



Análisis de pedigrí de las ovejas Santa Inês y los efectos de la endogamia en los rasgos de rendimiento



Ana Carla Borges Barbosa ^a

Gabrieli de Souza Romano ^a

Jonatan Mikhail Del Solar Velarde ^a

José Bento Sterman Ferraz ^b

Víctor Breno Pedrosa ^c

Luís Fernando Batista Pinto ^{a*}

^a Universidade Federal da Bahia, Escola de Medicina Veterinária e Zootecnia, Av. Adhemar de Barros, 500, Ondina, Salvador – BA, 40170-110 . Brazil.

^b Universidade de São Paulo. Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos. Brazil.

^c Universidade Estadual de Ponta Grossa. Departamento de Zootecnia. Av. Brazil.

*Autor de correspondencia: luisfbp@gmail.com

Resumen:

Los parámetros de la población, como el tamaño efectivo de la población y los coeficientes de endogamia, son información importante de una población, pero rara vez se han estudiado en ovejas Santa Inês. Por lo tanto, este estudio tuvo como objetivo estimar los parámetros de población en un rebaño de ovejas Santa Inês y el efecto de la endogamia en los rasgos de rendimiento. Se registró un conjunto de datos con 11,564 animales nacidos entre 2003 y 2011, para los pesos corporales al nacer (PC1) y a los 60 (PC60), 180 (PC180) y 270 (PC270) días de edad, y para la ganancia de peso diario desde el nacimiento hasta los 60 d (GDP1), de 60 a 180 d (GDP2) y de 60 a 270 d (GDP3). Los porcentajes de animales con pedigrí conocidos disminuyeron de generación en generación, de 70 % en la primera generación a menos de 5 % en la tercera. El tamaño efectivo de la población disminuyó de 665 en 2004 a 45 en 2010. El número efectivo de fundadores y ancestros fue de 285 y 273, respectivamente. Además, el coeficiente de

relación promedio fue de 0.47 %. La frecuencia más alta de animales endogámicos se concentró entre 0 y 10 % del coeficiente de endogamia y solo 263 animales mostraron $F > 10$ %. El coeficiente de endogamia tuvo su valor más bajo en 2004 (0.19 %) y un valor más alto en 2008 (2.86 %). Se encontró un efecto de endogamia significativo para el PC1 (0.0054 ± 0.0015), la GDP2 (-0.9837 ± 0.3025) y la GDP3 (-0.5628 ± 0.2377), mientras que el análisis de los valores de reproducción indicó una depresión endogámica significativa para todos los rasgos, excepto la GDP1. Los resultados sugirieron que la endogamia tuvo un efecto negativo en los rasgos de crecimiento. Para evitar pérdidas de este tipo, es necesario aparear machos y hembras no emparentados.

Palabras clave: Ancestros, Tamaño población, Parentesco, Variabilidad.

Recibido: 16/05/2018

Aceptado: 23/03/2019

Todos los programas de reproducción dependen de la variabilidad genética en la población, pero con frecuencia ésta se ignora. Uno de los métodos utilizados para evaluar el impacto de la selección en la variabilidad genética es estudiar la estructura genética de la población, lo que se puede hacer a través del análisis de pedigrí⁽¹⁾. El tamaño efectivo de la población (N_e) es un parámetro ampliamente utilizado para indicar el riesgo de depresión endogámica o incluso el riesgo de extinción. En los últimos 50 años, el tamaño efectivo de la población de varias razas de ovejas ha disminuido drásticamente, lo que lleva en algunos casos a la depresión endogámica^(2,3,4). Además, varias razas de ovejas se extinguieron en el siglo XX debido a la reducción de N_e . De las 1,495 razas de ovejas registradas hasta diciembre de 1999, solo 656 no estaban en riesgo de extinción hasta ese momento⁽⁵⁾.

Otro parámetro importante de la población genética es el número de ancestros a los que se debe la variabilidad genética de una raza, porque muchas razas comerciales generalmente tienen un número reducido de sementales en el apareamiento. Hay estudios previos que describen grandes diferencias entre el número total de ancestros y el número de ancestros a los que se debe el 50% de la variabilidad genética en diferentes razas de ovejas⁽⁶⁻⁹⁾. Además, la relación entre el número efectivo de fundadores (f_e) y el número efectivo de ancestros (f_a) indica si una población que está bajo el efecto de cuello de botella. Se han observado ejemplos de un intenso efecto de este tipo en algunas razas de borregos.^(1,9)

El coeficiente de endogamia expresa la probabilidad de que dos alelos en un locus sean idénticos por descendencia⁽¹⁰⁾. La endogamia causa una reducción en el mérito genético individual de algunos rasgos productivos, posiblemente debido al aumento de genotipos homocigotos para alelos recesivos perjudiciales o una reducción de genotipos heterocigotos⁽¹⁰⁾. Sin embargo, el efecto depresivo es relativamente menor a los bajos

niveles de endogamia. Por lo tanto, se recomienda el monitoreo de la endogamia para el mantenimiento o la reducción del nivel de endogamia de una población⁽¹¹⁾. Se ha observado un aumento en el coeficiente de endogamia promedio a lo largo de las generaciones en algunas razas de ovejas^(6,8), y la forma más eficiente de controlar la endogamia a largo plazo es utilizar rebaños reproductores con bajo parentesco promedio (AR). Por lo tanto, AR es otro parámetro importante en la genética de poblaciones.

Rara vez se han registrado estimaciones de los parámetros de la población de ovejas Santa Inés^(12,13) y el único estudio consignó estimaciones del efecto de la endogamia en los rasgos fenotípicos⁽¹²⁾. Estos autores estimaron los efectos de la endogamia solo para los rasgos de peso corporal, pero no estimaron dichos efectos en los valores de reproducción. Por lo tanto, el efecto de la endogamia en muchos rasgos y sus valores de cría sigue siendo desconocido para las ovejas de esta raza. El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la estructura genética de la población de los rebaños Santa Inés a través de información genealógica, y estimar el efecto de la endogamia en los rasgos de crecimiento, así como para los valores de reproducción.

Conjunto de datos

Un conjunto de datos inicial fue previamente depurado con base en un archivo que contenía 11,781 animales con información productiva y 12,322 animales en el pedigrí, pertenecientes a 16 rebaños diferentes. Después del análisis de consistencia, se descartaron los ejemplares carentes de información productiva o sin conexión genética entre, al menos, dos rebaños diferentes. Se eliminaron los registros con errores o información incompleta o grupos contemporáneos (GC) con menos de cinco animales con mediciones válidas, además de los GC en los que los animales eran descendientes de un solo padre y la información estaba fuera del rango aceptable, es decir, también se eliminaron tres desviaciones estándar por encima o por debajo de la media del rasgo. Adicionalmente, se revisaron los datos para garantizar que: no hubiera registros duplicados; ninguna progenie nació antes que ninguno de sus dos padres; la progenie solo apareció como progenie, pero no como padre y/o madre en el mismo registro; los sementales solo aparecieron como tales, pero no como reproductoras; las reproductoras solo aparecieron como tales, pero no como sementales.

El conjunto de datos final incluyó 11,564 animales en el pedigrí, nacidos entre 2003 y 2011, que es mantenido por la Asociación Estatal de Criadores de Cabras y Ovejas de Sergipe (Associação Sergipana de Criadores de Caprinos e Ovinos - ASCCO). Los rasgos registrados fueron: peso al nacer (PC1) y a los 60 (PC60), 180 (PC180) y 270 (PC270) días de edad. Las ganancias diarias de peso se calcularon desde el nacimiento hasta los 60 días (GDP1), de los 60 a los 180 (GDP2) y de los 60 a los 270 (GDP3) días de edad.

Parámetros poblacionales

El software ENDOG⁽¹⁴⁾ se usó para estimar el coeficiente de endogamia (F)⁽¹⁵⁾, el tamaño efectivo de la población (N_e)⁽¹⁴⁾ y el coeficiente de consanguinidad promedio (AR). POPREP⁽¹⁶⁾ se utilizó para estimar el número efectivo de fundadores (f_e), ancestros (f_a),

número efectivo de genomas de fundadores (fge) y número de generaciones rastreadas (g). Además, se estimó el promedio de pérdida de diversidad genética debido a cuellos de botella y deriva genética. Una descripción completa de estos parámetros se puede encontrar en Gutiérrez y Goyache⁽¹⁴⁾.

Predicción del valor genético y análisis del efecto de la endogamia

Todos los rasgos fueron probados para la normalidad de los datos aplicando la prueba de Shapiro-Wilk, con un nivel de significancia de 5%, utilizando el sistema de análisis estadístico SAS⁽¹⁷⁾, antes de estimar los parámetros genéticos. Las estimaciones de los componentes de varianza y los valores de reproducción se obtuvieron mediante la máxima verosimilitud restringida (MVR), con un modelo multirasgo animal, mediante el software VCE6⁽¹⁸⁾ (para componentes de varianza) y PEST⁽¹⁹⁾ (para valores de reproducción). En este análisis, el modelo matricial se puede describir de la siguiente manera:

$$y = Xb + Za + Mm + e$$

Donde:

y es el vector de valores fenotípicos;

b es el vector de efectos fijos del grupo contemporáneo, y la edad del reproductor covariable y la edad del animal;

X es la matriz de incidencia que relaciona las observaciones en y con los efectos fijos en b ;

a es el vector de efecto aleatorio aditivo directo;

Z es la matriz de incidencia que relaciona las observaciones en y con los efectos aleatorios aditivos directos en a ;

m es el vector del efecto aleatorio aditivo materno;

M es la matriz que relaciona las observaciones en y con el efecto aditivo materno en m ;

e es el vector de término residual aleatorio.

El componente materno Mm se ajustó solo para los rasgos PC1, PC60 y GDP1. El conjunto de datos utilizado en este estudio tenía un número bajo de terneros por oveja. Por lo tanto, el efecto materno permanente y el efecto ambiental de la camada fueron probados pero presentaron problemas tales como la no convergencia o estimaciones inconsistentes de los parámetros. Por lo tanto, se eligió no incluir esos efectos en el modelo final. Además, el conjunto de datos mostró un bajo número de reproductoras endogámicas y, por lo tanto, no se incluyó este efecto en el modelo.

Los supuestos de los modelos para análisis podrían representarse simplemente de la siguiente manera:

$$E \begin{bmatrix} y \\ a \\ m \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; e V \begin{bmatrix} a \\ m \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G & GxM & 0 \\ GxM & M & 0 \\ 0 & 0 & R \end{bmatrix}$$

La matriz de (co) varianza para efectos genéticos aditivos es $G = G \otimes A$, donde A es la matriz de relación y G es la matriz de (co) varianza genética aditiva. La matriz de (co) varianza para los efectos genéticos maternos es $M = M \otimes A$, donde M es la matriz de (co) varianza genética materna. $R = I \otimes R_0$ es la matriz de (co) varianza residual entre los siete rasgos. GxM es la covarianza entre el aditivo genético y los efectos maternos.

El grupo contemporáneo (CG) estaba formado por animales de la misma granja (45 niveles), sexo (machos o hembras), tipo de nacimiento (solteros o gemelos), año (2003 a 2011) y estación de nacimiento (seca o lluviosa). Los grupos contemporáneos con menos de tres animales fueron eliminados del análisis. El Cuadro 1 muestra el número de GC por rasgo y estadísticas descriptivas para todos los rasgos.

Cuadro 1: Tamaño de muestra (N), número de grupos contemporáneos (GC), media y desviación estándar (DE) de los rasgos

| Rasgos ¹ | N | GC | Media | DE |
|---|-------|------|--------|-------|
| Peso al nacer | 10232 | 291 | 3.63 | 0.80 |
| Peso a los 60 días (destete) | 6277 | 319 | 15.94 | 5.77 |
| Peso a los 180 días | 4541 | 403 | 31.9 | 11.16 |
| Peso a los 270 días | 3328 | 374 | 39.7 | 14.5 |
| Ganancia diaria de peso desde el nacimiento hasta los 60 días | 5786 | 319 | 171.73 | 64.87 |
| Ganancia diaria de peso desde los 60 a los 180 días | 3229 | 403 | 149.43 | 67.84 |
| Ganancia diaria de peso desde los 60 a los 270 días | 1863 | 374 | 69.17 | 26.83 |
| Reproductoras | 4742 | ---- | ---- | ---- |
| Sementales | 391 | ---- | ---- | ---- |

¹ El peso y la ganancia de peso se midieron en kilogramos.

El modelo mixto se utilizó para probar el efecto de la endogamia en los valores fenotípicos:

$$y_{ij} = \mu + CG_i + \alpha_{ij}(I) + \beta_{ij}(D) + \delta_{ij}(A) + \gamma_{ij}(G) + e_{ij}$$

Donde:

y_{ij} es el valor fenotípico del rasgo;

μ es la media global;

CG_i es el efecto fijo del grupo contemporáneo;

$\alpha_{ij}(I)$ es el efecto fijo del nivel del coeficiente de la endogamia covariable;

$\beta_{ij}(D)$ es el efecto fijo de la edad de las reproductoras covariables;

$\delta_{ij}(A)$ es el efecto fijo de la edad del animal covariable;

$\gamma_{ij}(G)$ es el efecto aleatorio del valor de la cría covariable;

e_{ij} es el término residual aleatorio. Para la GDP2 y la GDP3 ambos de las edades inicial y final se incluyeron en el modelo como efecto fijo.

Además, el efecto de la endogamia sobre los valores de cría también se probaron y el modelo fue el siguiente:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_{ij}(I) + e_{ij}$$

Donde:

y_{ij} es el valor del rasgo de cría;

μ es la media global;

$\alpha_{ij}(I)$ es el efecto fijo del nivel del coeficiente de la endogamia covariable;

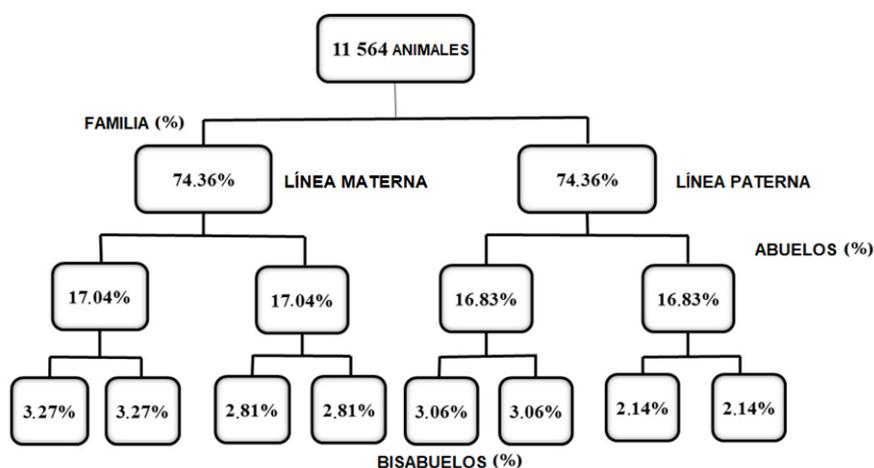
e_{ij} es el término residual.

El procedimiento mixto del software SAS⁽¹⁷⁾ se usó para estimar los coeficiente de regresión de la endogamia para todos los rasgos. El nivel de significancia para declarar el efecto de la endogamia fue 5%.

Integridad del pedigrí

Los porcentajes de animales con pedigrí conocidos disminuyeron con el paso de las generaciones, de más de 70 % en la primera generación a menos de 5 % en la tercera (Figura 1). Este resultado puede ser una consecuencia de que ASCCO había iniciado recientemente los registros fenotípicos y del pedigrí (aproximadamente 3^a y 4^a generaciones), lo que puede explicar la ascendencia poco conocida de los animales estudiados aquí. La pérdida de información de una generación a otra en el presente estudio fue mayor que la reportada en estudios previos con rebaños Santa Inés^(12,13). Pedrosa *et al*⁽¹²⁾ encontraron ascendencia conocida de padres a bisabuelos de 77, 59.5 y 38.75 %, mientras que Teixeira Neto *et al*⁽¹³⁾ registraron 80.84, 73.78 y 67.75 %. Estudios previos sobre otras razas de ovejas revelaron niveles variados de integridad de pedigrí. Se consignaron niveles altos para las ovejas Bharat Merino, con valores de 91.01, 82.63, 74.91, 67.10 y 57.78 % para la primera, segunda, tercera, cuarta y quinta generación, respectivamente⁽⁸⁾. Sin embargo, para otras razas de ovejas, se informó que la integridad del pedigrí es menor que las observadas en el presente estudio, especialmente en la primera generación (11.88 % para el padre y 69.38 % para la madre) en ovejas Guilan⁽²⁰⁾ y (57 % para el semental y 15 % para la hembra) en ovejas Mehraban⁽²¹⁾.

Figura 1: Pedigrí y nivel de identificación de los ancestros hasta la tercera generación



El parámetro que mejor describe la calidad de un pedigrí es el número de generaciones equivalentes, y un valor más alto para este parámetro indica un pedigrí más completo. En el presente estudio, dicho valor fue bajo (Cuadro 2), lo que supone que, incluso con una cantidad razonable de información (11,564 individuos), la relación promedio fue menor en el conjunto de datos de Santa Inés. En estudios previos con ovejas de esta raza, se calcularon valores más altos, 2.26⁽¹²⁾ y 4.67⁽¹³⁾ debido a la mayor integridad del pedigrí. Un bajo número de generaciones equivalentes es común en las razas de ovejas con programas tempranos de conservación y reproducción⁽⁶⁾, lo que resulta en un pedigrí con información incompleta y un bajo grado de profundidad. Por esta razón, también se registró un número reducido de generaciones equivalentes en varias razas de ovejas^(2,6,9,21).

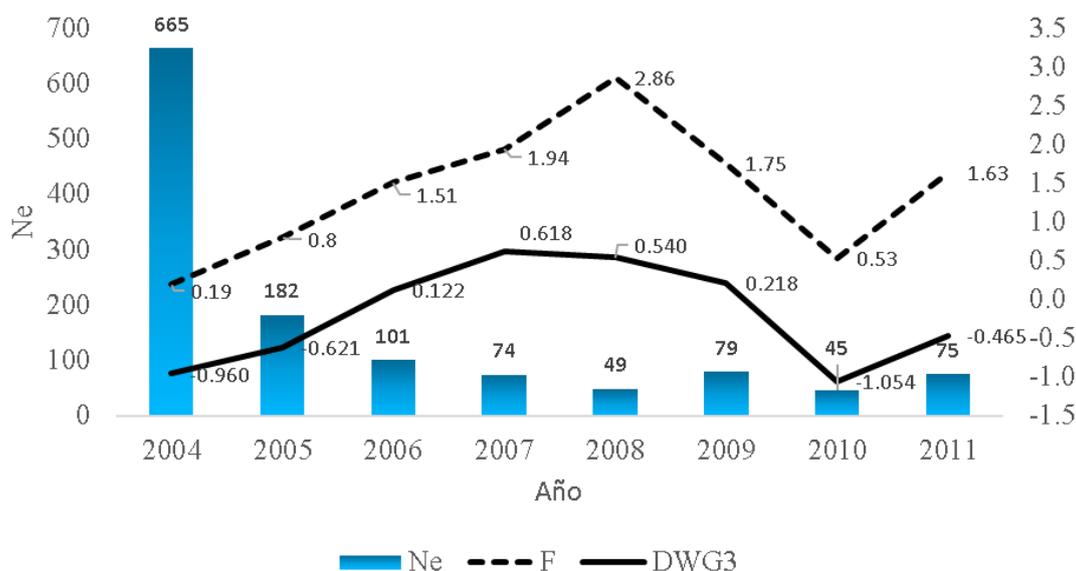
Cuadro 2: Parámetros genéticos del origen de los rebaños Santa Inés del Noreste de Brasil

| Parámetros genéticos | Valor |
|--|--------|
| Población de referencia | 11,564 |
| Número de ancestros | 3,984 |
| Número efectivo de fundadores (f_e) | 285 |
| Número de animales fundadores | 486.84 |
| Número efectivo de ancestros (f_a) | 273 |
| Número de ancestros que explican 50% | 146 |
| Número efectivo de genomas fundadores (f_{ge}) | 35.71 |
| Promedio de pérdida de diversidad genética | 0.0094 |
| Endogamia (F) | 1.40 % |
| Promedio del coeficiente de consanguineidad (AR) | 0.47 % |
| Número promedio de generaciones equivalentes | 0.94 |
| Número promedio de generaciones completas | 0.83 |
| Número promedio de generaciones máximas | 1.09 |
| Incremento de endogamia (ΔF) en generaciones equivalentes | 0.95 |
| Incremento de endogamia (ΔF) en generaciones completas | 0.97 |
| Incremento de endogamia (ΔF) en generaciones máximas | 0.73 |
| Tamaño efectivo de la población (N_e) en generaciones equivalentes | 52.62 |
| Tamaño efectivo de la población (N_e) en generaciones completas | 51.28 |
| Tamaño efectivo de la población (N_e) en generaciones máximas | 68.83 |
| Intervalo de la generación Padre-Hijo | 3.46 |
| Intervalo de la generación Padre-Hija | 3.33 |
| Intervalo de la generación Madre-Hijo | 3.40 |
| Intervalo de la generación Madre-Hija | 3.28 |

Estructura y diversidad genética

El tamaño efectivo de la población (N_e) cambió con el tiempo (Figura 2), siendo el más alto en 2004 (665) y el más bajo en 2010 (45). Se observó el tamaño efectivo más grande para la generación máxima (Cuadro 2). La variación en el tamaño efectivo de la población (N_e) a lo largo del tiempo también se ha observado en otras razas de ovejas. Los valores de N_e varían de 41.8 a 31.3 en ovejas Morada Nova⁽²²⁾, mientras que también se han consignado cifras de 280.2 a 12.4 para ovejas Segureña⁽⁶⁾. Por lo tanto, el tamaño promedio efectivo de la población (\bar{N}_e) es una mejor referencia y fue cercano a 50 cuando se calculó para generaciones completas y equivalentes en el presente estudio (Cuadro 2) y superior a 60 para las generaciones máximas. Según la FAO⁽²³⁾, el tamaño efectivo deseado de la población es de aproximadamente 50 animales por generación, para restringir una tasa de endogamia de 1% por generación. Por lo tanto, los valores de N_e por año observados para los rebaños de Santa Inés en el presente estudio (Figura 2), así como el \bar{N}_e (Cuadro 2) indican una situación de riesgo; pero los aumentos de endogamia fueron inferiores a 1% para generaciones completas, equivalentes y máximas (Cuadro 2), lo cual es consistente con las recomendaciones de la FAO para evitar el riesgo de extinción. La disminución de N_e y el aumento simultáneo de F (Figura 2) pueden deberse al registro de animales sin información de pedigrí o al uso intensivo de algunos sementales en las granjas ASCCO, ya que los valores promedio de reproducción para GDP3 tienden a aumentar a medida que N_e disminuye y F aumenta (nótese las curvas de línea similares de GDP3 y F en la Figura 2).

Figura 2: Endogamia promedio (F), tamaño efectivo de la población (N_e) y valores promedio de endogamia para la DWG3 por año de nacimiento



Se evaluó una población de referencia de 11.564 ovejas Santa Inés, con 3.984 ancestros. En esta población, el número efectivo de fundadores (f_e) fue de 285, mientras que el número de animales fundadores fue de 486.84. El número de ancestros a los que se debe 50 % de la variación genética fue 146 y el número efectivo de ancestros fue 273. El número efectivo de genomas fundadores (f_{ge}) fue 35.71. Por lo tanto, algunos sementales

de Santa Inés se usaron más intensamente, en detrimento de otros, lo que puede haber contribuido a la pérdida de variabilidad genética. Todos los ancestros contribuirían de la misma manera a lo largo de las generaciones, pero para muchas razas de ovejas, el número total de ancestros es mucho mayor que el número de ancestros a los que se debe el 50 % de la variabilidad genética^(8,9,22).

El mayor incremento de endogamia se observó en la generación equivalente (Cuadro 2). El mayor número de animales consanguíneos se concentró entre 0 y 10 % del coeficiente de consanguineidad y solo 263 animales mostraron $F > 10$ %. El intervalo de generación para cada una de las cuatro rutas padre-hijo demostró un promedio de 3.37 (Cuadro 2). Las estimaciones del coeficiente de endogamia promedio oscilaron entre cero y 6.25 % a lo largo de la generación (Cuadro 3) y la endogamia promedio fue de 1.40 % cuando solo se consideraron los animales endogámicos. Las estimaciones del coeficiente de consanguineidad promedio oscilaron entre 0.22 y 0.52 % a lo largo de la generación (Cuadro 3) y el coeficiente de consanguineidad promedio general fue 0.47 %. El coeficiente de endogamia tuvo su valor más bajo en 2004 (0.19 %) y alcanzó un valor más alto en 2008 (2.86 %) (Figura 2).

Cuadro 3: Número de animales (N) por generación con su respectivo coeficiente de endogamia promedio (F) y coeficiente de consanguineidad promedio (AR)

| Generaciones | N | F (%) | AR (%) |
|--------------|-------|-------|--------|
| 1 | 7,562 | 0.00 | 0.22 |
| 2 | 2,901 | 0.88 | 0.45 |
| 3 | 844 | 2.42 | 0.51 |
| 4 | 210 | 3.81 | 0.51 |
| 5 | 57 | 3.82 | 0.52 |
| 6 | 1 | 6.25 | 0.43 |

Idealmente, el f_e equipara al f_a , o la diferencia siempre es tan baja como sea posible. Las proporciones mucho más altas que 1.0 indican un fuerte efecto de cuello de botella, que puede deberse a que se utilizó un número pequeño de sementales en la cruce. Esta proporción en el presente estudio (1.04 %) sugiere que la mayoría de los ancestros fueron fundadores y un cuello de botella genético insignificante. A pesar de la buena proporción f_e/f_a en el estudio actual, los valores de f_e y f_a fueron mucho más bajos que los de la población de referencia y los ancestros (Cuadro 2), lo que indica que los animales que fueron evaluados aquí tienen un origen genético reducido. Otro estudio con borregos Santa Inés reportó una proporción f_e/f_a superior (1.35)⁽¹²⁾, demostrando así una reducción en la variabilidad genética causada por el desequilibrio entre los ancestros y los fundadores y un efecto de cuello de botella más alto. Para otras razas de ovejas, también se reportó un f_e/f_a cercano a 1, por ejemplo: de 1.0 para los borregos Morada Nova⁽²²⁾, de 1.8 para los borregos negros de Irán⁽⁷⁾, y de 0.12 para las ovejas Segureñas⁽⁶⁾. Sin embargo

también se registraron cifras altas en ovejas Xald (2.02)⁽¹⁾ y en ovejas Kermani (2.07)⁽⁹⁾. Finalmente, se detectó una pérdida de diversidad genética promedio de 0.0094 durante el periodo de estudio, lo que demuestra que la deriva genética fue significativa para el resultado de pérdida de diversidad genética en esta población.

Los valores de endogamia superiores a 10 % se asocian con una disminución del rendimiento en las ovejas⁽²⁴⁾. Se observaron pocos animales (2.27 %) con consanguineidad por encima de 10 % y un valor máximo de F de 37.5 %, mientras que varios animales (97.73 %) no eran endogámicos o mostraban un coeficiente de endogamia inferior a 10 %. Estos números son similares a los reportados para otras razas de ovejas^(8,25). En un estudio con ovejas Bharat Merino, el 97.62% de los animales no eran endogámicos ni mostraban una $F < 10\%$, y la endogamia individual más alta fue de 32.81 %⁽⁸⁾. En las ovejas Shal iraníes, el 93.72 % no son endogámicas o $F < 10\%$, con una endogamia individual máxima del 31.25 %⁽²⁵⁾. La baja integridad del pedigrí puede haber subestimado los coeficientes individuales de endogamia en el presente estudio. Trabajos previos sobre ovejas de Santa Inés, con mejor integridad de pedigrí, calcularon una endogamia máxima de 41.02 %⁽¹²⁾ y 54.83 %⁽¹³⁾, respectivamente; ambas investigaciones han demostrado que el número de animales endogámicos aumenta significativamente después de los primeros años de control de pedigrí.

El coeficiente de endogamia promedio de la población (animales endogámicos y no endogámicos) fue de 0.36 %, pero el mismo coeficiente para los animales endogámicos fue de 1.41 %. Se reportaron valores más altos de endogamia promedio de la población de 2.33%⁽¹²⁾ y 6.92 %⁽¹³⁾ para las ovejas Santa Inés. En estos estudios, los coeficientes de endogamia promedio fueron 10.74 %⁽¹²⁾ y 12.57 %⁽¹³⁾ cuando solo se usaron animales endogámicos. El valor más bajo encontrado en el presente estudio puede deberse a la baja integridad del pedigrí, especialmente en los primeros años, lo que dificulta el cálculo del coeficiente de endogamia. Se registraron pequeños coeficientes de endogamia promedio en otras razas de ovejas con baja integridad de pedigrí. Estudios anteriores determinaron coeficientes de endogamia promedio de 0.15, 1.6 y 0.60 % para el pedigrí analizado completo de las razas de ovejas Guilan⁽²⁰⁾, Baluchi⁽²⁾ y Segureñas⁽⁶⁾, respectivamente.

El incremento de la endogamia a través de las generaciones (Cuadro 3) puede estar reflejando un mejor control del pedigrí del rebaño y, consecuentemente, una calidad superior de la base de datos porque el coeficiente de endogamia depende del número de generaciones conocidas. El incremento de la endogamia (ΔF) en el presente estudio fue reducido para todas las generaciones rastreadas (Cuadro 2), lo que sugiere que los rebaños de Santa Inés bajo investigación estaban en buenas condiciones. También se observó un aumento en el coeficiente de endogamia promedio a lo largo de las generaciones en otras razas de ovejas^(6,8). Se consignó un incremento de 0 a 7.09 (desde la primera generación hasta la cuarta generación) en ovejas Segureñas⁽⁶⁾, mientras que un aumento de 0 a 1.54 (desde la generación inicial hasta la sexta generación) se determinó para las ovejas Bharat Merino⁽⁸⁾. Los valores bajos de AR obtenidos en el presente estudio (Cuadro 3) muestran que los rebaños están en buenas condiciones, lo que favorece la probabilidad de

apareamiento entre individuos no emparentados. Otro conjunto de datos de Santa Inés⁽¹²⁾ también registró una estimación baja de AR (0.73 %), lo que evidencia la gran variabilidad de esta raza.

Efecto de la endogamia sobre el fenotipo y los valores genéticos.

Para los valores fenotípicos, la endogamia individual no tuvo efecto ($P>0.05$) en el PC60, PC180, PC270 y GDP1 (Cuadro 4), pero se observaron efectos significativos ($P<0.05$) para PC1 (0.0054 ± 0.0015), GDP2 (-0.9837 ± 0.3025) y GDP3 (-0.5628 ± 0.2377). Para los valores genéticos, el efecto de la endogamia por depresión fue significativo ($P<0.05$) para todos los rasgos, excepto GDP1. Para las ovejas Santa Inés, solo un estudio previo⁽¹²⁾ probó el efecto de endogamia en los rasgos fenotípicos, pero se evaluaron solo PC1, PC60 y PC180. Observaron una reducción de 34, 52 y 204 g por porcentaje de ΔF (equivalente a un coeficiente de endogamia tradicional de 2.2 % cuando se conocen 2.26 generaciones en el pedigrí) en el peso de las ovejas Santa Inés para PC1, PC60 y PC180, respectivamente. El presente análisis para los rasgos de registro no confirmó estos hallazgos, porque se encontró un efecto positivo de la endogamia en el PC1, en el que cada 1 % de la endogamia aumentó 5.4 g en este peso, y no se reconocieron efectos significativos para el PC60, PC180 y PC270 (Cuadro 4). Varias investigaciones anteriores con otras razas de ovejas dieron a conocer un efecto de endogamia depresiva sobre el peso al nacer^(21,26,27), en el que cada 1 % de la endogamia resultó en disminuciones desde -0.7 g por 1% F en ovejas Olkuska polacas⁽²⁶⁾ hasta -51 g por 1 % F en ovejas Thalli⁽²⁷⁾. Para otros pesos corporales antes y después del destete, también hay muchos resultados que indican efectos depresivos en diferentes razas de ovejas. Se registró el efecto de la endogamia por depresión para el PC60, con valores que varían de -33 a -48 g por 1 % de F^(27,28). Sin embargo, los estudios con ovejas Shal iraníes⁽²⁵⁾ y ovejas Segureñas⁽⁶⁾ no tuvieron ningún efecto significativo de la endogamia en el peso corporal.

Cuadro 4: Coeficientes de regresión de los efectos de la endogamia en el rendimiento de los rasgos

| Rasgo | Valor del fenotipo | | | Valor de cría | | |
|---|--------------------|----------------|------------|---------------|----------------|------------|
| | Estimación | Error estandar | Valor de P | Estimación | Error estandar | Valor de P |
| PC al nacer | 0.0054 | 0.0015 | 0.0004 | -0.0049 | 0.0006 | <0.0001 |
| PC a los 60 días | 0.0252 | 0.0132 | 0.0555 | -0.0162 | 0.0030 | <0.0001 |
| PC a los 180 días | -0.0568 | 0.0299 | 0.0575 | -0.0347 | 0.0104 | 0.0009 |
| PC a los 270 días | -0.0623 | 0.0430 | 0.1469 | -0.0448 | 0.0131 | 0.0006 |
| GDP desde el nacimiento hasta los 60 días | -0.2318 | 0.2200 | 0.2921 | -0.0461 | 0.0573 | 0.4213 |
| GDP de 60 a 180 días | -0.9837 | 0.3025 | 0.0012 | -0.2846 | 0.0868 | 0.0011 |
| GDP de 60 a 270 días | -0.5628 | 0.2377 | 0.0180 | -0.0524 | 0.0212 | 0.0137 |

PC= peso corporal; GDP= ganancia diaria de peso.

En algunos trabajos previos, muchas veces se atribuyen los efectos no significativos al bajo nivel de endogamia de los animales como consecuencia de la baja integridad del pedigrí. En el presente estudio, el conjunto de datos también tenía una baja integridad del pedigrí (Figura 1); en consecuencia, un gran número de animales (7,562) mostró F cerca de 0. Otra hipótesis para dicho efecto es que el número reducido de animales mostró tanto $F > 0$ como registro fenotípico. Para evitar este segundo problema, se decidió evaluar el efecto de la endogamia en los valores de reproducción. Los resultados (Cuadro 4) indicaron un efecto significativo de endogamia en estos valores en todos los pesos corporales (PC1, PC60, PC180 y PC270). Además, los coeficientes de regresión fueron negativos, lo que es más consistente con estudios previos reportados en ovejas^(26,27,28).

Los coeficientes de regresión para la GDP2 y la GDP3 fueron más altos que los (-0.263 ± 0.116) reportados para la ganancia diaria de peso de 90 a 365 en ovejas Sandyno⁽⁴⁾ e inferiores a los calculados para la ganancia diaria de peso de 90 a 180 (-1.810 ± 0.017) y de 90 a 365 (-1.345 ± 0.083) en ovejas Baluchi⁽²⁾. El que se haya encontrado un efecto para la ganancia diaria de peso y ninguno para el peso corporal parece incoherente, pero es fácil de explicar. El número de animales con registros para PC60, PC180 y PC270 fue diferente del número de animales con registros para GDP2 y GDP3, porque para calcular el aumento de peso diario es necesario tener cuatro datos del mismo animal (el PC inicial y final y las edades inicial y final). Esto no ocurrió con todos los animales del conjunto de datos con el cual se trabajó. Cuando se usaron valores de reproducción, este problema se resolvió, porque todos los animales tienen las estimaciones de los valores de reproducción para todos los rasgos. Es posible observar en el Cuadro 4 que esta incoherencia prácticamente no existió cuando se estimó el efecto de la endogamia en los valores de reproducción (Tabla 4), lo que sugiere un resultado más consistente.

Se pudo observar que la población evaluada tenía una baja integridad de pedigrí y una endogamia promedio pequeña. Esta población presentó una disminución en el tamaño efectivo de la población a lo largo de las generaciones y un aumento de la endogamia, lo que puede comprometer su variabilidad genética. La endogamia tuvo un efecto significativo en el PC1, la GDP2 y la GDP3 cuando se evaluaron los registros fenotípicos. Al abordar los valores de reproducción, el efecto de endogamia fue significativo para todos los rasgos, excepto para la GDP1. Los coeficientes de regresión obtenidos para los valores reproductivos sugirieron un análisis más robusto, porque fueron negativos y significativos tanto para el PC (todas las edades) como para la GDP post-destete. Por otro lado, se encontraron coeficientes de endogamia de regresión positiva y significativa solo para el PC1 (en análisis fenotípico), pero no hubo resultados similares para este rasgo en el análisis del valor de mejoramiento. En ambos análisis, el efecto de la endogamia en los rasgos de crecimiento fue principalmente negativo, lo que implica la necesidad de evitar el apareamiento relacionado en los rebaños estudiados de ovejas Santa Inés.

Agradecimientos

A ASCCO por la base de datos; a FAPESB por la beca otorgada a Ana Carla Borges Barbosa, y a CNPQ por la Beca de Productividad otorgada a José Bento Sterman Ferraz, a Victor Breno Pedrosa y a Luís Fernando Batista Pinto.

Literatura citada:

1. Goyache F, Gutiérrez JP, Fernández I, Gomez E, Alvarez I, Díez J, Royo LJ. Using pedigree information to monitor genetic variability of endangered populations: the Xalda sheep breed of Asturias as an example. *J Anim Breed Genet* 2003;120:95–103.
2. Gholizadeha M, Ghafouri-Kesbi F. Inbreeding depression in growth traits of Baluchi sheep. *Small Ruminant Res* 2016;144:184–190.
3. Yeganehpur Z, Roshanfekar H, Fayazi J, Beyranvand MH. Inbreeding depression on growth traits of Iranian Lori sheep. *Rev Colomb Cienc Pec* 2016;29:264-273.
4. Venkataramanan R, Subramanian A, Sivaselvam SN, Sivakumar T, Sreekumar C, Iyue, M. Effect of inbreeding and individual increase in inbreeding on growth in Nilagiri and Sandyno breeds of sheep. *Anim Genet Resour* 2016;58:63-71.
5. Scherf BD. World watch list for domestic animal diversity. 3rd ed., Italy, AO, 2000.
6. Barros EA, Brasil LHA, Tejero JP, Delgado-Bermejo JV, Ribeiro MN. Population structure and genetic variability of the Segureña sheep breed through pedigree analysis and inbreeding effects on growth traits. *Small Ruminant Res* 2017;149:128–133.
7. Mokhtari MS, Shahrabak MM, Esmailzadeh AK, Shahrabak HM, Gutierrez JP. Pedigree analysis of Iran-Black sheep and inbreeding effects on growth and reproduction traits. *Small Ruminant Res* 2014;116:14– 20.
8. Gowane GR, Prakash V, Chopra A, Prince LLL. Population structure and effect of inbreeding on lamb growth in Bharat Merino sheep. *Small Ruminant Res* 2013;114:72–79.
9. Mokhtari MS, Shahrabak MM, Esmailzadeh AK, Abdollahi-Arpanahi R, Gutierrez JP. Genetic diversity in Kermani sheep assessed from pedigree analysis. *Small Ruminant Res* 2013;114:202–205.
10. Lynch M, Walsh B. Genetics and analysis of quantitative traits. 1st Ed., USA, Sinauer Associates, 1998.

11. Breda FC, Euclides RF, Pereira CS, Torres RA, Carneiro PLS, Sarmiento JLR, Torres Filho RA, Moita AKF. Endogamia e Limite de Seleção em Populações Seleccionadas Obtidas por Simulação. *Rev Bras Zootec* 2004;33:2017-2025.
12. Pedrosa VB, Santana-Junior ML, Oliveira PS, Eler JP, Ferraz JBS. Population structure and inbreeding effects on growth traits of Santa Inês sheep in Brazil. *Small Ruminant Res* 2010;93:135-139.
13. Teixeira-Neto MRT, Cruz JF, Carneiro PLS, Malhado CHM, Faria HHN. Parâmetros populacionais da raça ovina Santa Inês no Brasil. *Pesq Agropec Bras* 2013;48:1589-1595.
14. Gutiérrez JP, Goyache F. A note on ENDOG: a computer program for analyzing pedigree information. *J Anim Breed Genet* 2005;122:172-176.
15. Meuwissen TI, Luo Z. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genet Sel Evol* 1992;24:305–313.
16. Groeneveld E, Westhuizen BVD, Maiwashe A, Voordewind F, Ferraz JBS. POPREP: a generic report for population management. *Genet Mol Res* 2009;8(3):1158-1178.
17. SAS. SAS/STAT User's Guide (Release 13.1). Introduction to Mixed Modeling Procedures. USA, SAS institute Inc., 2013.
18. Groeneveld E, Kovač M, Mielenz N. VCE User's guide and reference manual (Release 6.0). Germany, 2010.
19. Groeneveld E, Kovac M, Mielenz N. PEST2 User's guide and reference manual (Release 2.0). Germany, 2009.
20. Eteqadi B, Hossein-Zadeh NG, Shadparvar AA. Population structure and inbreeding effects on body weight traits of Guilan sheep in Iran. *Small Ruminant Res* 2014;119:45–51.
21. Yavarifard R, Hossein-Zadeh NG, Shadparvar AA. Population genetic structure analysis and effect of inbreeding on body weights at different ages in Iranian Mehraban sheep. *J Anim Sci Tech* 2014;56:34.
22. Rodrigues DS, Ribeiro MN, Oliveira SMP, Lima FAM, Villarroel ABS, Pacheco ACL, Santos LH. Estrutura populacional de um rebanho da Raça Morada nova como contribuição para a conservação. *Cienc Rural* 2009;19:103-110.
23. FAO. Secondary Guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management Plans: Management of Small Populations at Risk. Italy, FAO, 1998.
24. Norberg E, Sorensen AC. Inbreeding trend and inbreeding depression in the Danish populations of Texel, Shropshire, and Oxford Down. *J Anim Sci* 2007;85:299-304.

25. Patiabadi Z, Varkoohi S, Savar-Sofla S. Inbreeding and inbreeding depression on body weight in Iranian Shal sheep. *Iran J Appl Anim Sci* 2016;6:887-893.
26. Drobik W, Martyniuk E. Inbreeding and its impact on the prolific Polish Olkuska sheep population. *Small Rumin Res* 2016;137:28-33.
27. Hussain A, Akhtar P, Ali S, Younas M, Shafiq M. Effect of inbreeding on pre-weaning growth traits in Thalli sheep. *Pak Vet J* 2006;26:138-140.
28. Analla M, Montilla JM, Serradilla JM. Study of the variability of the response to inbreeding for meat production in Merino sheep. *J Anim Breed Genet* 1999;116:481-488.