



Análisis genético del bovino Criollo Mixteco de Oaxaca



Miguel Ángel Domínguez Martínez ^{a*}

Víctor Hernández Núñez ^b

Araceli Mariscal Méndez ^a

Amparo Martínez Martínez ^c

Gisela Fuentes-Mascorro ^a

^a Universidad Autónoma Benito Juárez de Oaxaca. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Cuerpo Académico Ciencias Veterinarias Aplicadas al Desarrollo Regional. Av. Universidad S/N. Ex-Hacienda 5 Señores, 68120. Oaxaca de Juárez, Oaxaca, México.

^b Universidad Tecnológica de la Mixteca, Brigada de Promoción del Desarrollo. Oaxaca, México.

^c Universidad de Córdoba, Facultad de Veterinaria. Córdoba, España.

* Autor de correspondencia: mdominguez.cat@uabjo.mx

Resumen:

El bovino Criollo Mixteco es un recurso genético poco explorado, pero de gran valor por su potencial para ser empleado en sistemas de producción respetables con el entorno y adaptables a las condiciones del mismo. La identificación y caracterización de este recurso local es un punto primordial para su conservación y mejora, es por esto que en el presente estudio se llevó a cabo el análisis de la diversidad y relaciones genéticas de la población de bovinos Criollos Mixtecos de Oaxaca, mediante el empleo de 19 marcadores de ADN microsatélites y 32 poblaciones bovinas de referencia, pertenecientes al consorcio BIOBOVIS de la Red CONBIAND. El número medio de alelos detectados fue de 8.8 ± 2.1 y el número efectivo de alelos estimado fue de 4.5 ± 1.2 . La diversidad genética representada por los valores de heterocigosidad esperada (0.7700 ± 0.0682) y observada ($0.7170 \pm$

0.0998), se encontró dentro del rango de estimadores obtenidos en estudios previos con poblaciones bovinas locales empleando marcadores microsatélites. El análisis de la estructura poblacional reveló una influencia predominante de germoplasma ibérico (*Bos taurus*). Se observa además una estrecha relación entre el Criollo Mixteco y el resto de poblaciones bovinas criollas mexicanas a excepción del Criollo Lechero Tropical.

Palabras clave: Caracterización genética, Microsatélites, Conservación, Bovino criollo.

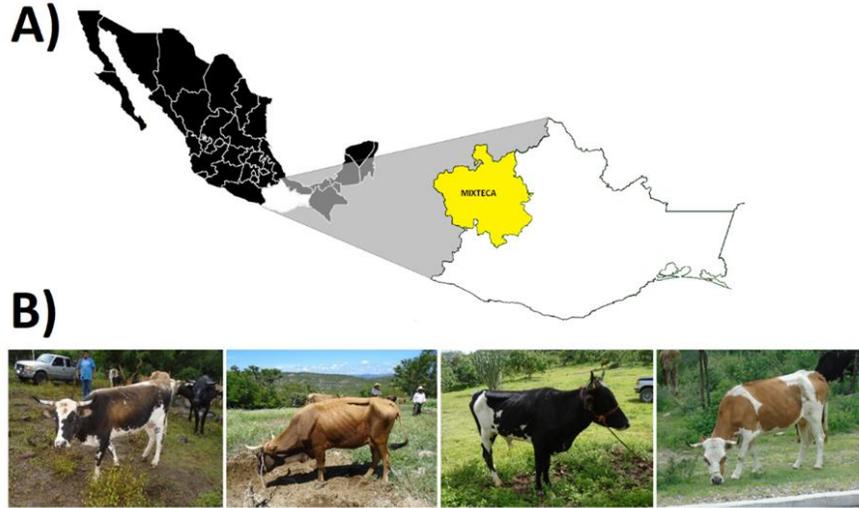
Recibido: 13/09/2022

Aceptado: 09/01/2023

El ganado criollo representa un recurso genético de gran importancia para el abastecimiento de alimentos y materias primas en zonas de condiciones climáticas extremas, escasos recursos alimenticios y gran incidencia de enfermedades infecciosas y parasitarias⁽¹⁾, contribuye potencialmente a la reducción del hambre y de la pobreza, así como al desarrollo sostenible⁽²⁾. No obstante, la incapacidad de apreciar el valor real biológico, económico y cultural de estos animales, ha ocasionado una agresiva extensión de razas altamente seleccionadas provocando una constante erosión que pone en peligro la existencia de estos recursos, representando una pérdida irreparable de variabilidad genética, que pudiera ser de gran valor para enfrentar los efectos del cambio climático.

En el estado de Oaxaca, se cuenta con una población de ganado criollo localizado en la región Mixteca (Figura 1A), denominado Criollo Mixteco. Fenotípicamente, son animales de talla mediana, con una alzada a la cruz promedio de 1.03 ± 0.16 m y un peso promedio de 176 ± 51.48 kg (parámetros reportados para una edad de 1 a 3 años)⁽³⁾, su pelaje puede ser negro o colorado uniforme o en berrendo (Figura 1B). El origen del bovino Criollo Mixteco se remonta a la época de la colonia, probablemente como parte de los animales que acompañaron a los primeros españoles para la construcción de los conventos a lo largo del territorio Oaxaqueño, en lo que actualmente se conoce como la Ruta Dominica⁽⁴⁾.

Figura 1: A) Ubicación geográfica de la región Mixteca de Oaxaca. B) Ejemplares de Bovino Criollo Mixteco



En la imagen se aprecia la coloración y características morfoestructurales del Bovino Criollo Mixteco

Desde su introducción a la región, el Criollo Mixteco fue adaptándose de forma exitosa a las condiciones geográficas y ambientales prevalecientes en la zona, la cual se caracteriza por una orografía complicada y fluctuaciones en la disponibilidad de alimentos y agua. No obstante, este ganado es capaz de ser productivo en dichas condiciones, lo que los convierte en animales idóneos para desarrollar sistemas de producción respetables con el medio ambiente, resilientes y capaces de enfrentar los cambios en el entorno, principalmente con la tendencia actual en América Latina hacia el desarrollo de sistemas de producción más intensivos y sostenibles⁽⁵⁾.

De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), la identificación y caracterización genética del ganado criollo o local es un paso primordial en la conservación y aprovechamiento de estos recursos genéticos⁽⁶⁾. En este sentido, los marcadores moleculares microsatélites han demostrado ser una herramienta altamente efectiva para caracterizar genéticamente las poblaciones de ganado bovino criollo en América⁽⁷⁻¹⁰⁾, por lo que, en el presente estudio se evaluó la diversidad genética de la población de bovinos Criollos Mixtecos y sus relaciones genéticas con otras poblaciones bovinas locales y especializadas, mediante el empleo de 19 marcadores microsatélites y 32 poblaciones de referencia, con el objetivo de generar información sobre el estado de conservación de este valioso recurso genético local.

Se seleccionaron un total de 40 bovinos Criollos Mixtecos adultos (29 hembras y 11 machos), los cuales se identificaron con base en las características fenotípicas de ejemplares criollos reportadas previamente en la literatura, entre las que se encuentran el patrón de coloración, talla y parámetros zoométricos^(3,11), aquellos individuos que presentaban características

fenotípicas propias de razas Cebú fueron descartados. Con el fin de evitar relaciones de parentesco cercano entre los individuos seleccionados, se incluyó únicamente un ejemplar por cada unidad de producción bovina muestreada, separadas geográficamente en diferentes comunidades de la Mixteca Oaxaqueña (17°48'00" N, 97°46'00" O), además de confirmar, mediante entrevista, la ausencia de conexiones genéticas (uso de sementales) entre las unidades de producción. El tamaño de la muestra se definió tomando como referencia la información publicada para estudios genéticos poblacionales mediante marcadores moleculares microsatélites⁽¹²⁾, así como el tamaño de muestra sugerido por la FAO para estudios de caracterización genética de poblaciones de ganado local mediante microsatélites (n=25 a 40)⁽¹³⁾.

El material biológico consistió en muestras de sangre total con anticoagulante (EDTA) obtenidas mediante punción aséptica de la vena yugular, a partir de las cuales se llevó a cabo la extracción de ácidos nucleicos, utilizando el kit ReliaPrep Blood gDNA Miniprep System (Promega), siguiendo las instrucciones del fabricante. Para el análisis genético de la población se empleó un panel de 19 marcadores microsatélites recomendados por la FAO-ISAG⁽¹⁴⁾ (Cuadro 1), los cuales se amplificaron mediante PCR y procesaron en un secuenciador capilar ABI377XL (Applied Biosystems), con la posterior tipificación alélica, siguiendo la metodología establecida en el Laboratorio de Mejora y Conservación de Recursos Genéticos Animales de la Universidad de Córdoba, España⁽⁷⁾.

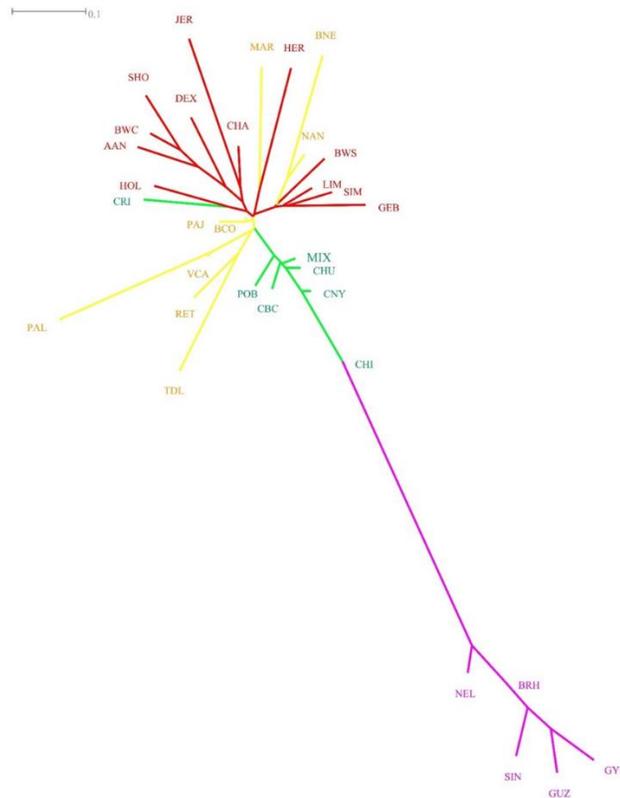
Cuadro 1: Frecuencias alélicas observadas en la población de Bovinos Criollos Mixtecos

BM1818		BM1824		BM2113		CSRM60		CSSM66	
<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>
260	0.0132	179	0.2750	126	0.0385	91	0.0125	179	0.0132
262	0.0395	181	0.1750	128	0.0513	93	0.1500	181	0.0921
264	0.3553	183	0.3875	130	0.0769	95	0.0125	183	0.1974
266	0.1842	185	0.0125	132	0.0256	97	0.1375	185	0.0789
268	0.3421	189	0.1500	134	0.0769	99	0.0250	187	0.0132
270	0.0526			136	0.2436	101	0.0125	189	0.2895
272	0.0132			138	0.3077	103	0.4125	191	0.0132
				140	0.1026	105	0.1875	193	0.1842
				142	0.0769	111	0.0375	197	0.1184
						113	0.0125		
ETH003		ETH010		ETH185		ETH225		HAUT27	
<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>
103	0.0263	209	0.1667	220	0.0286	139	0.2000	128	0.0135
109	0.1053	211	0.0128	222	0.0571	141	0.0125	140	0.0270
115	0.0658	213	0.1026	226	0.0571	143	0.1125	142	0.0811
117	0.3421	215	0.1154	228	0.6000	145	0.0250	146	0.0135
119	0.1974	217	0.3333	230	0.0143	147	0.2625	148	0.5405
123	0.0658	219	0.1923	232	0.1000	149	0.2875	150	0.2297
125	0.1711	221	0.0256	234	0.1143	151	0.0125	152	0.0676
129	0.0263	223	0.0513	236	0.0143	153	0.0250	154	0.0270
				240	0.0143	157	0.0625		
HEL009		ILSTS006		INRA32		INRA63		MM12	
<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>
149	0.0128	287	0.0556	168	0.0152	175	0.4250	105	0.0132
151	0.0128	289	0.0417	174	0.0152	177	0.3250	109	0.0132
153	0.3077	291	0.2361	176	0.1364	179	0.0125	117	0.1579
155	0.0641	293	0.2778	178	0.2879	183	0.2000	119	0.1184
157	0.0256	295	0.1111	180	0.3485	185	0.0375	121	0.2368
159	0.0256	297	0.2639	182	0.0303			123	0.1184
161	0.2308	299	0.0139	184	0.1212			125	0.0526
163	0.1154			186	0.0152			129	0.0132
165	0.0513			188	0.0303			131	0.0263
167	0.0513							133	0.1974
169	0.0128							135	0.0395
171	0.0897							139	0.0132
SPS115		TGLA053		TGLA122		TGLA227			
<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>	<i>Alelo</i>	<i>Frec.</i>		
242	0.0375	151	0.0658	134	0.0250	79	0.0769		
244	0.4875	153	0.0395	140	0.0125	81	0.0256		
246	0.0625	157	0.2105	142	0.0375	83	0.1282		
248	0.1875	159	0.1711	144	0.0375	85	0.3077		
250	0.0250	163	0.0526	146	0.0750	87	0.0128		
252	0.0875	165	0.0921	148	0.0125	89	0.0641		
254	0.0250	167	0.1842	150	0.3875	91	0.0641		
256	0.0875	169	0.1447	152	0.2875	93	0.0128		
		175	0.0263	154	0.0125	95	0.0385		
		181	0.0132	156	0.0125	99	0.2692		
				160	0.0625				
				168	0.0125				
				174	0.0250				

La información generada a partir de la tipificación alélica se empleó para calcular las frecuencias alélicas y genotípicas de cada marcador microsatélite utilizando el complemento MSTools para Excel (Genetics Dept, TCD, Ireland). El número de alelos por *locus*, número efectivo de alelos, heterocigosidad observada y esperada, contenido de información polimórfica (PIC) y el coeficiente de endogamia F_{IS} se estimaron con el programa Popgene v 1.32⁽¹⁵⁾. La prueba de equilibrio Hardy-Weinberg se llevó a cabo con el programa Arlequin v 3.1⁽¹⁶⁾.

Para llevar a cabo el análisis de la estructura poblacional y las relaciones genéticas, se utilizó la información alélica de 32 poblaciones de referencia, previamente reportadas en la literatura (Figura 2)⁽¹⁷⁾, pertenecientes al Consorcio BIOBOVIS (<https://BIOBOVIS.jimdofree.com/>) de la Red de Conservación de la Biodiversidad de los Animales Domésticos Locales (CONBIAND). Las poblaciones de referencia se dividieron en cuatro grupos de acuerdo con su origen o especialización (criollos de México, ibéricos, europeos especializados y Cebú). Se estimó la distancia genética entre pares de poblaciones de Nei (DST) con el software Arlequin v3.1, con la información generada en la matriz de distancia genética se creó una representación gráfica en forma de árbol filogenético empleando el software SplitsTree v.4.14.16, con el método Neighbor Joining. Finalmente, se utilizó el programa Structure⁽¹⁸⁾ para inferir la estructura de la población, usando los siguientes parámetros: 100,000 iteraciones de calentamiento seguidas de 1'000,000 de iteraciones de Monte Carlo basadas en cadenas de Markov (MCMC). Un total de 32 diferentes corridas (K2 a K33) se realizaron para estimar el número más probable de cluster existentes. El valor de K óptimo se estimó mediante el método del valor modal de la distribución de Delta K, utilizando la fórmula $\Delta K = \text{mean}(|L''(K)|) / \text{sd}(L(K))$.

Figura 2: Árbol de distancia genética de Nei (distancia insesgada) mediante el método Neighbor Joining



El círculo muestra la ubicación de las poblaciones criollas dentro del árbol de distancia genética (exceptuando al Criollo Lechero Tropical), revelando su posición intermedia entre las razas *Bos taurus* europeas y *Bos indicus*. Poblaciones: MIX (Bovino Criollo Mixteco), CRI (Criollo Lechero Tropical), POB (Criollo Poblano), CBC (Criollo Baja California), CHU (Criollo Chihuahua), CNY (Criollo Nayarit), CHI (Criollo Chiapas), TDL (Lidia), RET (Retinta), BCO (Berrenda en Colorado), BNE (Berrenda en Negro), MAR (Marismeña), PAJ (Pajuna), NAN (Negra Andaluza), VCA (Vaca Canaria), PAL (Palmera), AAN (Aberdeen Angus), BWC (British White Cattle), HER (Hereford), JER (Jersey), SHO (Shorthorn), DEX (Dexter), BWS (Brown Swiss), CHA (Charolais), HOL (Holstein- Fresian), LIM (Limousin), SIM (Simmental), GEB (Gelbvieh), GYR (Gyr), BRH (Brahman), SIN (Sindi), GUZ (Guzerat), NEL (Nelore).

En el Cuadro 1 se muestran los resultados del cálculo de frecuencias alélicas para cada uno de los 19 *loci* analizados en la población de bovinos Criollos Mixtecos. En todos los *loci* analizados se observó variación polimórfica. En total se detectaron 168 alelos distribuidos en los 19 microsatélites, lo que representa un número medio de alelos de 8.8 ± 2.1 , siendo los marcadores TGLA122 ($N_a=13$), MM12 ($N_a=12$) y HEL009 ($N_a=12$) los que presentaron un mayor número de alelos (Cuadro 2). En lo que respecta al número efectivo de alelos, se observó una media de 4.5 ± 1.2 alelos, mientras que el contenido de información polimórfica promedio fue de 0.7286 ± 0.0748 . El valor de heterocigosidad observada fue de 0.7170 ± 0.0998 y la heterocigosidad esperada fue de 0.7700 ± 0.0682 . En el Cuadro 2 se muestran

los resultados de los principales parámetros de diversidad genética para cada uno de los marcadores microsatélites evaluados. Los marcadores HAUT27, ILSTS006 y TGLA227 fueron los únicos *loci* en desequilibrio Hardy Weinberg ($P < 0.05$). Por otra parte, 15 de los 19 marcadores microsatélites mostraron valores de F_{IS} positivos y los 4 restantes mostraron valores negativos; sin embargo, en su mayoría se encontraron separados del valor cero obteniéndose un valor medio de F_{IS} de 0.058, siendo los marcadores TGLA227 y BM1818 los que mostraron mayor desviación del valor de F_{IS} positivo y el marcador CSRM60 la mayor desviación de F_{IS} negativo.

Cuadro 2: Parámetros de diversidad genética

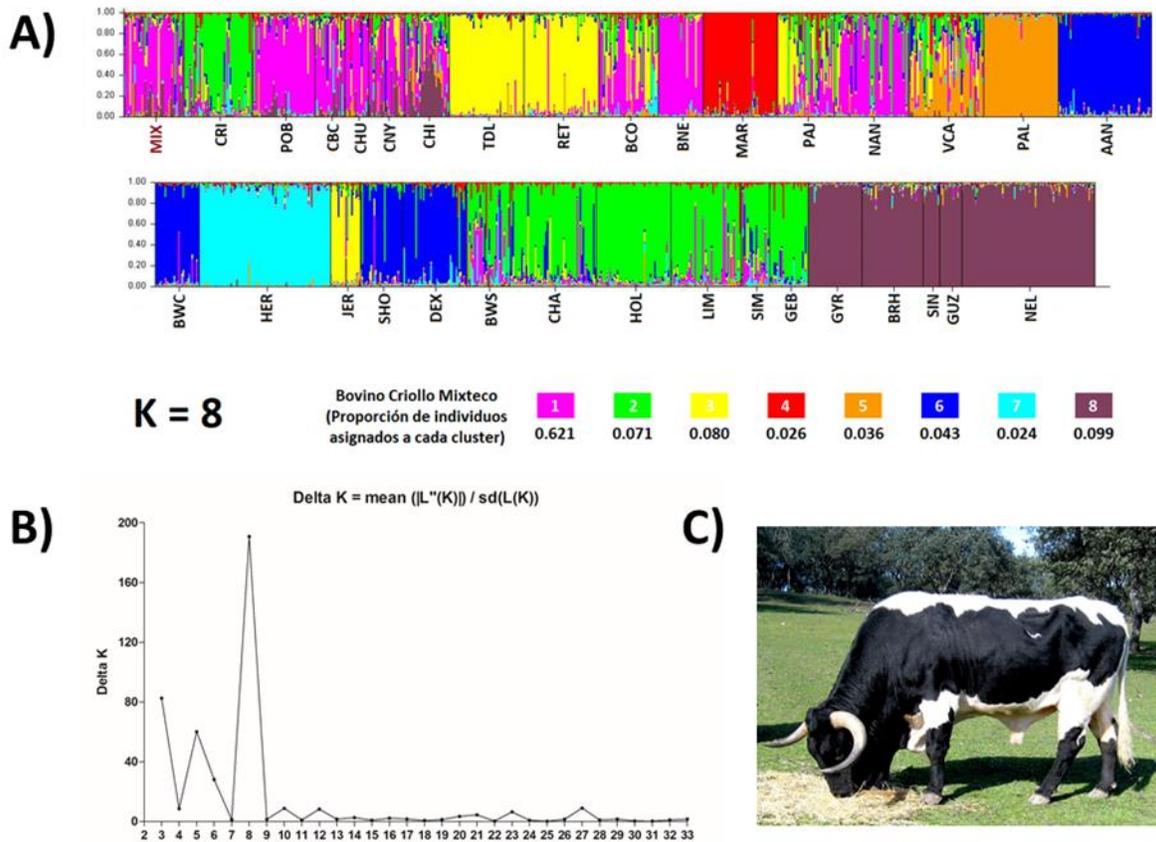
Marcador	Na	Ne	PIC	Ho	He	F_{IS}	<i>P</i> value
<i>BM1818</i>	7	3.5479	0.6695	0.5789	0.7277	0.1938	0.0640
<i>BM1824</i>	5	3.5834	0.6728	0.6500	0.7301	0.0984	0.7939
<i>BM2113</i>	9	5.3462	0.7907	0.7949	0.8235	0.0222	0.8494
<i>CSRM60</i>	10	4.0100	0.7195	0.8250	0.7601	-0.0991	0.6078
<i>CSSM66</i>	9	5.3780	0.7895	0.8684	0.8249	-0.0668	0.4087
<i>ETH003</i>	8	4.8456	0.7673	0.7632	0.8042	0.0384	0.8776
<i>ETH010</i>	8	4.9223	0.7704	0.7436	0.8072	0.0668	0.1559
<i>ETH185</i>	9	2.5574	0.5860	0.5143	0.6178	0.1555	0.2228
<i>ETH225</i>	9	4.7690	0.7597	0.7750	0.8003	0.0194	0.9550
<i>HAUT27*</i>	8	2.7939	0.6022	0.6216	0.6509	0.0319	0.0042
<i>HEL009</i>	12	5.5410	0.7990	0.8205	0.8302	-0.0012	0.8609
<i>ILSTS006*</i>	7	4.5474	0.7458	0.8056	0.7911	-0.0326	0.0136
<i>INRA32</i>	9	4.1644	0.7244	0.6667	0.7716	0.1227	0.4309
<i>INRA63</i>	5	3.0505	0.6101	0.6000	0.6807	0.1074	0.4384
<i>MM12</i>	12	6.5045	0.8283	0.8421	0.8575	0.0049	0.2746
<i>SPS115</i>	8	3.3934	0.6763	0.6750	0.7142	0.0430	0.7280
<i>TGLA053</i>	10	6.8274	0.8366	0.7368	0.8649	0.1367	0.1248
<i>TGLA122</i>	13	4.0455	0.7211	0.7000	0.7623	0.0702	0.5162
<i>TGLA227*</i>	10	4.9951	0.7743	0.6410	0.8102	0.1985	0.0017

Na= número de alelos; Ne= número efectivo de alelos; PIC= contenido de información polimórfica; Ho= heterocigosidad observada; He= heterocigosidad esperada; F_{IS} = coeficiente de endogamia; *P* value = Significancia equilibrio Hardy Weinberg.

El análisis de distancia genética reveló que el Criollo Mixteco se agrupa con las poblaciones criollas de México (Figura 2), mostrando una menor distancia con los bovinos criollos de Chihuahua ($D= 0.046$), Baja California ($D= 0.064$) y Puebla ($D= 0.078$). Con respecto al resto de grupos poblacionales, el Criollo Mixteco presentó una menor distancia genética con la población Berrenda en Colorada ($D= 0.103$), perteneciente al grupo de razas locales españolas, así como con la raza Limousin ($D= 0.190$), perteneciente a las razas europeas especializadas. La mayor distancia genética se observó con cada una de las razas *Bos indicus* (Nelore 0.588 – Gyr 0.734).

Finalmente, los resultados del análisis de la estructura poblacional mediante el test de asignación con el software Structure (Figura 3A) y posterior cálculo del valor K óptimo mediante el método del valor modal de la distribución de Delta K (Figura 3B), reveló que, el K óptimo fue de 8. Las proporciones de asignación a cada cluster, para el Criollo Mixteco, se muestran en la Figura 3A. De acuerdo con los resultados de K8, se observa que, a excepción de la población Criolla Lechera, el resto de poblaciones criollas de México, en el que se incluye al Criollo Mixteco, presentan un mayor porcentaje de asignación al cluster 1, que incluye a las poblaciones locales españolas Berrenda en Negro, Berrenda en Colorado, Negra Andaluza y Pajuna (Figura 3). El resto del genoma del bovino Criollo Mixteco se distribuyó de la siguiente manera: 14.2 % con el resto de razas locales españolas, 13.8 % con razas europeas especializadas y 9.9 % con el cluster de las poblaciones Cebú.

Figura 3: A) Resultados del análisis Bayesiano Structure para la población de Bovinos Criollos Mixtecos, empleando 32 poblaciones de referencia y un total de 8 cluster inferidos (K8). B) Estimación del K óptimo mediante el método del valor modal de la distribución de Delta K. C) Ejemplar de la raza Berrenda en Negro



(Fuente fotografía: Agrupación nacional de asociaciones de criadores de ganado bovino de las razas Berrenda en Negro y Berrenda en Colorado).

Las poblaciones locales desempeñan un papel primordial en ganadería, ya que significaron la base para el desarrollo de razas especializadas y actualmente constituyen un reservorio de diversidad genética que debe ser preservado⁽¹⁹⁾. En este sentido, el bovino Criollo Mixteco representa un recurso ganadero local de gran valor que debe ser conservado, por lo que su evaluación genética es un punto importante para lograr este objetivo.

Los resultados de diversidad alélica, representada por el número medio de alelos observados, mostraron una similitud con los datos reportados en estudios previos en poblaciones bovinas, cuando se comparan con los valores medios por población [6.92 ± 0.99]⁽⁷⁾, [6.78 ± 1.88]⁽⁸⁾, [8.31 ± 2.10]⁽²⁰⁾, sin embargo, son inferiores al compararse con el número medio de alelos detectados considerando a las poblaciones criollas como grupo [14.21 ± 3.74]⁽⁸⁾, [15.5 ± 0.9]⁽¹⁷⁾. La diferencia observada en el número medio de alelos al ser comparada a nivel grupal se debe a la heterogeneidad de las poblaciones criollas en América, la cual ha sido confirmada en diversos estudios empleando polimorfismos autosómicos y mitocondriales⁽²¹⁻²³⁾. Dicha heterogeneidad es probablemente el resultado de diversos factores como diferencias en el origen de las poblaciones⁽¹⁷⁾, diferenciación por su localización geográfica⁽¹⁸⁾, así como al proceso de deriva genética y la contribución de animales de diferentes orígenes, los cuales han sido mezclados en algún momento con las poblaciones criollas, tal como se ha descrito con la introgresión de razas Cebú, africanas y británicas^(21,23-24). Este dato debe tomarse con cautela, ya que la heterogeneidad observada también podría reflejar el estado de amenaza de la población, por dilución a causa del mestizaje intensivo o como consecuencia del aislamiento y abandono⁽¹⁷⁾.

Los valores de heterocigosidad observada y esperada representan una medida de la diversidad genética en una población, sin embargo, su estimación se realiza a partir de datos diferentes, Por un lado, la heterocigosidad esperada se estima a partir de las frecuencias alélicas, mientras que la heterocigosidad observada se estima a partir de frecuencias genotípicas, por lo cual, las diferencias observadas entre ambas estimaciones pueden ser un indicador del nivel de endogamia en la población⁽²⁵⁾. En el presente estudio, se observó una diferencia entre los valores de heterocigosidad, siendo la heterocigosidad observada inferior a la heterocigosidad esperada, lo que sugiere una tendencia a la endogamia, tal como pudo comprobarse posteriormente en la estimación del valor de F_{IS} . Por otra parte, al comparar los valores de heterocigosidad esperada, así como el número efectivo de alelos, con los valores reportados para las razas criollas empleando un panel similar de microsatélites^(10,17,20), se observa una correspondencia en los resultados. El número efectivo de alelos representa el número de alelos esperados en una población con la misma heterocigosidad pero con frecuencias alélicas distribuidas por igual⁽²⁶⁾, por lo que, si las frecuencias alélicas se encuentran muy desequilibradas y solo algunos alelos son mayoritarios, el número efectivo de alelos tenderá a ser menor⁽²⁷⁾, tal como se pudo observar en la población Criolla Mixteca, en la que algunos alelos son más frecuentes en la población. La relevancia de la estimación del número de alelos y número efectivo de alelos radica en que este dato puede utilizarse

como criterio de conservación, ya que la diversidad alélica puede tener implicaciones importantes en la respuesta a la selección para la adaptación a entornos cambiantes⁽²⁸⁾, lo cual resulta de gran importancia al hablar de poblaciones criollas, al ser consideradas reservorios de información genética para afrontar posibles alteraciones ambientales producto del cambio climático, por lo que resulta de gran importancia implementar medidas para la conservación de la diversidad alélica.

El contenido de información polimórfica superó en todos los marcadores el valor de 0.5, lo cual, de acuerdo con la escala propuesta por Botstein⁽²⁹⁾, indica que los microsatélites evaluados son altamente informativos, y podrían ser empleados para posteriores estudios de monitoreo de la diversidad genética o pruebas de filiación. En lo que respecta al índice de fijación de Wright, la estimación de este parámetro proporciona una medida del grado de endogamia de los individuos con respecto a la población a la que estos pertenecen⁽³⁰⁾. Aunque generalmente es positivo, el valor de F_{IS} puede ser negativo si se evita sistemáticamente el apareamiento consanguíneo dentro de las poblaciones⁽³¹⁾. En el presente estudio los valores de F_{IS} estimados fueron en su mayoría positivos, alejados de cero, lo que sugiere, una tendencia a la endogamia por deficiencia de heterocigotos. El resultado observado en la población, en el que la desviación de F_{IS} con respecto al valor cero es positivo puede atribuirse a la condición de población doméstica, donde los apareamientos no son aleatorios y la proporción de machos es menor en comparación con las hembras, además de ser sistemas de producción largos con pocos animales y cuyos remplazos suelen ser obtenidos dentro de las mismas unidades de producción, lo que predispone a la consanguinidad⁽³²⁻³³⁾. Por otra parte, en lo que respecta a la prueba de equilibrio Hardy-Weinberg, de los 19 marcadores analizados, únicamente los marcadores HAUT27, ILSTS006 y TGLA227 se encontraron en desequilibrio; este dato incrementa la fiabilidad de los resultados obtenidos en el estudio y de igual forma, sugiere que la población no está siendo sometida a fuerzas perturbadoras que ocasionen cambios significativos en sus frecuencias genotípicas⁽³⁴⁾.

Las relaciones genéticas entre poblaciones se analizaron utilizando la información genotípica de 32 razas pertenecientes al consorcio BIOBOVIS de la Red CONBIAND, las cuales fueron seleccionadas por su posible relación con el bovino Criollo Mixteco. Se emplearon 6 poblaciones criollas de México, 9 poblaciones locales españolas, las cuales podrían encontrarse dentro de las poblaciones fundadoras de los bovinos latinoamericanos, 12 razas europeas especializadas y 5 razas Cebú. Tal como puede observarse en la Figura 2, los resultados del cálculo de distancia genética muestran que el Criollo Mixteco se agrupa con las poblaciones criollas mexicanas de Chihuahua, Nayarit, Baja California y Puebla, separado de los grupos de bovinos europeos y bovinos Cebú. Esta distribución se ha reportado en trabajos previos con bovinos criollos latinoamericanos^(17,35) lo que demuestra que al igual que otras poblaciones criollas de América, el Criollo Mixteco presenta una identidad estrechamente relacionada con otros bovinos criollos debido a su origen compartido; dicha identidad se ha conservado a pesar de la distancia geográfica entre las poblaciones. Resulta

interesante mencionar que la menor distancia genética con una población no criolla se observó con la población Berrenda en Colorado, la cual se ha descrito como una de las posibles poblaciones fundadoras de los bovinos criollos de América⁽²⁰⁾. En la actualidad, en la región Mixteca, las razas Cebú han sido sustituidas por bovinos *Bos taurus* de mejor temperamento, ya que, de acuerdo con los productores, los cruzamientos entre bovinos de tipo Cebú y bovinos criollos generaban individuos con un temperamento difícil de manejar, mientras que los bovinos europeos al haber sido sujetos a una selección más intensiva para la docilidad y facilidad de manejo⁽³⁶⁾, no presentan este problema. Probablemente, este hecho ha evitado que la introgresión de germoplasma Cebú en la población criolla se incrementara, manteniendo la distancia genética entre dichas poblaciones.

En lo que respecta a la estructura poblacional, se llevó a cabo el análisis bayesiano con el software Structure, calculando diferentes valores de K (2 – 33), con la estimación posterior del K óptimo (K= 8). Se sugirió un modelo con poblaciones K= 8, debido a que se asoció a una mayor probabilidad (Figura 3B), lo que sugiere que existen razas o grupos estrechamente relacionados⁽⁷⁾. Para un K = 8, los resultados indican que el ganado Criollo Mixteco mantiene una estructura poblacional relativamente uniforme, compartiendo un 62 % de su genoma con las poblaciones criollas de México, exceptuando al Lechero Tropical. De forma similar a lo reportado en las razas locales ecuatorianas, se observó una contribución del ganado Berrendo en Colorado y Pajuno, así como una escasa relevancia del ganado Marismeño⁽²⁰⁾, lo cual sugiere que el Criollo Mixteco se integra en su origen con las poblaciones criollas latinoamericanas y refuerza la teoría de que dichas razas forman parte de las poblaciones fundadoras del ganado criollo en América Latina, ya que como se ha descrito en otros trabajos, la mayor parte del ganado español que dio origen a las poblaciones criollas en América procedía del sur de España⁽²⁰⁾. Además, dicho clúster también agrupa a las razas locales españolas Berrenda en Negro (Figura 3C) y Negra Andaluza, lo que resulta interesante debido a que los patrones de coloración característicos del Criollo Mixteco son similares a los patrones de coloración de dichas poblaciones ibéricas, principalmente en la población Berrenda en Negro, cuyo porcentaje de genoma asignado a dicho cluster fue de un 87.4 %. La composición del genoma Criollo Mixteco para K = 8 mostró una heterogeneidad genética, la cual ha sido descrita previamente en otras poblaciones criollas empleando marcadores mitocondriales, autosómicos y del cromosoma Y^(22,24,37). Los resultados confirman que la influencia del ganado ibérico es predominante en el Criollo Mixteco, tal como sucede en las poblaciones criollas de América, las cuales conservan firmas genéticas de su ascendencia ibérica⁽²¹⁾. No obstante, también es posible inferir que pueden haber existido contribuciones recientes de germoplasma exótico, pertenecientes a bovinos de diferentes orígenes, por los porcentajes de asignación observados en menor proporción, pertenecientes a bovinos europeos y Cebú. La presencia de germoplasma Cebú puede ser el remanente de la importación de toros utilizados como sementales para hembras de razas criollas, una práctica de mestizaje indiscriminado, extensamente utilizado en diversos países de América Latina desde mediados del siglo pasado^(22,33), pero que, como se mencionó,

actualmente no es común entre los productores de la región Mixteca. Otra de las posibles causas de la presencia de germoplasma Cebú, puede estar relacionada con el flujo de genes ancestrales entre el ganado Cebú africano y el ganado Ibérico, antes de su arribo a América, tal como ha sido sugerido en estudios previos empleando marcadores SNP y ADN mitocondrial^(24,38).

El bovino Criollo Mixteco presenta un nivel de variabilidad genética similar a lo reportado en estudios de poblaciones bovinas criollas de América. Además, guarda una mayor relación genética con otras poblaciones bovinas criollas de México, sin embargo, se evidencia la influencia de germoplasma exótico, en menor porcentaje, proveniente de razas *Bos taurus* especializadas y razas *Bos indicus*.

Agradecimientos

Se agradece al consorcio BIOBOVIS de la Red CONBIAND por proporcionar la información genotípica de las razas bovinas de referencia utilizadas en el presente estudio.

Conflicto de interés

No existe ningún conflicto de intereses.

Literatura citada:

1. Fernández de Sierra G, Gómez-Castro AG. Caracterización, utilización y conservación de los recursos zoogenéticos locales. Arch Zootec 2007;56(1):377-378.
2. da Silva A. El plan de acción mundial de la FAO sobre los recursos zoogenéticos y su aplicación en Latinoamérica y el Caribe. RCCA 2014;48(1):35-41.
3. Méndez M, Ávila R, Serrano J, Rosas M, Méndez N. Caracterización morfométrica del bovino criollo mixteco. Arch Zootec 2002;51(194):217-221.
4. Fuentes-Mascorro G, Pérez Vargas E, Carmona Medero MA. Los bovinos criollos de Oaxaca y su importancia. Etnozoología de recursos zoogenéticos Oaxaca y Zulia. México: Editorial Armadillo; 2011:1-9.
5. Parra-Cortés R, Magaña-Magaña MA, Piñeiro-Vázquez A. Intensificación sostenible de la ganadería bovina tropical basada en recursos locales: alternativa de mitigación ambiental para América Latina. ITEA-Inf Tec Econ Agrar 2019;115(4):342-359.
6. FAO. The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture. Italy. Commission on genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2007.

7. Delgado JV, Martínez AM, Acosta A, Álvarez LA, Armstrong E, Camacho E, *et al.* Genetic characterization of Latin-American creole cattle using microsatellite markers. *Anim Genet* 2011;43(1):2-10.
8. Martínez AM, Gama LT, Cañón J, Ginja C, Delgado JV, Dunner S, *et al.* Genetic footprints of Iberian cattle in America 500 years after the arrival of Columbus. *PLoS One* 2012;7(11):e49066.
9. Gama LT, Martinez AM, Ginja C, Cañón J, Martin-Burriel I, Revidatti MA, *et al.* Genetic diversity and structure of Iberoamerican livestock breeds. Freitas DA, Lopes da Costa L. *Advances in animal health, medicine and production*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing; 2020:52-68.
10. Ginja C, Gama LT, Cortes Ó, Delgado JV, Dunner S, García D, *et al.* Analysis of conservation priorities of Iberoamerican cattle based on autosomal microsatellite markers. *Genet Sel* 2013;45(1):1-18.
11. Fuentes-Mascorro G, Cruz-Matías J, Pérez-Vargas E, Carmona-Medero MA. *Bovinos criollos de Oaxaca*. Perezgrovas-Garza RA. *Catálogo ilustrado de los bovinos criollos de México*. Universidad Autónoma de Chiapas. México 2017:31-45.
12. Hale ML, Burg TM, Steeves TE. Sampling for microsatellite-based population genetic studies: 25 to 30 individuals per population is enough to accurately estimate allele frequencies. *PLoS One* 2012;7(9):e45170.
13. FAO. *Molecular genetic characterization of animal genetic resources*. Italy. Commission on genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2011.
14. FAO. *Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans*. Measurement of Domestic Animal Diversity (MoDAD). Recommended microsatellite markers. Italy. Commission on genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2004.
15. Yeh F, Boyle T, Ye Z, Xiyang JM, Ye ZH. Popgene Version 1.31 Microsoft window-based freeware for population genetic analysis. *BMC Microbiol* 1999;12(1):39.
16. Excoffier L, Lischer HEL. An integrated software package for population genetics data analysis. *Mol Ecol Resour* 2010;10(1):564–567.
17. Ginja C, Gama LT, Cortés O, Burriel IM, Vega-Pla JL, Penedo C, *et al.* The genetic ancestry of American Creole cattle inferred from uniparental and autosomal genetic markers. *Sci Rep* 2019;9(1):e11486.

18. Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 2000;155(2):945–959.
19. FAO. In vivo conservation of animal genetic resources. Italy. Commission on genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2013.
20. Delgado JV, Barba CJ, Aguirre EL, Cabezas R, Cevallos OF, *et al.* Molecular inference in the colonization of cattle in Ecuador. *Res Vet Sci* 2020;132:357-368.
21. Ginja C, Penedo MCT, Melucci L, Quiroz J, Martínez-López OR, Revidatti MA, *et al.* Origins and genetic diversity of New World creole cattle: inferences from mitochondrial and Y chromosome polymorphisms. *Anim Genet* 2010;41:128-141.
22. Giovambattista G, Ripoli MV, de Luca JC, Mirol PM, Liron JP, Dulout FN. Male-mediated introgression of *Bos indicus* genes into Argentine and Bolivian creole cattle breeds. *Anim Genet* 2000;31(5):302-305.
23. Miretti MM, Dunner S, Naves M, Contel EP, Ferro JA. Predominant African-derived mtDNA in Caribbean and Brazilian creole cattle is also found in Spanish cattle (*Bos taurus*). *J Hered* 2004;95(5):450-453.
24. Carvajal-Carmona LG, Bermudez N, Olivera-Angel M, *et al.* Abundant mtDNA diversity and ancestral admixture in Colombian criollo cattle (*Bos taurus*). *Genetics* 2003;165(3):1457-1463.
25. Schmidt TL, Jasper ME, Weeks AR, Hoffmann AA. Unbiased population heterozygosity estimates from genome-wide sequence data. *Methods Ecol Evol* 2021;12:1888-1898.
26. Greenbaum G, Templeton AR, Zarmi Y, Bar-David S. Allelic richness following population founding events--a stochastic modeling framework incorporating gene flow and genetic drift. *PLoS One* 2014;9(12):e115203.
27. Weir BS. Genetic data analysis. Sunderland, MA: SinauerAssociates. 1990.
28. Caballero A, García-Dorado A. Allelic diversity and its implications for the rate of adaptation. *Genetics* 2013;195(4):1373-1384.
29. Botstein D, White RL, Skolnick M, Davis RW. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am J Hum Genet* 1980;32(3):314–331.
30. Giles BE, Goudet J. Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: estimation of spatiotemporal effects in a successional plant species. *Am Nat* 1997;149(3):507–526.

31. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evol* 1965;19:395-420.
32. Palacios EY, Álvarez L, Muñoz J. Genetic diversity of Creole hens of the Colombian southwest. *Arch Zootec* 2016;65(249):73-78.
33. Ocampo RJ, Martínez JF, Martínez R. Assessment of genetic diversity and population structure of Colombian creole cattle using microsatellites. *Trop Anim Health Prod* 2021;53(1):122.
34. Graffelman J, Weir B. The transitivity of the Hardy-Weinberg law. *Forensic Sci Int Genet* 2022;58:e102680.
35. Egito AA, Paiva SR, *et al.* Microsatellite based genetic diversity and relationships among ten Creole and commercial cattle breeds raised in Brazil. *BMC Genet* 2007;8:83.
36. McTavish EJ, Decker JE, Schnabel RD, Taylor JF, Hillis DM. New world cattle show ancestry from multiple independent domestication events. *Proc Natl Acad Sci* 2013;110(15):1398–1406.
37. Decker JE, McKay SD, Rolf MM, Kim J, Molina-Alcalá A, Sonstegard TS, *et al.* Worldwide patterns of ancestry, divergence, and admixture in domesticated cattle. *PLoS Genet* 2014;10(3):e1004254.
38. Gautier M, Naves M. Footprints of selection in the ancestral admixture of a New world creole cattle breed. *Mol Ecol* 2011;20:3128-3143.