

ESTUDIO GENÉTICO DE LA RAZA BOVINA CRIOLLA CASANARE DE COLOMBIA Y SU RELACIÓN CON OTRAS RAZAS

Genetic Study of the Colombian Criollo Breed Casanare and its Relationship With Others Breeds

Héctor Sastre¹, Evangelina Rodero², Antonio Rodero³, Pedro Azor³, Néstor Sepúlveda⁴,
Mariano Herrera² y Antonio Molina³

¹Facultad de Ciencias Agropecuarias. Escuela de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad de Los Llanos. Villavicencio. Colombia. ²Departamento de Producción Animal. ³Departamento de Genética. Facultad de Veterinaria, Universidad de Córdoba (España). Campus Universitario de Rabanales. 14001. Córdoba (España). ⁴Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales. Universidad de la Frontera. Temuco (Chile). E-mail: nestor@ufro.cl

RESUMEN

Se estudió la variabilidad genética de la raza Criolla Casanare de Colombia y sus relaciones con poblaciones cruzadas Cebú x Criollo, Cebú puro y Pardo Alpino. Para ello, mediante amplificación por PCR, se han analizado 22 microsatélites en 79 individuos (54 Casanare; 14 Cebú, 8 cruzados y 3 de Pardo Alpino). El número medio de heterocigotos observados y el número medio de alelos por locus fueron mayores en la población Criolla Casanare que en el resto, con valores de 0,72 y próximos a 0,70, respectivamente. Sólo el 3,6% de la variabilidad observada pudiera ser debida a diferencias entre los distintos grupos raciales (F_{ST} global= 0,03634; $P < 0,01$). La matriz de distancias genéticas mostró más proximidad entre los Criollos Casanare y los cruzados, que entre éstos y los Cebú. Se constató la influencia del Cebú sobre la actual raza Casanare que se encuentra en la actualidad en grave peligro de extinción.

Palabras clave: Bovinos criollos, microsatélites, diversidad génica.

ABSTRACT

The genetic variability of the Creole Casanare breed of Colombia and its relations with crossed populations Zebu x Creole, pure Cebu and Brown Swiss was studied. For it, by means of PCR amplification, 22 microsatellites have been analyzed in 79 individuals (54 Creole Casanare; 14 Zebu, 8 crossed Zebu x Creole and 3 Brown Swiss). The average of heterozygotes observed and the average number of alleles per locus they were

major in the population Creole Casanare that in the rest with values of 0.72 and close to 0.70 respectively. Only 3.6% of the observed variability it could be due to differences between the different racial groups (global F_{ST} = 0.03634; $P < 0.01$). The matrix of genetic distances showed more proximity between the Creole Casanare and the crossed ones that between these and Zebu. The influence of the Zebu on the current breed Casanare was stated, who is at present in serious danger of extinction.

Key words: Creole cattle, microsatellites, genetic diversity.

INTRODUCCIÓN

En Colombia, existen hasta la fecha siete razas de ganado criollo, que la colocan en el primer lugar de la diversidad bovina en América Latina. Esta diversidad racial pudiera deberse a las distintas razas, de procedencia principalmente española [19], que incidieron en su formación y a las adaptaciones que éstas necesitaron para sobrevivir en las diferentes regiones colombianas. En la región de la Orinoquia Colombiana se desarrollaron dos razas, una ellas la raza Criolla Casanare. Aunque desde 1940 el Gobierno Nacional, a través del Ministerio de Agricultura viene desarrollando planes de conservación de los recursos genéticos bovinos, éstos no han incluido a la raza Criolla Casanare, por lo que no ha sido estudiada en toda su potencialidad, razón por la que su estudio, conservación, multiplicación, difusión y utilización son necesarias.

Con la introducción de *Bos indicus* o ganado Cebú, desde principios del siglo XX, y especialmente en la década de los cincuenta [30,33], comenzaron los cruzamientos; los buenos

resultados mostrados por efecto del vigor híbrido, producto del cruce de machos Cebú con hembras Criollas, fueron mal interpretados, de tal forma que se le atribuyó todo el valor al *Bos indicus*, desconociendo el aporte genético del Criollo Casanare y de la interacción entre ambos. Se utilizaron toros Cebú en todas las ganaderías; en la actualidad, la raza Criolla Casanare está a punto de desaparecer por los sucesivos cruces de absorción. La situación del Criollo Casanare es preocupante ya que, según los criterios de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación (F.A.O.) [35], una población de bovinos se considera en riesgo de extinción cuando existen menos de 1000 hembras y 20 machos en edad reproductiva. En el Banco Mundial de Datos de la F.A.O contenido en el Sistema de Información sobre la Diversidad de Animales Domésticos (DAD-IS) [<http://www.fao.org/dad-is>], consta que en 1986 el censo de Criollo Casanare era de 1951 reses, y en 1999 aumentó a 5550 animales, posiblemente debido a que en este último censo se incluyeron también cruces con cebuínos. En la actualidad, lo cierto es que en el Departamento de Casanare, el número de animales criollos se ha reducido a tal punto que sólo quedan cuatro ganaderías como núcleos criollos puros, con menos de 100 reses cada una [34].

El objetivo del presente trabajo fue comparar, mediante microsatélites de ADN, y con vistas a su diferenciación, los animales de raza Criolla Casanare con Cebú puro, con cruces de Cebú X Casanare y con Pardo Alpina, poblaciones éstas que mayor incidencia tienen en las ganaderías donde se cría el Casanare.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó un muestreo en tres ganaderías, en dos de las cuales se controló el 100% de los efectivos Criollos. En total, se tomaron 79 muestras sanguíneas, provenientes de 54 animales Criollo Casanare, 8 cruzados Cebú X Criollo, 14 Cebú puro y 3 Pardo Alpino. Las muestras de sangre se obtuvieron mediante venopunción yugular y, para facilitar su transporte, se impregnaron inmediatamente en papel secante. Los análisis se realizaron en el laboratorio de ADN del Departamento de Genética de la Universidad de Córdoba, España. La extracción de ADN se realizó mediante el Kit Bloodclean® del laboratorio Biotools (Biotechnological and Medical Laboratories, S.A. Madrid, España), según el protocolo descrito por el fabricante en el kit. Se utilizaron 22 microsatélites (TABLA I), todos ellos incluidos en la lista propuesta para estudios de la diversidad genética en ganado vacuno por la F.A.O. (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación) [15] y la I.S.A.G. (Sociedad Internacional para la Genética animal) [<http://www.I.S.A.G.org.uk/>].

Los microsatélites fueron amplificados mediante la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) a través de un protocolo de amplificación, que comprendió 55°C de temperatura de acoplamiento de los primers y 2,5 mM de MgCl₂.

Para determinar el tamaño de los fragmentos obtenidos mediante la PCR, se sometieron éstos a electroforesis en gel de poliacrilamida 6% y se secuenciaron en el equipo Abi Prism® 373 (Applied Biosystem Foster City, S.A. EUA). Para la tipificación e identificación de alelos se usaron los programas Genescan Analysis (Genescan 672 v.2.0.2) y Genotyper 3.7. Mediante los programas Genetix 4.02 [8] y Fstat 2.9.3 18, se calcularon los parámetros más comunes derivados de datos genéticos como son: las frecuencias alélicas, el número medio de alelos por locus, la riqueza alélica, los estadísticos F de Wright [43], el flujo génico y las distancias genéticas de Nei 28. También se calcularon la heterocigosidad observada y esperada bajo el supuesto de equilibrio de Hardy-Weinberg, la heterocigosidad media o proporción media de heterocigotos por locus en la población, y la heterocigosidad esperada insesgada o corregida para cada población mediante la ecuación de Nei y Roychoudhury [29], en la que F_{ST} se puede corregir para el error de muestreo por $F'_{ST} = F_{ST} - (1/2 N_i)$ como estimación de la heterogeneidad genética entre poblaciones, siendo N_i el tamaño total de la muestra. El flujo génico (Nm , número medio de inmigrantes que entra por generación) se calculó por la expresión:

$$Nm = \left[\left(\frac{1}{F'_{ST}} \right) - 1 \right] / 4$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como se expresa en la TABLA II, la raza Criolla Casanare es la que presenta mayor variabilidad en función del número de alelos, estando la población de Cebú, más estabilizada; en el cruce de ambos disminuye aún más el número de alelos. Lógicamente, al tener un escaso tamaño muestral, las menores frecuencias alélicas y el menor número de alelos se encontraron en las muestras de Pardo Alpina.

A diferencia de lo encontrado por Bedoya y col. [7], en el presente trabajo el número medio de alelos por locus (NPA) obtenido en la raza Casanare (8,54), fué superior al, que presentó el Cebú y su cruce con Casanare (6,59 y 5,77, respectivamente).

El NPA aquí estimado para la raza Criolla Casanare fue mayor que otros obtenidos por diversos autores en razas bovinas europeas de distinta localización. De este modo, resultó superior a los de las razas francesas estudiadas por Moazami-Goudarzi y col. [24] (6,0-7,7), a los de las italianas reportadas por Ciampolini y col. [12] (6,5-8,0), y especialmente elevado en relación a los obtenidos por MacHugh y col. [23] en razas británicas (3,4-3,8). Es algo menor a los valores que Arranz y col. [2] calcularon en sobre razas Españolas (9,95). Sin embargo, obtuvo un valor muy superior al encontrado por Bedoya y col. [7] para el conjunto de razas colombianas (3 alelos), si bien los autores anteriormente citados emplearon un número de muestras de Criolla Casanare muy bajo (4 animales) a lo que se puede atribuir el reducido NPA que encontraron.

TABLA I
PANEL DE MICROSATÉLITES PARA BOVINOS EMPLEADOS EN EL PRESENTE ESTUDIO/
 MICROSATELLITES PANEL FOR THE BOVINE USSED IN THIS STUDY

No	Marcadores	Cromosoma	Secuencias de primers (5'-3')
1	INRA005 (D12S4)	12	CAATCTGCATGAAGTATAAATAT CTTCAGGCATACCCTACACC
2	INRA063 (D18S5)	18	ATTTGCACAAGCTAAATCTAACC AAACCACAGAAATGCTTGGAAAG
3	MM12 (D9S20)	9	CAAGACAGGTGTTTCAATCT ATCGACTCTGGGGATGATGT
4	HEL9 (D8S4)	8	CCCATTAGTCTTCAGAGGT CACATCCATGTTCTCACCAC
5	CSRM60 (D10S5)	10	AAGATGTGATCCAAGAGAGAGGCA AGGACCAGATCGTGAAAGGCATAG
6	CSSM66 (D14S31)	14	ACACAAATCCTTTCTGCCAGCTGA AATTTAATGCACTGAGGAGCTTGG
7	HAUT24 (D22S26)	22	CTCTCTGCCTTTGTCCCTGT AATACACTTTAGGAGAAAAATA
8	HAUT27 (D26S21)	26	TTTTATGTTTCAATTTTTGACTGG AACTGCTGAAATCTCCATCTTA
9	ETH10 (D5S3)	5	GTTTCAGGACTGGCCCTGCTAACA CCTCCAGCCCACTTTCTCTTCTC
10	INRA032 (D11S9)	11	AAACTGTATTCTCTAATAGCAC GCAAGACATATCTCCATTCTTT
11	INRA023 (D3S10)	3	GAGTAGAGCTACAAGATAAACTTC TAACTACAGGGTGTTAGATGAACTCA
12	BM1818 (D23S21)	23	AGCTGGGAATATAACCAAAGG AGTGCTTTCAAGGTCCATGC
13	BM1824 (D1S34)	1	GAGCAAGGTGTTTTTCCAATC CATTCTCCAAGTCTTCTCTTG
14	HEL13 (D11S15)	11	TAAGGACTTGAGATAAGGAG CCATCTACCTCCATCTTAAC
15	ILSTS006 (D7S8)	7	TGTCTGATTTTCTGCTGTGG ACACGGAAGCGATCTAAACG
16	BM1314	22	TTCCTCCTCTTCTCTCCAAAC ATCTCAAACGCCAGTGTGG
17	SPS115 (D15)	15	AAAGTGACACAACAGCTTCTCCAG AACGAGTGCCTAGTTTGGCTGTG
18	TGLA53 (D16S3)	16	GCTTTCAGAAATAGAAAGCATTCA ATCTTCACATGATATTACAGCAGA
19	TGLA122 (D21S6)	21	CCCTCCTCCAGGTAATCAGC AATCACATGGCAAATAAGTACATAC
20	TGLA126 (D20S1)	20	CTAATTTAGAATGAGAGAGGCTTCT TTGGTCTCTATTCTCTGAATATTCC
21	TGLA227 (D18S1)	18	CGATTCCAAATCTGTTAATTTGCT ACAGACAGAACTCAATGAAAGCA
22	INRA037	10	CATCCTGCTTATATTTAACCAC AAAATTCATGGAGAGAGAAAC

TABLA II
NÚMERO DE ALELOS POR LOCUS EN CADA GRUPO
RACIAL/ NUMBER OF ALLELES BY LOCUS FOR EACH
RACIAL GROUP

Locus	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Total
	n=54	n=14	n=8	n=3	
BM 1824	5	4	4	3	5
HAUT 27	8	5	5	4	8
INRA 32	9	10	6	4	10
MM 12	10	8	7	4	13
TGLA 227	10	8	6	3	10
BM 1314	8	7	7	3	10
BM 1818	8	7	6	3	10
ETH 10	8	6	6	4	8
HAUT 24	11	7	4	4	11
ILSTS6	8	6	5	5	9
INRA 5	4	3	2	2	4
INRA63	5	4	4	3	5
SPS115	7	5	7	4	7
TGLA122	11	9	6	5	13
TGLA 126	7	6	4	4	8
CSRM60	9	7	9	4	12
CSSM66	10	9	10	5	11
HEL13	6	5	4	3	6
HEL9	12	7	7	4	12
INRA23	10	9	7	4	12
INRA37	9	6	5	4	9
TGLA53	13	7	6	5	15
NPA	8,54	6,59	5,77	3,81	9,45

Grupo 1: Criolla Casanare; Grupo2: Cebú; Grupo3: Cebú X Criolla; Grupo 4: Parda Alpina. NPA: Numero medio de alelos/locus.

También es inferior, al valor medio de 11,58 que Barrera y col. [5] obtuvieron para las razas criollas colombinas. Recientemente, estos mismos autores [6] han estimado un valor de NPA de tan sólo 5,56 para la raza Criolla Casanare, si bien el número de marcadores analizados fue menor [14]. La F.A.O. recomienda aproximarse al número de 30 microsateélites para los estudios de diversidad genética de animales domésticos [14].

En coincidencia con los resultados del presente estudio, otras investigaciones de la variabilidad genética de las razas Criollas Colombianas, a partir del análisis de ADN mitocondrial, revelan que la diversidad de estas razas es superior a la de las Europeas y Africanas y comparable con las de Oriente Próximo [11]. Mediante ADN de microsateélites, otros autores [16], también han encontrado valores de diversidad elevados en Iberia, los cuales pudieran ser explicados por limitada influencia africana, pero que también puede haberse influido por ingreso genético o migración de animales del "Fértil Creciente".

TABLA III
RIQUEZA ALÉLICA POR LOCUS Y POR GRUPO RACIAL/
ALLELIC RICHNESS BY LOCUS AND BREED GROUPING

Locus	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Total
	n=54	n=14	n=8	n=3	
BM 1824	2,569	2,465	2,681	2,333	2,644
HAUT 27	2,700	2,061	2,566	3,200	2,595
INRA 32	3,042	3,374	3,213	3,000	3,141
MM 12	3,248	2,786	3,299	3,200	3,282
TGLA 227	2,904	3,004	3,092	2,600	2,924
BM 1314	2,908	3,220	3,099	2,600	2,989
BM 1818	2,728	3,048	2,995	2,600	2,903
ETH 10	3,178	2,790	2,970	3,000	3,114
HAUT 24	2,860	3,282	2,610	3,000	3,033
ILSTS6	2,839	2,606	2,897	3,600	2,871
INRA 5	2,721	2,182	2,000	2,000	2,691
INRA63	2,654	2,443	2,704	2,600	2,672
SPS115	2,599	2,535	3,084	3,000	2,642
TGLA122	3,083	3,356	2,895	3,600	3,149
TGLA 126	2,841	2,938	2,402	3,200	2,906
CSRM60	3,051	2,612	3,442	3,000	3,098
CSSM66	3,250	3,249	3,578	3,600	3,331
HEL13	2,569	2,703	2,759	2,333	2,761
HEL9	3,220	2,999	3,063	3,200	3,239
INRA23	2,863	3,191	3,172	3,000	2,986
INRA37	2,641	2,897	3,145	3,000	2,835
TGLA53	2,971	2,616	3,081	3,600	2,948

Grupo1: Criolla Casanare; Grupo2: Cebú; Grupo3: Cebú X Criolla; Grupo4: Parda Alpina.

De todas formas, el NPA obtenido en el presente trabajo podrían estar condicionado por el tamaño muestral (n), por lo que en la TABLA III se expone la riqueza alélica que corrige para este efecto siendo un buen indicador de la variabilidad genética. La riqueza alélica es la medida de la número de alelos independientemente del tamaño muestral y permite comparar esta cantidad entre muestras de diferente tamaño como es el caso.

De la comparación de ambas TABLAS (II y III), se puede deducir que el mayor número de alelos encontrados en la raza Casanare con respecto a los otros grupos se debe, en gran parte al efecto de n. Corregida para este efecto, la riqueza alélica ofrece el valor máximo a la raza Parda Alpina, lo cual es explicable por la amplia difusión mundial de esta raza que propiciaría una mayor variabilidad genética frente a otras como la Casanare, muy local y próxima a la extinción.

Los resultados del presente estudio apuntan a una elevada riqueza alélica en la raza Criolla Casanare, que puede atribuirse

a su naturaleza criolla, originada a partir de razas españolas. Azor y col. [3] calcularon riquezas alélicas de las razas bovinas andaluzas en peligro de extinción: Pajuna, Berrenda en Colorado, Berrenda en Negro y Cárdena de 2,59; 2,27; 2,71 y 2,72, respectivamente. Entre estas razas se ha postulado que pudiera encontrarse el origen de muchas de las razas bovinas de América, incluida la Casanare [33]. La riqueza alélica de las andaluzas resultó próxima, pero inferior a la de la colombiana.

La heterocigisidad no está tan condicionada por los errores de muestreo como el número de alelos, y cuando se trabaja con un censo poblacional bajo puede ser una buena medida de la variabilidad genética [3]. En la TABLA IV se expone, para cada grupo racial y cada locus, la heterocigisidad observada y esperada bajo supuesto de equilibrio genético, estando además esta última corregida para errores de muestreo según Nei y Roychoudhury [29].

En la mayoría de los casos, los valores esperados superaron a los observados, lo que indica cierta tendencia a la consanguinidad, que queda algo menos manifiesta en la raza Casanare, ya que el número de *loci* cuya heterocigisidad observada excede a la esperada son: ocho en la Criolla Casanare, cinco en el Cebú, cinco en el Cruce de Cebú X Criolla Casanare, y nueve en la Pardo Alpina.

La heterocigisidad sobre todos los *loci* encontrada en la Casanare fué superior a la de otras razas de ganado vacuno centroeuropeas (0,49-0,68) [21], británicas (0,466) [23], francesas (0,62) [24] e italianas, en las que incluso se detectó un déficit de heterocigotos [12]. También fue superior a la del conjunto de razas criollas colombianas, en las que se ha estimado una H_o de 0,67 [7]. Sin embargo, resultó menor que lo encontrado por Arranz y col. [2], para las razas Españolas que tienen una heterocigisidad media de 0,74.

TABLA IV
HETEROCIGISIDAD OBSERVADA Y ESPERADA (ASUMIENDO EQUILIBRIO GENÉTICO Y CORREGIDAS PARA MUESTREO) POR LOCUS, GRUPO RACIAL Y SOBRE TODOS LOS LOCII HETEROCIGOUSITY OBSERVED AND EXPECTED (ASSUMING GENETIC EQUILIBRIUM AND CORRECTED FOR SAMPLE) IN EACH LOCUS, BREED GROUPING AND IN THE TOTAL LOC.I.

Locus	Grupo 1 n=54		Grupo 2 n=14		Grupo 3 n=8		Grupo 4 n=3	
	He'	Ho	He'	Ho	He'	Ho	He'	Ho
BM 1824	0,6872	0,8113	0,6667	0,7143	0,7417	0,6250	0,6000	0,6667
HAUT 27	0,7153	0,7143	0,4841	0,5000	0,6667	0,5000	0,8667	0,3333
INRA 32	0,8160	0,7924	0,8862	0,7857	0,8583	0,7500	0,8000	1,0000
MM 12	0,8678	0,8519	0,7415	0,6154	0,8750	0,8750	0,8667	1,0000
TGLA 227	0,7808	0,8077	0,7989	0,7143	0,8250	0,8750	0,7333	0,6667
BM 1314	0,7813	0,7170	0,8571	0,9286	0,8250	0,6250	0,7333	0,3333
BM 1818	0,7252	0,7358	0,8148	0,7857	0,8083	0,6250	0,7333	0,3333
ETH 10	0,8474	0,8704	0,7566	0,7857	0,8000	0,6250	0,8000	0,6667
HAUT 24	0,7656	0,6250	0,8693	0,111	0,7111	0,4000	0,8000	0,4000
ILSTS6	0,7707	0,7736	0,7007	0,7143	0,7802	0,5414	0,9333	1,0000
INRA 5	0,7466	0,6279	0,5909	0,5000	0,5000	0,5000	0,6000	1,0000
INRA63	0,7226	0,5098	0,6523	0,6154	0,7473	0,8571	0,7333	0,6667
SPS115	0,6833	0,6154	0,6831	0,5385	0,8132	0,8571	0,8000	0,6667
TGLA122	0,8228	0,7736	0,8836	0,8571	0,7750	0,6250	0,9333	0,6663
TGLA 126	0,7653	0,7547	0,7884	0,7857	0,6364	0,8333	0,8667	0,3333
CSRM60	0,8139	0,8519	0,6958	0,6429	0,9000	0,8750	0,8000	1,0000
CSSM66	0,8620	0,8868	0,8598	0,8571	0,9250	0,8750	0,9333	1,0000
HEL13	0,6839	0,7555	0,7381	0,7143	0,7582	0,7143	0,6000	0,3000
HEL9	0,8534	0,7358	0,8042	0,5000	0,8167	0,8750	0,8667	0,6667
INRA23	0,7627	0,6667	0,8413	0,7857	0,8333	0,8333	0,8000	0,6667
INRA37	0,7078	0,5490	0,7846	0,7692	0,8485	0,3333	0,8000	1,0000
TGLA53	0,7844	0,6042	0,6848	0,5000	0,8182	0,6667	0,9333	1,0000
<i>Sobre todos los loci</i>	0,7712	0,7273	0,7539	0,6691	0,7847	0,6962	0,7970	0,7121

Grupo1: Criolla Casanare; Grupo2: Cebú; Grupo3: Cebú X Criolla;
 Grupo4: Parda Alpina. He' = H esperada corregida 11. Ho = H observada.

TABLA V
VALORES DE F_{IS} PARA TODOS LOS LOCI Y CADA GRUPO RACIAL/ F_{IS} VALUES FOR THE OVERALL LOCI AND FOR EACH RACIAL GROUP

Grupo racial	F_{IS}	I.C. 95%
Criolla Casanare	0,05747	0,02245-0,06923
Cebú	0,11764	0,04849-0,11968
CebúXCriollo	0,12165	-0,07539-0,12165
Pardo Alpino	0,12963	-1,00000-0,12963

I.C.= Intervalo de Confianza para la varianza de F_{IS} de todos los loci estimado.

El programa Genetix estima también las varianzas de los valores F sobre todos los locus para cada grupo según el método llamado Jackknife [42]. De las estimaciones de cada parámetro, calcula los intervalos de confianza ya que en el caso de que sean pocos los locus empleados, resultarán poco precisas. En la TABLA V, para cada grupo racial, y teniendo en cuenta todos los loci, se expresan los datos de F_{IS} y sus límites de confianza, haciendo previamente un procedimiento de Bootstrapping de 1000 permutaciones indicado para cuando hay más de cuatro loci [31].

La Criolla Casanare presentó un valor de F_{IS} reducido, en tanto que la cifra obtenida para el resto de los grupos raciales duplicó a la de la Criolla. Teniendo en cuenta que F_{IS} es un parámetro indicativo de la consanguinidad de cada una de las poblaciones que varía entre cero y uno, siendo cero el mínimo nivel de endogamia y uno el máximo, se puede considerar que los niveles de F_{IS} determinados en la Criolla Casanare, no son muy elevados, más aún, al tratarse de una raza en grave peligro de desaparición. Estos resultados resultaron acordes con las observaciones que se han hecho anteriormente en la comparación entre las heterocigosidades. Y son sensiblemente inferiores a los obtenidos por otros autores para razas colombianas (0,13) [7], o para la propia Casanare (0,08) [6].

En la TABLA VI se exponen los valores del parámetro F_{ST} que estima la diferencia entre grupos. Este valor ha sido considerado mediante la relación de Reynolds y cols. [32] $D_L = -\ln(1 - F_{ST})$ como un estimador de las distancias genéticas entre poblaciones (D_L) y como una buena herramienta para la construcción de árboles filogenéticos. Jordana y cols. [20] utilizan F_{ST} para estimar las estructuras y las relaciones raciales de 18 razas europeas con objetivos conservacionistas, emplean la distancia de Reynolds y la consideran apropiada para datos como los nuestros en los que la deriva se supone que es el principal factor de diferenciación genética entre poblaciones emparentadas o para una evolución a corto término.

No obstante, Takesaki y Nei [37] consideran que, aunque la D_L es válida, siempre que las muestras sean grandes, para la construcción de árboles filgenéticos a partir de ADN de microsatélites, para la estimación de tiempos de evolución son más apropiadas las clásicas distancias genéticas de Nei [28]. Por ello, y dado el escaso tamaño muestral de alguna de las

TABLA VI
VALORES DE F_{ST} y DISTANCAS GENÉTICAS (NEI) ENTRE GRUPOS RACIALES/ F_{ST} VALUES AND GENETIC DISTANCES (NEI) BETWEEN RACIAL GROUPS

	Criolla Casanare	Cebú	Cebú X Criolla Casan.	Pardo Alpina
Criolla Casanare		0,0543	0,01994	-0,00671
Cebú	0.287		0,02628	0,06980
Cebú X Criolla Casan.	0.228	0.301		0,01951
Pardo Alpina	0.252	0.639	0.508	

Sobre la diagonal se exponen los valores de F_{ST} y bajo la diagonal las distancias genéticas de Nei.

poblaciones del presente trabajo, en la misma tabla se han expuesto también las distancias de Nei obtenidas.

Ambos parámetros, como podría esperarse, indican que la raza Criolla Casanare se acerca más a su cruce con Cebú que al Cebú Puro, y que la muestra de Pardo Alpina está muy diferenciada del Cebú y menos de la Criolla, en concordancia con la naturaleza *Bos taurus* de ambas.

Sin embargo, de los análisis del flujo génico, se obtuvieron valores de Nm entre la raza Criolla Casanare y los Cebú de 4,35, y de 12,29 entre la Criolla y los cruzados. Lo que pone de manifiesto, una vez más, la mayor cercanía entre la raza autóctona colombiana y los cruces de ella con el Cebú, y también que este flujo pudo atenuar las diferencias entre razas, producidas por la deriva y migración. Los resultados sugieren que se ha podido producir influencia del Cebú sobre la actual raza Criolla Casanare. A esta influencia, que se produjo por los intensivos cruzamientos practicados a partir de 1950 [7, 19, 30], se podría añadir además, la influencia de ganado Norteafricano sobre las razas bovinas Ibéricas previamente a su introducción en América [11].

Si bien se ha hablado que la influencia de ganado africano sobre las razas españolas, pudo haber sido resultado de la introducción de los musulmanes en el siglo VIII, recientes análisis del mtDNA de vacuno de la Edad de Bronce de Atapuerca, en el norte de España [1], revelan que, aunque con una mayoría de muestras de haplotipo T3 que dominante en las razas Europeas, aparece también el haplotipo T1, característico de las razas africanas, datándose en 1800 a.C. y demostrando contacto prehistórico África-España. Ambos hechos, muy anteriores a la conquista del Nuevo Mundo, pudieron propiciar que el ganado ibérico precursor del Criollo Casanare fuese portador de influencia africana.

El parámetro F_{ST} se corresponde con el valor $Capf$ de Weir y Cockerham [41], y explica la variabilidad total entre poblaciones. Los resultados de Jordana [20] al calcular los F_{ST} multilocus sobre 18 razas vacunas europeas, indicaron que alrededor del 6,8% de la variación genética total se puede expli-

car por diferencias raciales y el resto (93,2%) por diferencias entre individuos. En el presente caso, el valor F_{ST} para todos los *loci* fue de 0,36 ($P < 0,01$), por lo que se puede incidir que sólo un 3,6% de la variabilidad encontrada es debida a las diferencias entre grupos raciales, lo cual no es de extrañar si se tiene en cuenta que se trata de la comparación de razas y grupos formados por cruces entre esas mismas razas.

CONCLUSIONES

Las medidas de la diversidad génica, estimadas por el número de alelos y la riqueza alélica, demuestran la superior variabilidad de la raza Criolla Casanare respecto de las restantes poblaciones estudiadas (Cebú, Cebú x Criolla Casanare y Pardo Alpina). Por comparación entre la heterocigosidad esperada y observada, se infiere que los animales estudiados de los grupos raciales considerados expresan una cierta consanguinidad, aunque en menor grado la raza Criolla Casanare en la que la heterocigosidad encontrada incluso es superior a la de otras razas vacunas europeas que se citan en la bibliografía.

Las conclusiones anteriores se confirman al emplear los coeficientes F de Wright, de forma que para la raza Criolla Casanare se obtiene un valor de F_{IS} (indicativo de consanguinidad) netamente inferior al de las otras poblaciones.

Las distancias genéticas demuestran la mayor cercanía genética entre la raza Casanare y la población cruzada Casanare X Cebú, éstas, junto con los análisis del flujo génico, ponen de manifiesto la influencia que el Cebú ha tenido en la actual raza Criolla.

AGRADECIMIENTO

Este trabajo fue parcialmente financiado por la Dirección de Investigación de la Universidad de La Frontera (Grant N° 4026.1).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ANDERUNG, C.; BOUWMAN, A.; PERSSON, P.; CARRETERO, J.M.; ORTEGA, A.I.; ELBURG, R.; SMITH, C.; ARSUAGA, J.L.; ELLEGREN, H.; GÖTHERSTROM, A. Prehistoric contacts over the straits of Gibraltar indicated by genetic analysis of Iberian Bronze Age Cattle. **P.NAS.** 192(24): 8431-8435. 2005.
- [2] ARRANZ, J. J.; BAYON, Y.; SAN PRIMITIVO, F. Comparison of protein markers and microsatellites in differentiation of cattle populations. **Anim. Genet.** 27: 415-419. 1996.
- [3] AZOR, P.J.; RODERO, E.; RODERO, A.; MOLINA, A. Evaluación de distintos métodos de medida de la diversidad genética en razas bovinas minoritarias de Andalucía. **IV Encuentro de Científicos y Docentes Zooetnólogos.** Sociedad Española de Zooetnología. Córdoba. Mayo 26-28 España: 36-42pp. 2005.
- [4] BARENDSE, W.; ARMITAGE, S.M.; KOSSAREK, L.M. A genetic linkage map of the bovine genome. **Nat. Genet.** 6: 227-235. 1994.
- [5] BARRERA, G.; MARTÍNEZ, R.; ARIZA, F. Caracterización genética molecular del ganado criollo colombiano utilizando marcadores moleculares tipo microsatélite y secuencia de DNA mitocondrial. **VI Congreso Iberoamericano de razas Criollas. IV Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos.** Recife. Diciembre, 1-4 Brasil: 52-53 2003.
- [6] BARRERA, G.; SASTRE, H.; MARTÍNEZ, R.; ORTEGÓN, Y. Estado genético de la raza Criolla Colombiana Casanare. **VII Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos.** Cochabamba. Diciembre, 5-7 Bolivia. 223-226pp. 2006.
- [7] BEDOYA, G.; CARVAJAL, L. G.; BERMÚDEZ, N. R.; MORENO, F. L.; MARQUEZ, M. E.; DAVIES, S.; DERR, J.; OSSA, J. E.; RUIZ, A. Estructura molecular y poblacional del ganado criollo Colombiano. **Rev. Col. de Cien. Pec.** 14(2):107-118. 2001.
- [8] BELKHIR, K.; BORSA, P.; CHIKHI, L.; RAUFASTE, N.; BONHOMME, F. **GENETIX 4,02.** Laboratoire Génome, Populations, Interactions CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II. France. 1996.
- [9] BISHOP, M.D.; KAPPES, S.M.; KEELE, J. W.; STONE, R. T.; SUNDEN, S. L. F.; GREGORY, H. A.; HAWKINS, G.A.; SOLINAS-TOLDO, S.; FRIES, R.; GROSZ, M.D.; YOO, J.; BEATTIE, C.W. A genetic linkage map for cattle. **Genet.** 136: 619-639. 1994.
- [10] BREZINSKY, L.S.; KEMP, J.; TEALE, A.J. ILSTS006: a polymorphic bovine microsatellite. **Anim Genet** 24: 73. 1993.
- [11] CARVAJAL-CARMONA, L.; BERMUDEZ, N.; OLIVERA-ANGEL, M; ESTRADA, L; OSSA, J; BEDOYA, G; RUIZ-LINARES, A. Abundant mtDNA diversity and ancestral admixture in colombian Criollo cattle (*Bos taurus*). **Genet.** 165: 1457-1463. 2003.
- [12] CIAMPOLINI, R.; MOAZAMI-GOUDARZI, K.; VAIMAN, D.; DILLMANN, C.; MAZZANTI, E. Individual multilocus-genotypes using microsatellite polymorphisms to permit the analysis of the genetic variability within and between Italian beef cattle breeds. **J. Anim. Sci.** 73: 3259-3568. 1995.
- [13] CRAWFORD, A. M.; DODDS, K. G.; EDE, A. J.; PIERSON, C. A.; MONTGOMERY, G. W.; GARMONSWAY, H. G.; BEATTIE, A. E.; DAVIES, K.; MADDOX, J. F.; KAPPES, S. W.; STONE, R. T.; NGUYEN, T. C.; PENTY, J. M.; LORD, E. A.; BROOM, J. E.; BUITKAMP, J.;

- SCHWAIGER, W.; EPPLER, J. T.; MATTHEW, P.; MATTHEWS, M. E.; HULME, D. J.; BEH, K. J.; MCGRAW, R. A.; BEATTIE, C. W. An autosomal genetic linkage map of the sheep genome **Genet.** 140: 703-724. 1995.
- [14] F.A.O. Segundo Documento de Líneas Directrices para la Elaboración de Planes Nacionales de Gestión de los Recursos Genéticos de Animales de Granja. Gestión de pequeñas poblaciones en peligro. FAO. Roma. 171 pp. 2001.
- [15] F.A.O. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans. Measurement of domestic animal diversity (MoDAD). Recommended of the microsatellite markers. FAO. Roma. 24 pp. 2004.
- [16] FREEMAN, A.R.; BRADLEY, D.G.; NAGDA, S.; GIBSON, J.P.; HANNOTE, O. Combination of multiple microsatellite data sets to investigate genetic diversity and admixture of domestic cattle. **Anim Genet** 37:1-9. 2005.
- [17] GEORGES, M.; MASSEY, J.M. Polymorphic DNA markers in Bovidae. Patent WHO 92/13102. 1992.
- [18] GOUDET, J. **Fstat vs. 2.9.3.2**. Institute of Ecology Biology Building. UNIL CH-1015. Lausanne. Switzerland. 2002.
- [19] HERNÁNDEZ, B.G. La raza Criolla Casanare. **Carta Gan**, 20, (2): 39-46. 1983.
- [20] JORDANA, J.; ALEXANDRINO, P.; BEJA-PEREIRA, A.; BESSA, I.; CAÑÓN, J.; CARRETERO, Y.; DUNNER, S.; LALOË, D.; MOAZAMI-GOUDARZI, K.; SÁNCHEZ, A.; FERRAND, N. Genetic structure of eighteen local South European beef cattle breeds by comparative Fstatistics analysis. **J. Anim. Breed Genet.** 120(2): 73-87. 2003.
- [21] KANTANE, J.; OLSAKER, I.; HOLM, L.E.; LIEN, S.; VILKKI, J.; BRUSGAARD, K.; EYTHORSOTTIR, E.; DANELL, B.; ADALSTEINSSON, S. Genetic Diversity and Population Structure of 20 North European Cattle Breeds. **J. Hered.** 91(6): 446-457. 2000.
- [22] KAUKINEN, J.; VARVIO, S. L. Eight polymorphic bovine microsatellites. **Anim. Genet.** 24: 148. 1993.
- [23] MACHUGH, D. E.; SHRIVER, M. D.; LOFTUS, R. T.; CUNNINGHAM, P.; BRADLEY, D. G. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos Taurus* and *Bos indicus*). **Genet** 146 (3):1071-1086. 1997.
- [24] MOAZAMI-GOUDARZI, K.; FURET, J. P.; GROSCLAUDE, F.; LALOË, D. Analysis of genetic relationships between 10 cattle breeds with 17 microsatellites. **Anim. Genet.** 28 (5): 338-345. 1997.
- [25] MOMMENS, G.; COPPIETERS, W.; VAN DE WEGHE, A.; VAN. ZEYEREN, A.; BOUQUET, Y. Dinucleotide repeat polymorphism at the bovine MM12E6 and MM8D3 loci. **Anim Genet** 25: 368. 1994.
- [26] MOORE, S.S.; BYRNE, K. Dinucleotide polymorphism at the bovine calmodulin independent adenylyl cyclase locus. **Anim. Genet.** 24:150. 1993.
- [27] MOORE, S.S.; BYRNE, K.; BERGER, K.; BARENDSE, T.W.; MCCARTHY, F.; WOMACK, J.E.; HETZEL D.J.S. Characterisation of 65 bovine microsatellites. **Mammal Gen.** 5: 84-90. 1994.
- [28] NEI, M. Genetic distances between populations. **Am. Nat.** 106:283-291. 1972.
- [29] NEI, M.; ROYCHOUDHURY, A. K. Sampling variances of heterozygosity and genetic distance. **Genet.** 76:379-390. 1974.
- [30] PINZON, M.E. Historia de la Ganadería Bovina en Colombia. CEGA. Bogotá. 2ª Ed. **Suplem. Ganad.** 8 (1): 222. 1991.
- [31] RAYMOND, M.; ROUSSET, F. An exact test for population differentiation. **Evolut.** 49:1280-1283. 1995.
- [32] REYNOLDS, J.; WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C. Estimation of the coancestry coefficient basis for a short-term genetic distance. **Genet.** 105:767-779. 1983.
- [33] SALAMANCA, C.A. Contribución al estudio de la raza Criolla Casanare en el Departamento de Arauca. UNIAGRARIA. Tesis Zootecnista. 104 pp. 1995.
- [34] SASTRE, H. Descripción, situación actual y estrategias de conservación de la raza bovina colombiana Criolla Casanare. Universidad de Córdoba. España. Tesis Doctoral. 261 pp. 2003.
- [35] SCHERF, B.D. World Watch List for domestic animal diversity. 3ª Ed. F.A.O. Roma. 725 p. 2000.
- [36] SOLINAS, TOLDO, S.; FRIES, R.; STEFFEN, P.; NEIBERGS, HL.; BARENDSE, W.; WOMACK, J.E.; HETZEL, D.J.S.; STRANZINGER, G. Physically mapped, cosmid-derived microsatellite markers as anchor loci on bovine chromosomes. **Mammal. Gen.** 4:720-727. 1993.
- [37] TAKEZAKI, N.; NEI, M. Genetic Distances and Reconstruction of Phylogenetic trees from microsatellite DNA. **Genet.** 144: 389-399. 1996.
- [38] THIEVEN, U.; SOLINOS-TOLDO, S.; FRIEDL, R.; MASABANDA, J.; FRIES, R.; BARENDSE, W.; SIMON, D.; HARLIZIUS, B. Polymorphic CA-microsatellites for the integration of the bovine genetic and physical map. **Mammal Gen.** 8: 52-55. 1997.
- [39] VAIMAN, D.; MERCIER, D.; MOAZAMI-GOUDARZI, K.; EGGEN, A.; CIAMPOLINI, R.; LÉPINGLE, A.; VELMALA, R.; KAUKINEN, J.; VARVIO, S.L.; MARTIN, P.; LEVÉZIEL, H.; GUÉRIN, G. A set of 99 cattle microsatel-

- lites: characterisation, synten mapping, and polymorphism. **Mammal. Gen.** 5: 288-297. 1994.
- [40] VAIMAN, D.; OSTA, D.; MERCI, D.; GROHS, C.; LEVEZIEL, H. Characterisation of five new bovine microsatellite repeats. **Anim. Genet.** 23: 537-541. 1992.
- [41] WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolut.** 38: 1358-1370. 1984.
- [42] WEIR, B.S. Genetic data analysis. Ed. Sinauer, Sunderland, Mass. 376p. 1990.
- [43] WRIGHT, S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press. Chicago. 520 pp. 1969.

ANEXO																	
FRECUENCIAS ALElicas PARA CADA GRUPO RACIAL/ ALELIC FREQUENCY FOR EACH RACIAL GROUPS																	
LOCUS		GRUPO RACIAL				LOCUS		GRUPO RACIAL				LOCUS		GRUPO RACIAL			
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4			
BM1824					HAUT27					INRA32							
(N)	53	14	8	3	(N)	49	14	6	3	(N)	53	14	8	3			
181	0.1792	0.1429	0.0625	0.6667	142	0.0204	0.0000	0.0000	0.0000	158	0.0189	0.1429	0.0000	0.1667			
183	0.1415	0.5000	0.3125	0.0000	144	0.0612	0.0000	0.0833	0.0000	174	0.0472	0.1429	0.1250	0.0000			
185	0.4906	0.2857	0.3750	0.1667	146	0.0510	0.0714	0.0000	0.0000	176	0.1981	0.1071	0.2500	0.1667			
191	0.1604	0.0714	0.2500	0.1667	148	0.0408	0.0714	0.0000	0.0000	178	0.1604	0.0714	0.1250	0.0000			
193	0.0283	0.0000	0.0000	0.0000	150	0.4796	0.7143	0.5833	0.3333	180	0.0660	0.1429	0.1875	0.0000			
MM12					TGLA227					BM1314							
(N)	54	13	8	3	(N)	52	14	8	3	(N)	53	14	8	3			
100	0.0833	0.2308	0.1875	0.0000	81	0.3462	0.3929	0.3750	0.3333	139	0.0660	0.1429	0.1875	0.1667			
106	0.0741	0.0385	0.0625	0.0000	83	0.0096	0.0714	0.1250	0.0000	143	0.0660	0.2143	0.0000	0.0000			
112	0.0093	0.0000	0.0000	0.0000	85	0.0481	0.1071	0.1250	0.0000	145	0.0189	0.0357	0.0625	0.0000			
114	0.1389	0.0000	0.0625	0.3333	87	0.2115	0.2143	0.1875	0.5000	149	0.0755	0.1071	0.0000	0.0000			
116	0.1019	0.0385	0.1875	0.3333	91	0.0481	0.0357	0.0625	0.0000	155	0.0000	0.0000	0.0625	0.0000			
118	0.1574	0.0000	0.1875	0.0000	93	0.0577	0.0000	0.0000	0.0000	157	0.0000	0.0000	0.0625	0.0000			
120	0.2315	0.4615	0.2500	0.0000	95	0.2308	0.0714	0.1250	0.1667	159	0.2170	0.1071	0.1875	0.5000			
122	0.0463	0.1154	0.0000	0.0000	97	0.0096	0.0357	0.0000	0.0000	161	0.1887	0.1429	0.0625	0.0000			
124	0.0000	0.0385	0.0000	0.0000	99	0.0192	0.0000	0.0000	0.0000	163	0.0000	0.0000	0.0625	0.0000			
126	0.0000	0.0385	0.0000	0.0000	101	0.0192	0.0714	0.0000	0.0000	167	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000			
128	0.0000	0.0385	0.0000	0.1667	ETH10					HAUT24							
130	0.1296	0.0000	0.0000	0.0000	(N)	54	14	8	3	(N)	48	9	5	3			
132	0.0278	0.0000	0.0625	0.1667 0	209	0.1852	0.2143	0.0625	0.0000	104	0.0208	0.0000	0.0000	0.0000			
BM1818					INRA5					HAUT24							
(N)	53	14	8	3	(N)	43	6	2	3	(N)	48	9	5	3			
258	0.0849	0.0357	0.1875	0.0000	139	0.1628	0.0833	0.0000	0.0000	106	0.2604	0.1111	0.1000	0.1667			
260	0.0189	0.0000	0.0000	0.0000	141	0.2442	0.5833	0.0000	0.0000	108	0.0104	0.0556	0.1000	0.0000			
262	0.2075	0.1786	0.3125	0.3333	143	0.3023	0.0000	0.2500	0.5000	114	0.0208	0.0000	0.0000	0.0000			
264	0.1132	0.3571	0.3125	0.1667	145	0.2907	0.3333	0.7500	0.5000	116	0.0104	0.1111	0.0000	0.0000			
266	0.4623	0.1429	0.0625	0.5000	TGLA122					INRA63							
268	0.0283	0.1071	0.0625	0.0000	(N)	53	14	8	3	(N)	51	13	7	3			
270	0.0472	0.1429	0.0000	0.0000	138	0.0943	0.2143	0.1875	0.0000	175	0.4020	0.1538	0.3571	0.5000			
272	0.0377	0.0000	0.0000	0.0000	142	0.0000	0.0000	0.0000	0.1667	177	0.2451	0.2308	0.3571	0.0000			
274	0.0000	0.0000	0.0625	0.0000	144	0.1132	0.1071	0.0625	0.1667	181	0.0196	0.0000	0.0714	0.0000			
280	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000	146	0.0283	0.1429	0.0625	0.0000	183	0.2255	0.5385	0.2143	0.1667			
ILSTS6					INRA63					TGLA126							
(N)	53	14	7	3	(N)	43	6	2	3	(N)	53	14	6	3			
291	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000	139	0.1628	0.0833	0.0000	0.0000	115	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000			
293	0.0283	0.0000	0.0000	0.1667	141	0.2442	0.5833	0.0000	0.0000	119	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000			
295	0.2075	0.0357	0.4286	0.1667	143	0.3023	0.0000	0.2500	0.5000	121	0.3679	0.1429	0.5833	0.1667			
297	0.2264	0.4643	0.2143	0.1667	145	0.2907	0.3333	0.7500	0.5000	123	0.0566	0.0000	0.0000	0.1667			
299	0.1792	0.2857	0.1429	0.1667	TGLA122					INRA63							
301	0.3302	0.1429	0.1429	0.3333	(N)	53	14	8	3	175	0.4020	0.1538	0.3571	0.5000			
303	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000	138	0.0943	0.2143	0.1875	0.0000	177	0.2451	0.2308	0.3571	0.0000			
305	0.0094	0.0357	0.0714	0.0000	142	0.0000	0.0000	0.0000	0.1667	181	0.0196	0.0000	0.0714	0.0000			
307	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000	144	0.1132	0.1071	0.0625	0.1667	183	0.2255	0.5385	0.2143	0.1667			
SPS115					INRA63					TGLA126							
(N)	52	13	7	3	(N)	43	6	2	3	(N)	53	14	6	3			
246	0.0385	0.1923	0.0714	0.1667	139	0.1628	0.0833	0.0000	0.0000	115	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000			
248	0.5192	0.5000	0.4286	0.5000	141	0.2442	0.5833	0.0000	0.0000	119	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000			
250	0.1250	0.2308	0.1429	0.1667	143	0.3023	0.0000	0.2500	0.5000	121	0.3679	0.1429	0.5833	0.1667			
252	0.1635	0.0385	0.0714	0.1667	145	0.2907	0.3333	0.7500	0.5000	123	0.0566	0.0000	0.0000	0.1667			
254	0.0865	0.0385	0.0714	0.0000	TGLA122					INRA63							
256	0.0288	0.0000	0.1429	0.0000	(N)	53	14	8	3	125	0.1132	0.1429	0.0000	0.0000			
260	0.0385	0.0000	0.0714	0.0000	138	0.0943	0.2143	0.1875	0.0000	127	0.0566	0.1071	0.2500	0.0000			
					142	0.0000	0.0000	0.0000	0.1667	129	0.2642	0.1786	0.0833	0.3333			
					144	0.1132	0.1071	0.0625	0.1667	131	0.1321	0.3929	0.0833	0.3333			
					146	0.0283	0.1429	0.0625	0.0000								
					148	0.0283	0.0000	0.0000	0.0000								
					150	0.0283	0.1071	0.0625	0.0000								
					152	0.2453	0.2143	0.4375	0.3333								
					154	0.2830	0.0714	0.1875	0.1667								
					162	0.1415	0.0714	0.0000	0.1667								
					164	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000								
					168	0.0094	0.0357	0.0000	0.0000								
					172	0.0189	0.0000	0.0000	0.0000								
					176	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000								

LOCUS					GRUPO RACIAL					LOCUS					GRUPO RACIAL					LOCUS					GRUPO RACIAL				
1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	
CSRM60					CSSM66					HEL13																			
(N)	54	14	8	3	(N)	53	14	8	3	(N)	51	14	7	3															
85	0.0185	0.0000	0.0000	0.0000	175	0.0094	0.0000	0.0625	0.0000	184	0.1373	0.2857	0.1429	0.0000															
89	0.0000	0.0357	0.0625	0.0000	183	0.1792	0.1786	0.1250	0.0000	186	0.0392	0.2143	0.0000	0.0000															
91	0.2222	0.5000	0.2500	0.1667	185	0.1038	0.2857	0.0625	0.1667	188	0.1961	0.3929	0.3571	0.1667															
93	0.0000	0.1071	0.0625	0.0000	187	0.1321	0.1071	0.0625	0.1667	190	0.1176	0.0357	0.0000	0.1667															
95	0.0463	0.0000	0.0625	0.1667	189	0.1509	0.0714	0.1250	0.3333	192	0.0098	0.0714	0.1429	0.0000															
97	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000	191	0.0000	0.0357	0.1250	0.0000	194	0.5000	0.0000	0.3571	0.6667															
99	0.1111	0.0000	0.0625	0.0000	193	0.2075	0.0357	0.2500	0.0000																				
101	0.3241	0.0357	0.1875	0.5000	197	0.1226	0.0000	0.0625	0.1667	INRA 37																			
103	0.0833	0.0000	0.0625	0.0000	199	0.0660	0.0714	0.0625	0.0000	(N)	51	13	6	3															
105	0.0093	0.0000	0.0625	0.0000	201	0.0094	0.0357	0.0000	0.1667	118	0.0196	0.0000	0.0000	0.0000															
109	0.0833	0.2500	0.1875	0.1667	203	0.0189	0.1786	0.0625	0.0000	120	0.0098	0.0000	0.0000	0.1667															
111	0.1019	0.0357	0.0000	0.0000						122	0.0196	0.1154	0.2500	0.0000															
TGLA53					INRA 23					HEL9																			
(N)	48	12	6	3	(N)	54	14	6	3	(N)	53	14	8	3															
151	0.0208	0.0000	0.0000	0.0000	195	0.0556	0.0000	0.0000	0.0000	149	0.0377	0.0000	0.0000	0.0000															
155	0.1250	0.0000	0.1667	0.0000	197	0.1019	0.1429	0.0833	0.0000	151	0.0849	0.1071	0.0625	0.1667															
157	0.0104	0.0000	0.0000	0.0000	199	0.0093	0.1071	0.0833	0.0000	153	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000															
159	0.0104	0.0417	0.0000	0.0000	203	0.0185	0.0000	0.0833	0.0000	155	0.2642	0.2143	0.2500	0.3333															
161	0.4167	0.5417	0.4167	0.1667	205	0.0000	0.1071	0.0000	0.0000	157	0.0377	0.0714	0.0625	0.0000															
163	0.0521	0.1250	0.0833	0.0000	207	0.1111	0.0357	0.0000	0.5000	159	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000															
165	0.1250	0.0417	0.0833	0.3333	209	0.2037	0.0714	0.1667	0.0000	161	0.0094	0.1786	0.0625	0.0000															
167	0.0000	0.0000	0.0833	0.0000	211	0.0093	0.0714	0.0000	0.1667	165	0.1415	0.0000	0.0000	0.1667															
169	0.0833	0.1667	0.1667	0.1667	213	0.0463	0.0000	0.0833	0.0000	167	0.1509	0.0357	0.1250	0.0000															
171	0.0313	0.0000	0.0000	0.1667	215	0.4167	0.3571	0.4167	0.1667	169	0.0943	0.3571	0.3750	0.0000															
173	0.0833	0.0417	0.0000	0.0000	217	0.0278	0.0714	0.0833	0.1667	171	0.1509	0.0357	0.0625	0.3333															
181	0.0208	0.0000	0.0000	0.0000	219	0.0000	0.0357	0.0000	0.0000	175	0.0094	0.0000	0.0000	0.0000															
183	0.0104	0.0000	0.0000	0.0000																									
185	0.0000	0.0417	0.0000	0.1667																									
189	0.0104	0.0000	0.0000	0.0000																									