, Z.M., Salinas, T.E., Berruecos, V.J.M. 1974. Crecimiento y productividad del borrego Tabasco o Peligüey al año de edad. Resumen de la XI Reunión Anual del Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias. SAG. Pp 2.
- Vermeersch, P.M., Van Peer, P., Moeyersons, J., Van Neer, W. 1996. Neolithic occupation of the Sodmein area, Red Sea Mountains, Egypt. En: *Aspects of African archaeology.* Pwiti G, Sopher R (Eds) Papers from the 10th Congress of Pan-African Association for Prehistory and related studies. Harare: University of Zimbabwe Publications.
- Vilaboa, A.J., Bozzi, R., Díaz, R.P., Bazzi, L. 2010. Conformación corporal de las razas ovinas Pelibuey, Dorper y Kathadin en el estado de Veracruz, México. *Zootecnia Tropical.* 28:321–328.
- Vivas-Ascue, N.J. 2013. Diversidad genética de ovinos criollos colombianos. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias.

- Weir, W.B.S., Cockerman, C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38:1358–1370.
- Wildeus, S. 1997. Hair sheep genetic resources and their contribution to diversified small ruminant production in the United States. *Journal of Animal Science*. 75:630–640.
- Wilson, R.T. 1991. Small ruminant production and the small ruminant resource in tropical Africa. *Animal production and health paper No. 88*. Rome: FAO.
- Yeh, F.C., Yang, R.C., Boyle, T., 1999. POPGENE version 1.31. Microsoft Windows based freeware for population genetic analysis, (University of Alberta and the Centre for International Forestry Research, Edmonton).
- Zavala, E.R., Ortiz, O.J.R., Ramón, U.J.P., Montalvo, M.P., Sierra, V.A., Sanginés, G.J.R. 2008. Pubertad en hembras de cinco razas ovinas de pelo en condiciones de trópico seco. *Zootecnia Tropical*. 26:465–463.
- Zeder, M.A. 2008. Domestication and early agricultura in the Mediterranean basin: origins diffusion, and impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105:11597–11604.