

CAPITULO I

ANÁLISIS GENÉTICO

Javier Cañón. Universidad Complutense
jcanon@vet.ucm.es
www.ucm.es/info/genetvet/
Julio Fernández. UCTL
libro@toroslidia.com
www.toroslidia.com

Origen del toro de lidia

El uro (*Bos primigenius*) era una especie de rumiante salvaje, que los celtas llamaron “auroch” (de *aur*, salvaje; y *och*, toro) y en latín se conoció como “urus”, y según la bibliografía aparece con cuernos largos y pelo negro en adultos, castaño oscuro a veces, con una lista blanca en el dorso, y más claro en terneros. Según el Museo Paleontológico de la Universidad de Oslo, los uros se desarrollaron en la India hace unos 2 millones de años en la **era Terciaria** (Plioceno), y desde allí emigraron a Oriente Próximo, y alcanzaron Europa hace 250.000 años. Llegaron a poblar por tanto el continente asiático desde el Oriente Próximo hasta el sudeste asiático y la China, África del norte y Europa.



Pintura paleolítica policroma en la llamada "rotonda de los toros" en que se representan uros. Cuevas de Lascaux (Dordogne), Francia. Hacia 15.000 a. de C.

El uro, ancestro salvaje de los bóvidos actuales, sufrió varios procesos de domesticación en diferentes momentos y regiones del mundo que comenzaron hace unos 10.000 años.



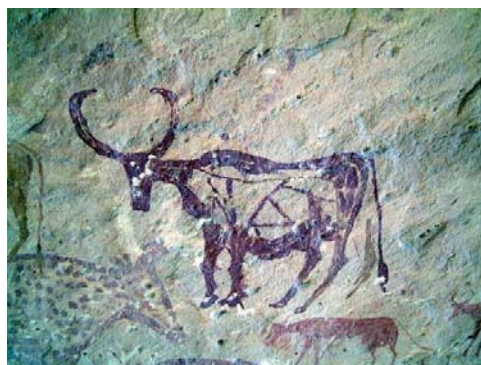
Bos taurus indicus



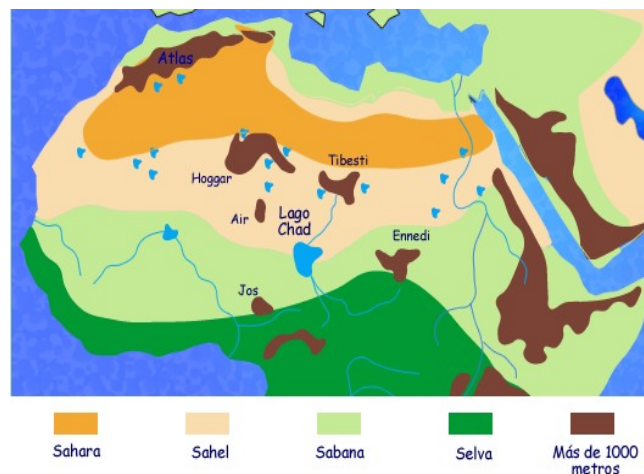
Bos taurus taurus

Mientras que en el subcontinente indio el bovino doméstico que aparece pertenece a la subespecie *Bos taurus indicus*, tipo cebuino, bóvidos con joroba, en Europa el tipo de bóvido doméstico que aparece es el perteneciente a la subespecie *Bos taurus taurus*, tipo taurino, bóvidos sin joroba. En África, aunque existe alguna controversia, parece claro que existió un proceso de domesticación, diferente al que se produjo en Oriente Próximo, de bóvidos sin joroba (*B. t. taurus*) que fue seguido por migraciones de bóvidos cebuinos (*B. t. indicus*) algunos miles de años después.

Utilizando análisis del material genético contenido en la mitocondria parece que se han encontrado evidencias que los ancestros de los bovinos africanos y europeos se habrían separado hace unos 25.000 años por lo que se habría producido antes del proceso de domesticación.



uro ó Auroch (pintura de zona rupestre de Tadrart Acacus, en las montañas del desierto del Sahara de Tadrart, en Ghat, Libia).

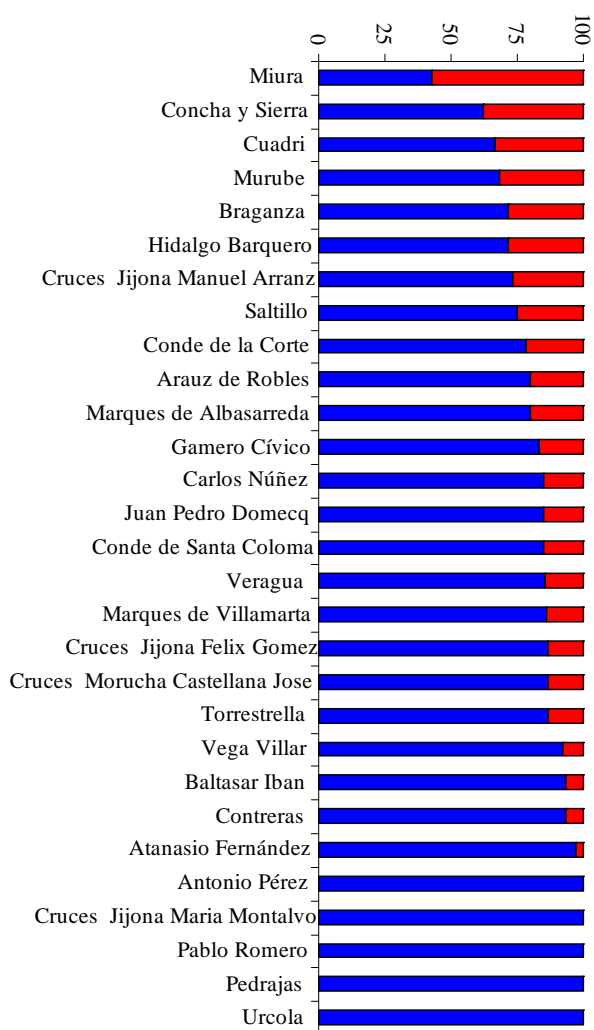


El Sahara y su franja meridional, llamada “el Sahel”, no eran las tierras de arena que hoy conocemos, sino zonas que gozaban de períodos prolongados de bastante humedad, con numerosos lagos y zonas de marisma que hoy aparecen completamente desecadas.



El estudio de las fotografías tomadas por la lanzadera espacial Columbia demostraron sin ningún género de dudas que los ocho millones de kilómetros cuadrados del Sáhara habían sido, hasta hace sólo unos pocos miles de años, una fértil región surcada por numerosos ríos.

Existen evidencias de haberse producido un proceso de domesticación en la región del Sahara, independiente del que se produjo en Oriente Próximo de donde se supone el origen de las poblaciones domésticas que llegan a Europa.



En rojo la frecuencia del haplotipo mitocondrial de origen africano

Hoy se considera que las poblaciones de bóvidos cebuínos y taurinos no constituyen especies diferentes, sino que son subespecies de una misma especie, *Bos taurus*. Ambas subespecies se separaron hace unos 200.000 años, antes por lo tanto de que comenzaran los procesos de domesticación hace unos 10.000 años.

La Península Ibérica, situada próxima a África al sur de Europa, constituye una región que ha podido recibir influencias tanto de poblaciones bovinas provenientes del Norte, como de otras provenientes de África. A pesar de que tradicionalmente la influencia de las poblaciones africanas se asociaba a la llegada de los cartagineses primero (unos 200 años antes de nuestra era) y a la de los bereberes después, recientemente se han encontrado en la Península Ibérica (concretamente en Atapuerca) restos de bovino de la edad del bronce (~ 3.800 años) cuyo origen es claramente africano.

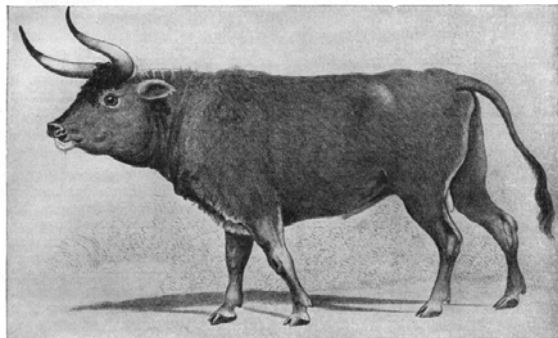
La influencia africana sobre algunas de las razas bovinas de la Península Ibérica ha sido corroborada recientemente en varios trabajos que utilizaron ADN mitocondrial (ver ADN mitocondrial). En la raza de lidia aparece esta influencia del bovino africano con una intensidad muy diferente entre las ganaderías. La ganadería en la que más

frecuentemente se ha encontrado la huella africana ha sido la de Miura (en rojo aparece la frecuencia del haplotipo de origen africano) en la que más del 50 % de los animales analizados presentan la línea materna de origen africano. En otros 10 encastes la influencia africana se manifiesta en más de una quinta parte de los efectivos. Por el contrario, en el otro extremo, en cinco encastes no se ha encontrado rastro de este origen materno africano, entre éstos está el de Pablo Romero (Partido de Resina). Recordemos que estamos hablando de influencia materna, ya que la información genética utilizada procede del ADN mitocondrial que sólo se transmite de madres a hijos, por lo tanto, el hecho de que no se detecte una influencia africana no quiere decir que no exista, ya que podría venir a través de toros que no transmiten ADN mitocondrial.



Señalamos la curiosidad de haber encontrado en uno de los 50 animales de la ganadería de Concha y Sierra de los que se han tomado muestras de ADN, un haplotipo del denominado criollo, una derivación del africano que se ha encontrado en razas criollas de Iberoamérica (seguramente se dejó en la ganadería de lidia descendencia del cruce de una vaca Santa Gertrudis, Hereford o Shorthorn americana, con macho de lidia en el King Ranch en los años 70).

El uro y el toro de lidia.-



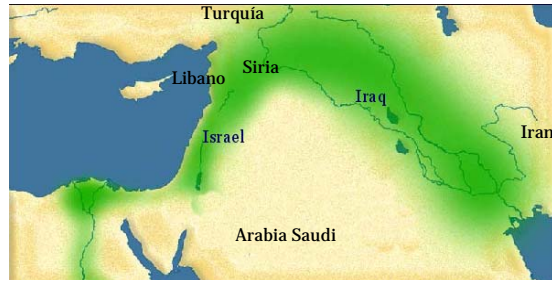
El uro, según cuadro adquirido a un anticuario de Augsburgo, que en un rincón tiene escrita la palabra "Thur", que es el nombre polaco del uro.

Hay interés en demostrar que el toro de lidia es el representante más directo del extinguido uro, y que la bravura es un atributo heredado de la fiera primitiva. Los ganaderos españoles crearon la raza de lidia, con los mismos procedimientos zootécnicos que han sido aplicados en otras razas: el cruzamiento y la consanguinidad. Por lo tanto no se trata de un descubrimiento o de un hallazgo, sino de la aplicación de técnicas genéticas empíricas desde hace más de 250 años, que han permitido disponer de animales con un comportamiento característico diferenciado del de los animales bravíos de origen, para lo que se han empleado pruebas funcionales de campo (acoso y derribo y retienta) y observación del comportamiento en plazas de toros.

El uro es en los bovinos europeos actuales equivalente a lo que es el lobo respecto a las razas de perros europeas. Se trata de la especie ancestral de las actuales razas bovinas europeas que se extinguió en 1627 en los bosques de Polonia.



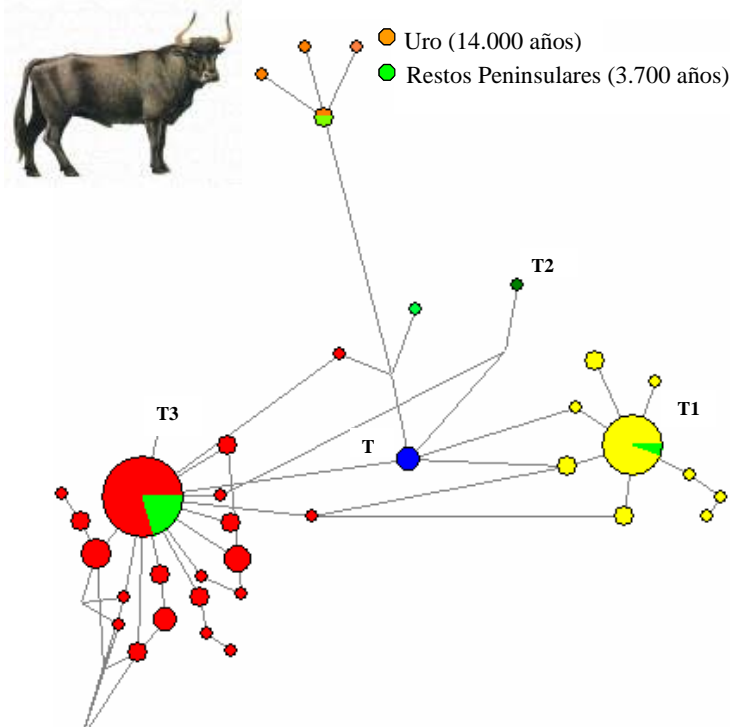
Monumento al último ejemplar de uro.



Se representa en verde la región de posible domesticación en Oriente Próximo.

Como consecuencia de esta coexistencia de la especie ancestral, el uro, y las poblaciones de bovino doméstico que derivan de la salvaje, domesticadas en Oriente Próximo, han existido numerosas teorías sobre la posibilidad de cruzamiento entre ejemplares de la población salvaje y animales considerados de lidia. Estas teorías no son exclusivas del ganado de lidia, existen igualmente para otras poblaciones de bovinos europeas. Sin embargo, cada vez que se ha tratado de contrastar esta proximidad, comparando alguna raza bovina, que por su morfología pudiera resultar próxima a la especie ancestral, con el uro que habitaba en Europa, ha resultado infructuosa, comprobándose que no existe correspondencia alguna, al menos cuando se analizaba el ADN mitocondrial, que es el material más fácilmente utilizable cuando se usan restos fósiles. También es cierto que estos resultados no podían considerarse, en absoluto, definitivos ya que debemos pensar que resulta más fácil que un macho salvaje contribuya con sus genes a la población doméstica; caso de una hembra doméstica cubierta por un macho salvaje, que viceversa; un macho doméstico cubre a una hembra salvaje. No es que este hecho no pueda ser tan frecuente como el otro, lo que ocurre es que cuando la hembra doméstica es la cubierta por el macho salvaje, su producto se incorpora al acervo genético de la población doméstica, por lo que dejaría una huella genética que podemos detectar ahora, mientras que al contrario no ocurre así. Sin embargo, cuando un macho salvaje contribuye al acervo genético de una población doméstica, el ADN mitocondrial de ésta no sufre ninguna modificación ya que sólo es la hembra la que aporta este fragmento de ADN. La detección de esa huella genética posiblemente dejada por toros salvajes se encontraría más fácilmente si analizamos el ADN del cromosoma Y, y esto es lo que se ha hecho en un trabajo recientemente publicado. Se ha dispuesto de secuencias de ADN del cromosoma Y tomadas de numerosos ejemplares de toros salvajes y en numerosas razas domésticas y se ha llegado a la conclusión que, al menos, en las razas bovinas del Norte de Europa ha habido una masiva hibridación con toros salvajes. Esta hibridación presenta un pronunciado gradiente decreciente en el sentido norte-sur de Europa, de tal forma que en la mayoría de las razas bovinas del norte aparece esta huella dejada por el cromosoma Y de toros salvajes, mientras que es muy poco frecuente en las razas del sur de Europa. En un gran porcentaje de las razas bovinas del Norte de Europa, el haplotipo del cromosoma Y originario de las poblaciones de bóvidos domésticos que vinieron del centro de domesticación en Oriente Próximo, ha sido sustituido por los haplotipos del uro salvaje, indicando que la hibridación entre vacas domésticas de esas razas del norte europeo y toros salvajes ha sido un fenómeno muy frecuente. Saber si en las razas bovinas del área mediterránea ha ocurrido algo similar a lo que ha ocurrido en las razas del Norte de Europa será posible sólo cuando se pueda disponer de restos de bovinos pertenecientes a la población salvaje del sur de Europa y se compruebe cuál es el haplotipo que aparece en sus cromosomas Y.

En nuestro trabajo hemos dispuesto de secuencias (haplotipos) de ADN mitocondrial de



algunos ejemplares de uro (*Bos primigenius*), gracias a restos arqueológicos encontrados el Reino Unido fechados entre el 11.000 y el 12.300 A.C. y que aparecen en la figura representados por un círculo marrón, así como de otros restos encontrados en la Península Ibérica del año 1.700 A.C. aproximadamente, en color verde claro. El resto de círculos que aparecen en la figura, colores verde oscuro, amarillo, rojo y azul, corresponden a haplotipos encontrados en los animales de lidia. El tamaño del círculo indica la frecuencia de cada uno de los

haplotipos encontrados. Podemos ver que el toro de lidia presenta una serie de características comunes a las razas europeas, como es la presencia mayoritaria del haplotipo T3 (en rojo), y en mucha menor frecuencia aparecen los haplotipos T y T2. Sin embargo hay que resaltar también algunas particularidades como es la aparición del haplotipo africano T1 en una frecuencia aproximada del 15%. Este haplotipo no aparece en las razas del norte y centro de Europa, aunque sí se ha encontrado en otras razas bovinas peninsulares.

En la figura podemos observar cómo los haplotipos del uro se sitúan claramente separados de los haplotipos encontrados en la raza de lidia, lo que parece indicar la posibilidad de que la distribución de los haplotipos del uro no se corresponden con la actual en la raza de lidia. No obstante, aparte del comentario anterior, hay que señalar que hemos trabajado con 4 muestras de uro localizadas en las Islas Británicas.



Esqueleto de *Bos primigenius* o uro. Museo paleontológico de Roma

El estudio de los haplotipos identificados en los restos arqueológicos peninsulares permite comprobar cómo la actual distribución ya era así en la edad del bronce, fecha en la que están datados los restos. Era mayoritario el haplotipo europeo T3, en menor medida el resto de los haplotipos, el africano T1, particular de algunas razas peninsulares, y el haplotipo T que aparece en una sola muestra y que presenta una cierta relación con uno de los haplotipos encontrados en la raza de lidia. Cabe destacar que en los restos arqueológicos peninsulares citados se ha identificado un haplotipo común al uro, lo que puede ser debido a la existencia de cruzamientos entre el ganado doméstico y el salvaje o a que se trataban de restos de un uro salvaje que había sido cazado.

En estos momentos estamos analizando los haplotipos del cromosoma Y para ver cuál puede ser el origen teórico.

La singularidad de la raza de lidia

La diversidad genética permite a las poblaciones poder adaptarse frente a la aparición de nuevas enfermedades, a alteraciones ambientales, a cambios en la disponibilidad o calidad de los alimentos y agua, y al cambio en otros factores limitantes.

Para llevar a cabo una adecuada conservación de la diversidad genética es necesario la asignación del correcto “estatus taxonómico” o clasificación de las diferentes poblaciones animales. Aunque esta clasificación pudiera parecer sencilla cuando se trata de especies, es de gran complejidad cuando de lo que se trata es de razas de una especie, sobre todo, cuando la prioridad para la asignación de recursos por parte de las administraciones públicas es función del estatus asignado.

Así como son escasas las discusiones sobre la consideración de que la especie pueda constituir una “unidad de manejo”, cuando se plantea la cuestión de las razas de una especie, surge el problema de definir qué es lo que constituye una unidad.

En términos generales, podemos decir que cuando una población muestra una adaptación



diferencial a un determinado medio o diferencias genéticas significativas, estaría justificada su consideración en programas de conservación como una unidad evolutiva. Se ha utilizado el concepto de *Unidades Evolutivas Significativas* (UES) para referirse a poblaciones aisladas desde el punto de vista reproductivo e histórico, y adaptadas a medios claramente diferentes y, recientemente se ha propuesto la utilización del concepto de *Posibilidad de Intercambio* (Exchangeability, en su terminología

inglesa) para clasificar a las poblaciones que pueden constituir una especie. En este sentido las razas se clasificarían en función, por un lado del grado de *Intercambio* Genético y Ecológico, y por otro de si este intercambio se ha producido recientemente o históricamente. El intercambio genético se refiere a la existencia de flujo de genes, lo cual puede ser medido mediante marcadores de ADN, mientras que el intercambio ecológico se refiere a la diferenciación a través de los procesos de deriva genética o selección. La aplicación de estos criterios asigna una especial singularidad a la raza de lidia: es la única que se cría en un medio extensivo mediterráneo para un objetivo, la lidia, por lo que es la única raza bovina seleccionada por caracteres de comportamiento.

El flujo de genes entre esta raza y cualquier otra de la especie bovina es, como veremos a lo largo de estas páginas, muy inferior al flujo de genes entre dos razas bovinas, cualesquiera que éstas sean. La especial estructura genética de esta raza, responsable de un proceso importante de deriva genética, junto con la selección practicada para unas características tan diferentes al resto de razas bovinas la hacen difícilmente intercambiable con cualquier otra raza, por lo que sólo su fin productivo justificaría el interés de su mantenimiento y supervivencia. Como veremos más adelante, estos fenómenos tienen unas consecuencias genéticas que pueden ser detectadas mediante el análisis de marcadores de ADN.

Diversidad y estructura del toro de lidia

El conocimiento de la existencia de una posible estratificación en las poblaciones, es decir, que los animales están agrupados en líneas o encastes, puede ser de gran utilidad para clasificar a las ganaderías o a los denominados encastes, definir unidades de conservación genética y entender, identificar o corroborar procesos que han podido dar lugar a la variabilidad que actualmente podemos observar en la raza de lidia. La identificación de la existencia de estas agrupaciones puede resultar de gran interés para definir las poblaciones de referencia que han de servir en análisis genéticos, como controles genealógicos, asignación de animales a líneas o encastes, o estudios de asociación entre genes y fenotipos, y también como parte de la información que debería de ser utilizada en programas de conservación, combinando, por ejemplo, parámetros que evalúen la variabilidad entre grupos con parámetros que midan la variabilidad dentro de grupos.. A la hora de diseñar un programa de conservación, junto a los métodos de análisis demográficos, es necesario saber cómo está distribuida la variabilidad genética, que refleja también la actuación de fuerzas demográficas tales como fluctuaciones en el número de animales, relaciones entre sexos y migraciones o intercambios de reproductores entre poblaciones.

Lo que se ha producido en esta raza durante los últimos 250 años constituye un gran experimento genético que ha dado lugar a numerosas familias, líneas o encastes claramente divergentes, no sólo cuando observamos caracteres morfológicos, también cuando lo hacemos sobre caracteres de comportamiento. Podemos, por lo tanto, hablar de una explosión de familias, líneas o encastes producidos durante esos años.

En la formación de estos encastes han podido intervenir un reducido número de reproductores

(“efecto fundador” por el que los animales que han llegado a nuestros días de un encaste proceden de pocos animales de la ganadería fundadora) o habiendo intervenido un número relativamente elevado de reproductores durante su constitución, en algún momento se ha utilizado profusamente un toro “especial” (raceador) que ha tenido una importante contribución en la conformación genética actual de esa ganadería o encaste.

Además, han podido influir a lo largo de la historia de algunas ganaderías hechos como particiones de ganaderías, epidemias, estragos de la Guerra Civil Española, o decisiones drásticas en la selección, que las han llevado al borde de la extinción (cuello de botella).



Ambos fenómenos, efecto fundador y cuellos de botella, llevan a una reducción del tamaño efectivo y aumento, por lo tanto, de la deriva genética que dará lugar a una pérdida de diversidad genética (aumenta la frecuencia de homocigotos) dentro de las ganaderías, es decir, los animales de una ganadería tienden a ser cada vez más parecidos genéticamente y nos llevan además a un distanciamiento genético entre ganaderías o encastes. La pérdida de variabilidad genética reduce las posibilidades futuras de adaptación los animales a nuevos ambientes o a nuevas exigencias (evolución de la tauromaquia), por lo que cuando se pretende cambiar animales criados en un ambiente a otro, aumentan considerablemente el riesgo y se compromete su viabilidad.

Dado que los genes registran la historia biológica, el análisis de marcadores genéticos, que junto a la gran variabilidad que muestran, tienen la propiedad de transmitirse de padres a hijos, nos permite obtener información sobre la historia de las poblaciones a partir de los individuos que existen en la actualidad. La utilización de diferentes tipos de marcadores que se transmiten sólo por vía paterna o sólo por vía materna, nos pueden proporcionar mayor precisión para conocer cómo se han producido los flujos genéticos entre los diferentes grupos.

En la actualidad existen numerosos procedimientos de análisis de esta información molecular que nos permiten conocer aspectos de gran interés:

- Número de grupos de animales (“encastes”) que pueden ser discriminados con la información disponible en el estudio
- Número de poblaciones diferentes que se aprecian en un determinado encaste previamente definido.
- Migraciones o intercambios de reproductores que se hayan podido producir en un tiempo inmediato o más remoto, y si las migraciones o intercambios se han basado en toros o en vacas.
- Analizar la posibilidad de que una ganadería o un conjunto de ganaderías con un historial genético común haya sufrido recientemente un cuello de botella (reducción drástica en el número de reproductores).
- Conocer cómo está distribuida la variabilidad genética de la raza, cuánta variabilidad aportan los encastes definidos, las diferentes ganaderías de un encaste determinado y cuánta variabilidad permanece distribuida entre los animales que pertenecen a una misma ganadería. Todos estos datos son de gran interés para futuros planteamientos de conservación genética.

El hecho de disponer de esta información tiene otros beneficios secundarios, como es el de posibilitar la elección del mejor, en el sentido de coste/beneficio, subconjunto de marcadores para realizar controles genealógicos o el conocimiento para cada animal de una ganadería cruzada, de la fracción de su genoma que proviene de cada uno de los encastes ancestrales.

Tras la huella del ADN

Material utilizado.-

Hemos considerado como hipótesis inicial, que las 79 ganaderías estudiadas se pueden agrupar en 29 “encastes” (ver Tabla 1). Dicha agrupación no coincide estrictamente con la que aparece oficialmente publicada en el RD 60/2001 (B.O.E. de 13 de febrero de 2001) sobre el “Prototipo Racial de la Raza Bovina de Lidia”, pues en las ganaderías de la UCTL no hay ganaderías representantes de la “Casta Navarra”, y además hemos sumado 10

“nuevos” encastes de los que aparecen como tales en el apartado *procedencia* del catálogo de ganaderías de la UCTL.

En general, hemos tomado muestras de sangre de becerros, aprovechando la operación del herradero, de 25 machos y 25 hembras en el caso de que alguna ganadería fuera la única representante de un encaste, y 15 machos y 15 hembras por ganadería, cuando un encaste estaba representado por más de una ganadería. El número total de muestras tomadas para el estudio de ADN es de 2.765. Las muestras se recogieron al azar, salvo en el caso de 5 ganaderías en las que los animales se eligieron entre los que pertenecían a la población objeto de estudio.

Tabla 1.- Hipótesis de partida de encastes teóricos a estudiar

Encaste Teórico	Ganadería	Nº muestras	Encaste Teórico	Ganadería	Nº muestras
Marqués de Saltillo	D. José Joaquín Moreno Silva	22	Torrestrella	"Torrestrella"	50
	"Saltillo"	30	Marques de Villamarta	Hros. de D. Salvador Guardiola Fantoni-Hermanos Guardiola Domínguez	31
	"Moreno Miura", antes D. Javier Moreno de la Cova	30		"Badía hermanos"	30
Urcola	Hros. de D. Alonso Moreno de la Cova	60		"Ganadería de Álvarez"	30
Marques de Albasarreda	D. Victorino Martín Andrés	30	Carlos Núñez	"Los Derramaderos"	30
	"D. Adolfo Martín Andrés"	30		"D. Carlos Núñez"	30
	D. José Escolar Gil	23		Dña. Mª Carmen Camacho García	30
Conde de Santa Coloma	D. Joaquín Buendía Peña	30		"D. Marcos Núñez"	30
	"Bucaré"	30		"Alcurrucén"	30
	"D. Juan Luis Fraile y Martín"	33		"Manolo González"- "González Sánchez-Dalp"	31
	D. Mauricio Soler Escobar- Hros. D. José Mª Escobar	30	Juan Pedro Domecq	D. Juan Pedro Domecq	30
	D. Alipio Pérez-Tabernero	42		"Jandilla"	30
	Hermanos Clemares Pérez-Tabernero	32		"Zalduendo"	30
"Coquilla de Sánchez-Arjona"	31	"Toros de el Torero"		30	
Hros. de D. Alfonso Sánchez Fabrés	33	"Ganadería Marqués de Domecq"		30	
Murube	D. Luis Albarrán González	30		"Martelilla"	30
	"Murube"	30	Hros. de D. José Luis Osborne	51	
	D. Pedro y Dña. Verónica Gutiérrez Lorenzo	30	"Aldeanueva"	33	
	D. Fermín Bohórquez	30	"El Pilar"	36	
Contreras	"Peralta"	37	Cuadri	Hijos de D. Celestino Cuadri Vides	61
	"La Herguijuela"	30	Baltasar Iban	"D. Baltasar Ibán"	41
	"Jaralta"	39		"Peñajara"	32
	"Toros de Contreras"	12	Concha y Sierra	"Ganadería de Concha y Sierra"	50
Gamero Cívico	"Samuel Flores"-Dña. Manuela Agustina López Flores	31	Veragua	D. Tomás Prieto de la Cal	66
	Hros. de D. Félix Hernández Barrera	30	Braganza	D. Julio A. de la Puerta y Castro	50
	"Clairac"	32	María Montalvo	"Montalvo"	28
Pedrajas	"Dña. Mª Luisa Domínguez Pérez de Vargas"	30	Manuel Arranz	D. Ramón Sánchez Rodríguez	61
	"D. Isaías y D. Tulio Vázquez"	30	Félix Gómez	D. Mariano Sanz Giménez	72
Antonio Pérez	D. Antonio Pérez de San Fernando	63	José Marzal	"Gavira"	50
Conde de la Corte	Hros del Conde de la Corte-Dña. María Olea Villanueva	50	Miura	"Miura"	51
Atanasio Fernández	D. Atanasio Fernández Iglesias-Hnos. Aguirre Fdez.-Cobaleda	57	Pablo Romero	"Partido de Resina"	66
	"Los Bayones"	35	Araúz de Robles	D. Francisco Javier Araúz de Robles	52
	"Puerto de San Lorenzo"	39	Hidalgo Barquero	D. Guillermo Acosta Otero	40
	"Valdefresno"	38		"Jódar y Ruchena"	30
	D. José Mª Manzanares	30		"Lora Sangrán"	50
Vega-Villar	"Barcial"	37		D. José Benítez Cubero	44
	D. Justo Nieto	34			
	"Sánchez-Cobaleda"	39			

Lo que aparece sombreado indica que, o bien tiene una ubicación diferente a la del BOE nº 38 de 13 de febrero de 2001 o no tiene referencia en dicho BOE.

Hemos analizado 10 encastes más de los que aparecen en el B.O.E.; 9 de ellos aparecen sombreados en la tabla, y el décimo surge de separar la “casta vazqueña” en dos encastes: “Prieto de la Cal” y “Concha y Sierra”. La agrupación atendiendo a la casta fundacional de procedencia de cada encaste, tampoco coincide con la agrupación publicada en el Prototipo Racial de la Raza Bovina de Lidia.

Para realizar los análisis genéticos utilizamos información de ADN procedente del núcleo de la célula y de las mitocondrias, que están situadas fuera del núcleo de la célula en lo que se llama citoplasma. La información de ADN del núcleo que analizamos tiene dos ubicaciones diferentes, el ADN situado en los cromosomas autosómicos que se transmiten de padres a hijos de forma mendeliana, es decir, cada animal tiene un cromosoma que proviene del padre y otro de la madre, y el ADN situado en el cromosoma sexual Y, que sólo se transmite de toros a descendientes macho, al ser sólo los machos los que son portadores de dicho cromosoma. Finalmente, el ADN situado en la mitocondria lo transmiten sólo las hembras a sus descendientes, tanto machos como hembras.

El tipo de marcador genético que utilizamos en el caso del ADN del núcleo es el llamado microsatélite, muy utilizado en estudios de estas características. Sin embargo, en el caso del ADN mitocondrial lo que analizamos fueron cambios puntuales, mutaciones, en los nucleótidos de una determinada región de la secuencia del ADN.

Finalmente, este trabajo ha supuesto el análisis de unos 54.000 genotipos y más de 600 secuencias con 300.000 nucleótidos aproximadamente.

En la Tabla 2 aparecen los marcadores del tipo microsatélite utilizados, tanto los que están ubicados en los cromosomas autosómicos, como los ubicados en el cromosoma sexual Y. Estos marcadores de ADN tienen la característica de presentar un número elevado de variantes por lo que son muy informativos para discriminar entre individuos, entre ganaderías o entre encastes.

Tabla 2.- Nombre y ubicación de los 29 marcadores microsatélite utilizados

Nombre del marcador	Cromosoma	Nombre del marcador	Cromosoma
BM1824	1	TGLA53	16
BM2113	2	ETH185	17
INRA23	3	TGLA227	18
RM188	4	ETH3	19
ETH10	5	TGLA126	20
BM143	6	HEL5	21
ILSTS006	7	TGLA122	21
HEL9	8	HAUT24	22
ETH225	9	DRB	23
INRA37	10	BYM1	Y
BMS2057	12	DYZ1	Y
AGLA232	13	INRA062	Y
CSSM66	14	INRA189	Y
HEL1	15	UMN2405	Y
INRA35	16		

El análisis de la secuencia de ADN mitocondrial correspondió a un fragmento de 512 nucleótidos de uno de los genes que están descritos en este ADN, que se denomina d-loop, y que incluía el denominado *dominio central* de este gen.

Tabla 3.- Número de individuos analizados que finalmente resultaron válidos para el ADN del núcleo y el ADN de la mitocondria.

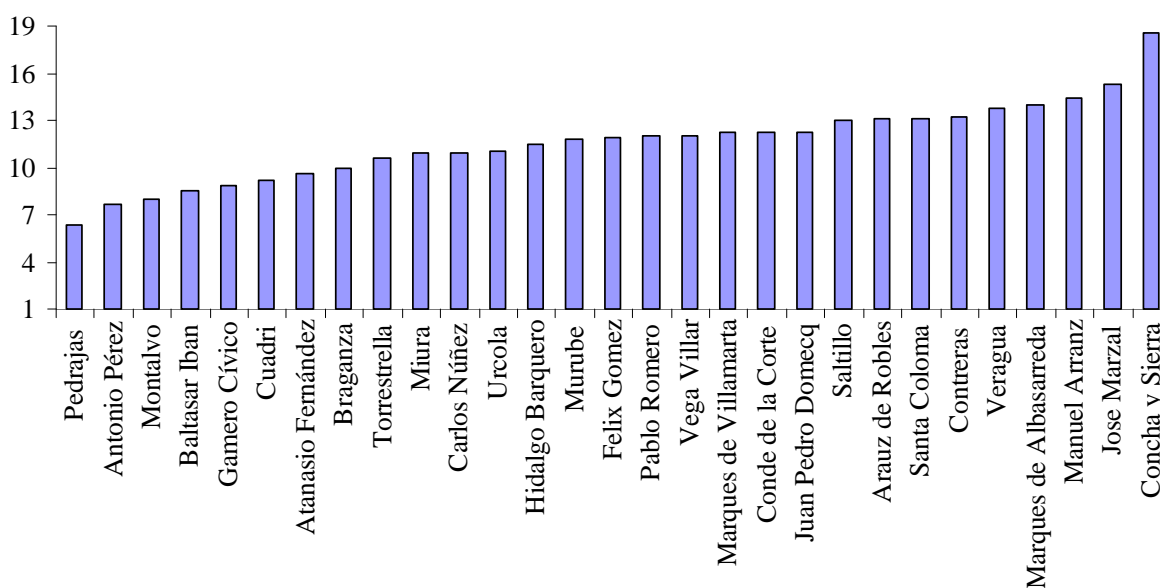
	Individuos analizados	Individuos analizados
--	-----------------------	-----------------------

Encaste	Ganaderías	ADN núcleo	ADN mitocondrial	Encaste	Ganaderías	ADN núcleo	ADN mitocondrial
Miura	1	46	14	Cuadri	1	50	15
Pablo Romero	1	50	10	Araúz de Robles	1	52	15
Concha y Sierra	1	49	16	Murube	4	51	19
Veragua	1	32	21	Contreras	4	59	15
Braganza	1	25	7	Saltillo	3	45	20
María Montalvo	1	11	9	Conde de Santa Coloma	8	154	48
Manuel Arranz	1	32	14	Marqués de Albasarreda	3	46	10
Félix Gómez	1	46	15	Urcola	1	23	10
José Marzal	1	50	15	Gamero Cívico	4	47	24
Hidalgo barquero	4	57	10	Pedrajas	2	48	15
Vega Villar	3	46	13	Conde de la Corte	1	26	14
Torrestrella	1	50	15	Juan Pedro Domecq	9	212	62
Antonio Pérez	1	45	14	Atanasio Fernández	6	94	37
Baltasar Ibán	2	52	15	Carlos Núñez	6	73	20
Marqués de Villamarta	3	60	22				

Los marcadores autosómicos, es decir aquellos marcadores que están situados en los cromosomas del núcleo de la célula con excepción de los cromosomas sexuales, presentaron un total de 234 variantes diferentes, mientras que los ubicados en el cromosoma sexual Y, que sólo proceden del padre, fueron mucho menos polimórficos y sólo tuvieron 12 variantes con las que se elaboraron 8 haplotipos (combinación de variantes de los diferentes marcadores) diferentes.

El número de haplotipos que se identificaron con las diferentes combinaciones de mutaciones encontradas en el ADN mitocondrial, que sólo procede de la madre, fue de 122 y el número de mutaciones por encaste, una vez que se ajustó para el número de animales muestreados en cada encaste, varió significativamente entre las 6 encontradas en el encaste Pedrajas y las 19 en el encaste Concha y Sierra (Figura 1).

Figura 1.- Distribución entre las ganaderías agrupadas en encastes del número de mutaciones encontradas en una secuencia de 512 nucleótidos del gen mitocondrial d-loop. Los encastes están ordenados en función del número de mutaciones encontradas.



Relaciones genéticas entre ganaderías y encastes

Uno de los objetivos de este trabajo ha sido el de tratar de agrupar a los animales analizados en función de su parecido genético, identificar diferentes grupos genéticos y tratar de asociar esos grupos genéticos con otra información que sobre esos mismos animales pueda existir. Para llevar a cabo este objetivo disponemos de la información genética obtenida en el laboratorio a partir de las muestras de sangre tomadas a un conjunto de machos y hembras procedentes de las diferentes ganaderías (79) de la UCTL que han participado en este trabajo.

En términos generales, podemos utilizar dos métodos de análisis:

- a) Métodos basados en el cálculo de distancias genéticas, generalmente más sencillos de aplicar y que permiten obtener distancias entre cada pareja de animales, de ganaderías o de encastes, y posteriormente representar esas distancias gráficamente utilizando algoritmos apropiados para obtener una especie de árbol en el que se pueden observar las relaciones genéticas entre esos animales, ganaderías o encastes.
- b) Métodos basados en la consideración de un determinado modelo que depende de una serie de parámetros cuyos valores son obtenidos utilizando métodos estadísticos estándar.

Los métodos basados en distancias genéticas presentan algunas limitaciones por lo que se recomienda su utilización en análisis preliminares o exploratorios de los datos, sin que resulten apropiados para llevar a cabo inferencias más sofisticadas.

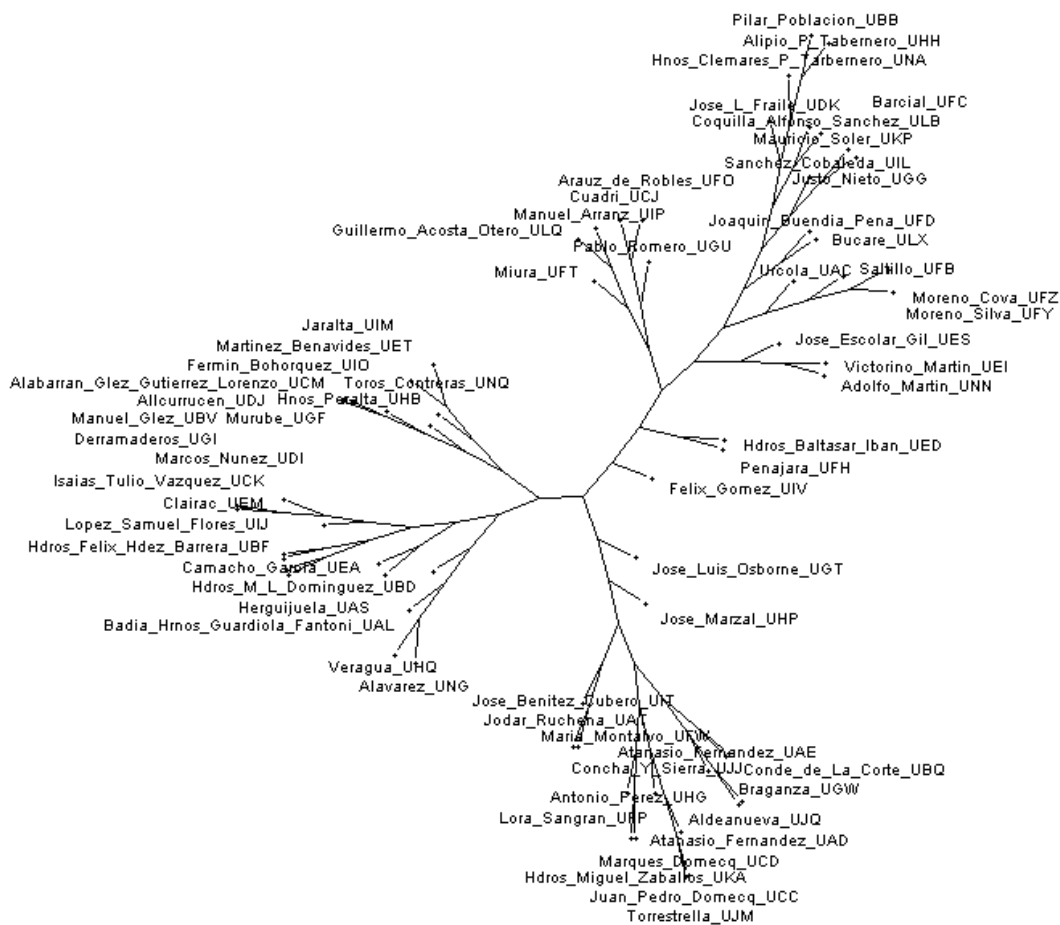
Los segundos métodos permiten agrupar a los animales en grupos genéticos, de tal forma que a cada animal le asigna los coeficientes de pertenencia (probabilidades) a cada uno de esos grupos genéticos. Este coeficiente corresponde al porcentaje de genoma del animal que tiene su origen en un determinado e hipotético grupo genético. En el método de análisis utilizado tenemos que definir previamente el número de grupos genéticos y suponemos que existe una relación entre las frecuencias de los genes de cada uno de ellos. Esta última suposición implica que aceptamos que los grupos genéticos representan a poblaciones (familias, líneas, encastes...) que se han originado a partir de una misma población ancestral por deriva genética, es decir, que se han ido separando genéticamente como consecuencia del aislamiento reproductivo entre ellas, y a una velocidad que depende del número de reproductores en cada población. Hemos comentado que es necesario definir previamente el número de grupos genéticos, de tal manera que podemos realizar diferentes análisis para diferentes número de grupos genéticos considerados (2, 3, 4...grupos genéticos). En cada análisis obtenemos un valor de credibilidad del modelo, por lo que podemos tener una idea del número de grupos genéticos que nos proporciona la mayor credibilidad. Este número de grupos genéticos que tiene el mayor soporte estadístico de los datos utilizados, tiene una compleja interpretación. De hecho, los grupos genéticos no tienen por qué corresponderse con poblaciones reales. Si embargo, resulta de gran interés tener un criterio para predecir cuál puede ser el modelo de grupos genéticos más apropiado para interpretar los datos. En nuestro caso el número de grupos genéticos con mayor soporte fue 31, y utilizando este modelo de agrupación calculamos la distancia genética entre las diferentes ganaderías, por parejas, a partir de las diferencias en las proporciones de genoma que tiene asignada cada ganadería a cada uno de los grupos genéticos. Este cálculo nos proporciona una matriz o tabla de doble entrada (ver Tabla 4) en la que aparecen las distancias entre cada pareja de ganaderías:

Tabla 4.- Ejemplo de tabla de doble entrada que representa la matriz de distancias entre parejas de encastes

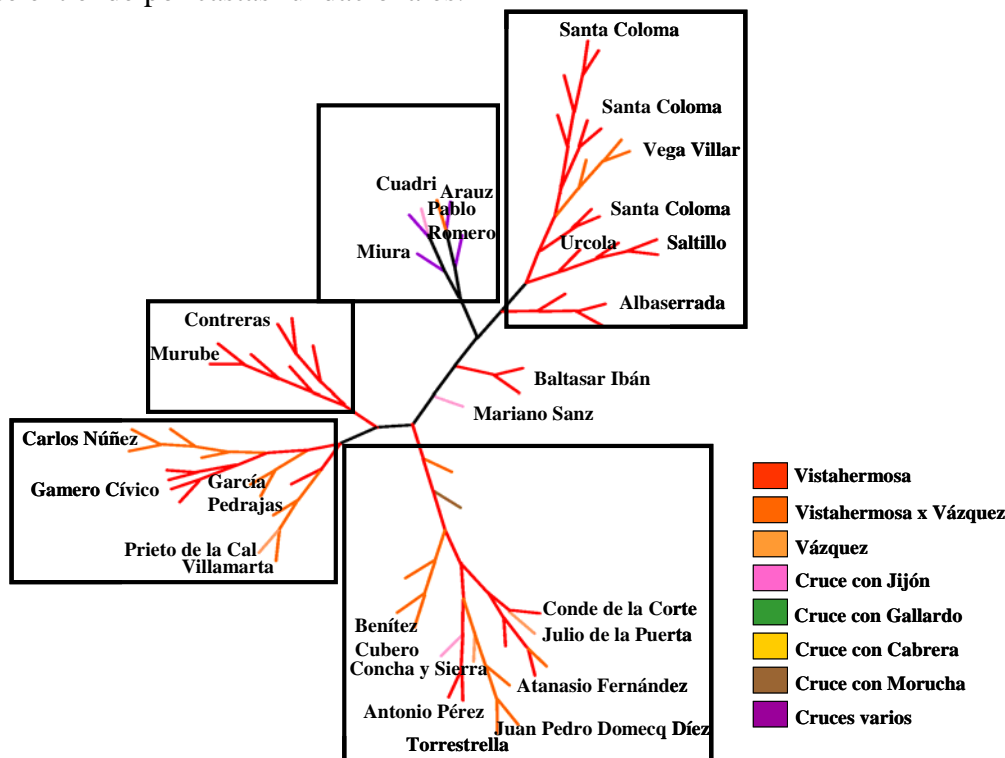
	Victorino_Martín_UEI	Adolfo_Martín_UNN	José_Escolar_Gil_UES	Antonio_Pérez_UHG	Araúz_de_Robles_UFO	•	•
Victorino_Martín_UEI	0,000	0,023	0,074	0,737	0,799	•	•
Adolfo_Martín_UNN	0,023	0,000	0,053	0,715	0,778	•	•
José_Escolar_Gil_UES	0,074	0,053	0,000	0,664	0,727	•	•
Antonio_Pérez_UHG	0,737	0,715	0,664	0,000	0,712	•	•
Araúz_de_Robles_UFO	0,799	0,778	0,727	0,712	0,000	•	•
Atanasio_Fernández_UAD	0,745	0,724	0,672	0,657	0,721	•	•
•	•	•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•	•	•

Posteriormente es posible representar gráficamente este conjunto de distancias mediante un algoritmo que nos permite visualizar las relaciones entre las diferentes ganaderías. A esta representación la llamaremos *árbol de relaciones genéticas*.

Figura 2.- Representación gráfica de las distancias genéticas entre ganaderías. Las distancias genéticas se han calculado en función de las diferencias en los porcentajes de genoma asignados a las diferentes poblaciones ancestrales consideradas.

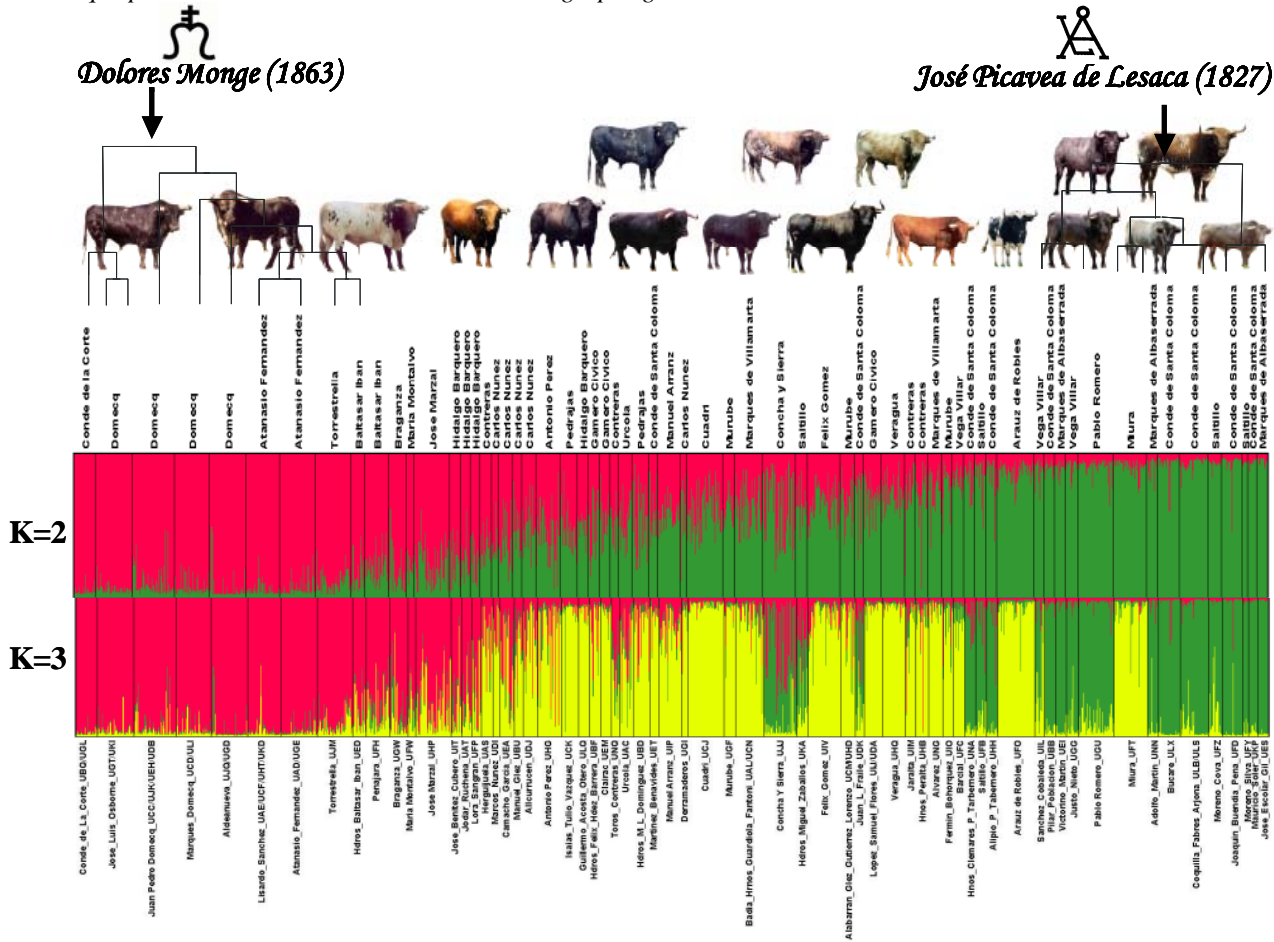


Esquematisando esta imagen y sustituyendo el nombre de las ganaderías por los encastes en los que pueden ser enmarcadas según la hipótesis de trabajo inicial, nos proporciona la siguiente figura, en la que los colores hacen referencia a lo que en el “mundo del toro” de lidia se entiende por castas fundacionales.



Este método de análisis de los datos de ADN nos permite también visualizar qué es lo que ocurre a medida que vamos aumentando el número de grupos genéticos considerados. Comenzando por 2 grupos genéticos ($K=2$), colores verde y rojo, podemos observar cómo se distribuye el genoma de los animales de cada una de las ganaderías entre cada uno de esos dos grupos considerados (ver Figura 3). En la figura los animales aparecen agrupados por ganaderías, cada línea vertical representa el genoma de cada uno de los animales analizados y el porcentaje de color rojo o verde que tiene cada línea vertical indica el porcentaje de genoma de ese animal que se asigna a cada uno de esas dos poblaciones genéticas consideradas (ver ejemplo en Figura 4). La distribución que se observa en la figura parece indicar que los dos grupos genéticos ancestrales podrían tener parte de su origen en las ganaderías de D. José Picavea de Lesaca (1827), representado por el color verde, y de Dña. Dolores Monge (1863) representado por el color rojo. Los animales provenientes del primero estarían agrupados en los encastes Marqués de Albaserrada, Conde de Santa Coloma, Saltillo, Vega-Villar, inclusive Miura, Pablo Romero y Araúz de Robles, mientras que en el segundo origen estarían fundamentalmente los animales de los encastes Conde de la Corte, Juan Pedro Domecq, Atanasio Fernández o Torrestrella.

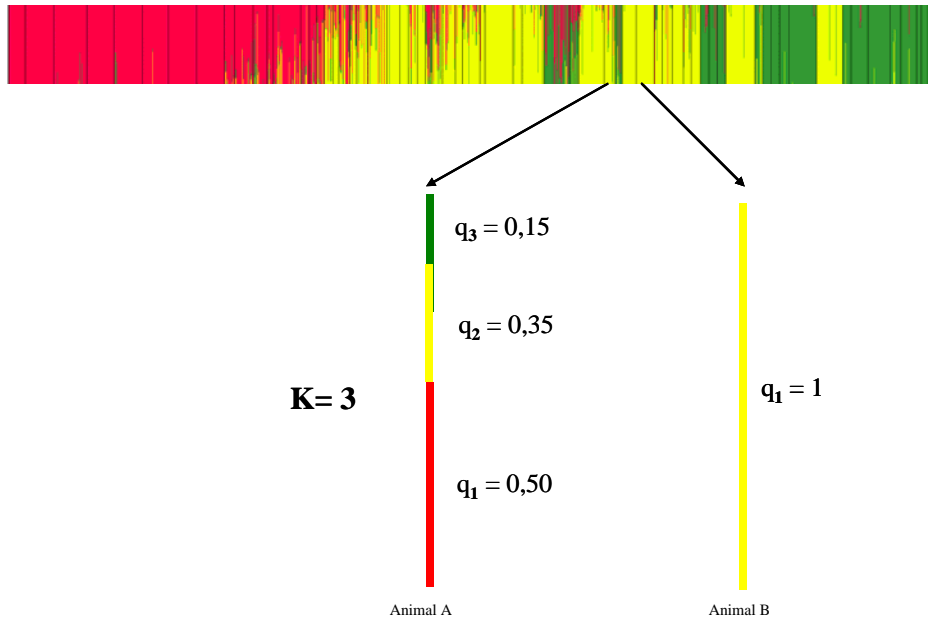
Figura 3.- Cada individuo está representado por una línea vertical que está dividida en 2 (en la parte superior con los colores rojo y verde, $k=2$) o en 3 (en la parte inferior con los colores rojo, verde y amarillo, $k=3$) segmentos de diferente color que representan el porcentaje de genoma de ese individuo que proviene de cada uno de esos dos o tres grupos genéticos.



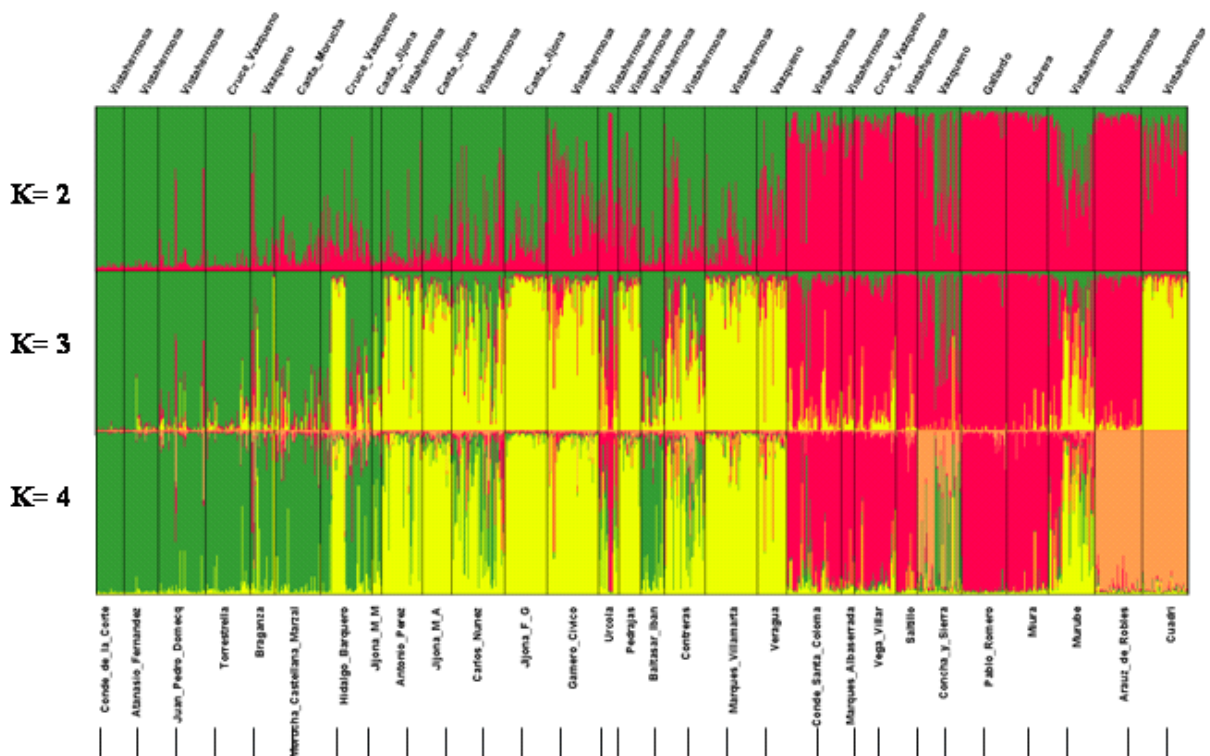
A continuación consideramos que son 3 los grupos genéticos, colores verde, rojo y amarillo, que han dado origen a las ganaderías que han participado en el estudio y podemos observar, igual que antes, como se distribuye el genoma de cada animal entre esos tres grupos. Se separan del resto de grupos ganaderías del encaste Carlos Núñez, Marqués de Villamarta, Veragua, Murube, Contreras, Gamero Cívico, Pedrajas, Antonio Pérez, Araúz de Robles, Miura, parte de Hidalgo Barquero (ganadería de D. Guillermo Acosta Otero), Cuadri y cruces de Casta Jijona en los encastes de María Montalvo, Félix Gómez y Manuel Arranz.

Es interesante señalar cómo los animales de algunas ganaderías se asignan a varios grupos genéticos en proporciones relativamente parecidas. Este fenómeno es probablemente la consecuencia de la mezcla genética que de los diferentes grupos definidos se ha producido en esa ganadería.

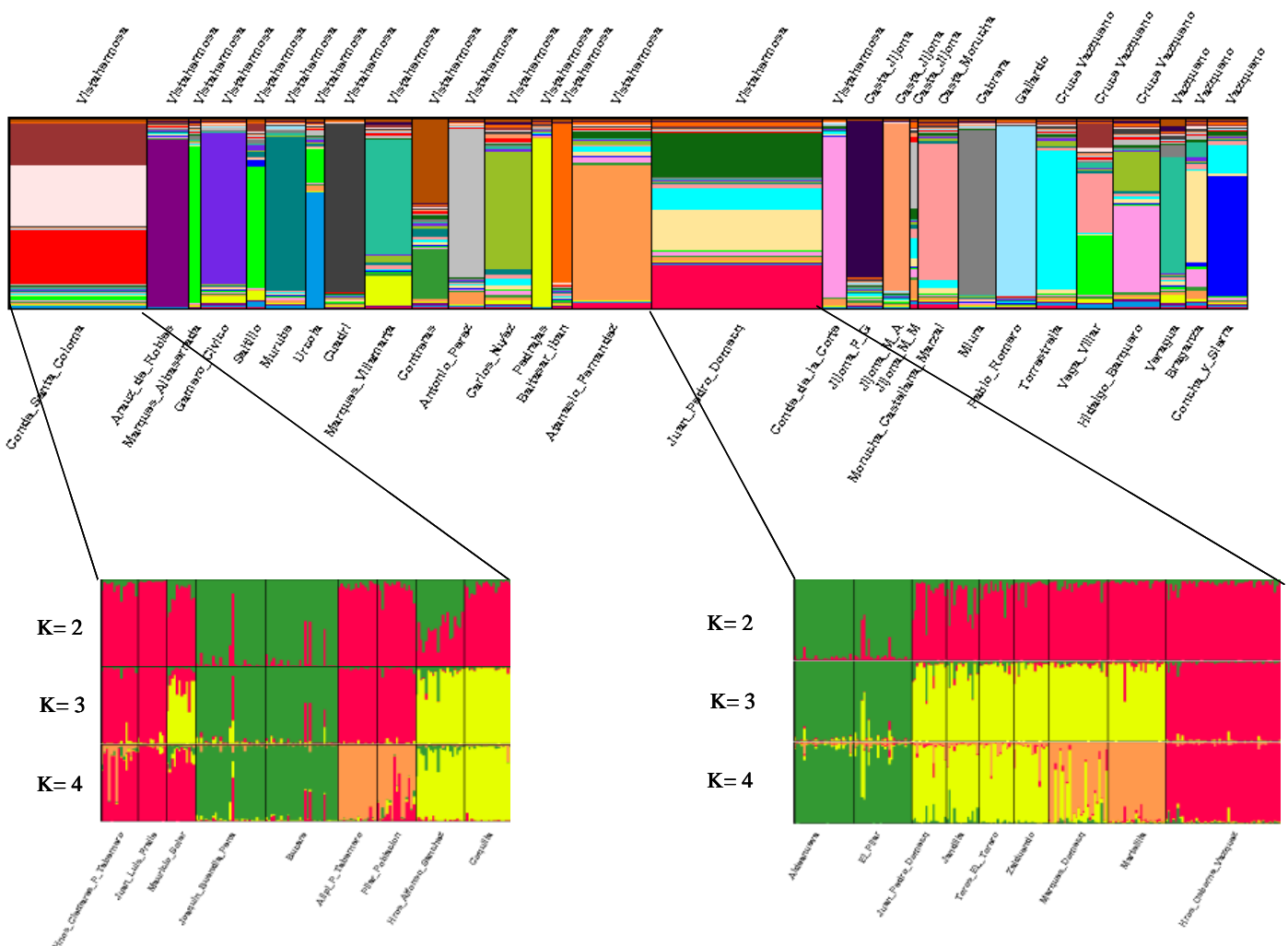
Figura 4.- En el ejemplo, dividimos la población en 3 segmentos de diferente color (colores rojo, verde y amarillo, $k=3$), que representan el porcentaje de genoma de cada individuo que proviene de cada uno de esos tres grupos genéticos hipotéticos. Considerando que cada línea vertical se corresponde con un animal, en el caso del animal A, un 50 % de su genoma proviene del grupo genético representado en rojo, un 35 % del representado en amarillo y un 15 % del representado en verde. En el caso del animal B, el 100 % de su genoma proviene del grupo genético representado en color amarillo.



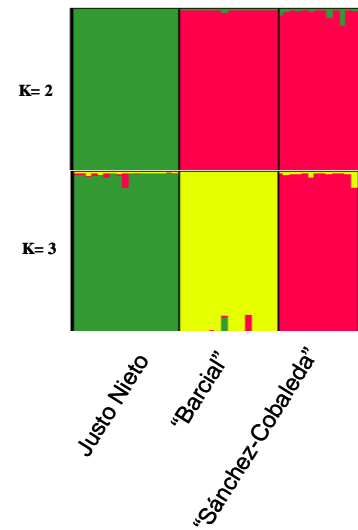
También puede resultar de interés analizar en qué medida ambos métodos de análisis, el de distancias genéticas y el basado en un modelo, nos proporcionan visiones parecidas. Para ello hemos enfrentado el dendrograma obtenido mediante el método de distancias genéticas con este último en el que el número de grupos genéticos considerados variaba entre 2 y 4. En la figura puede observarse un elevado grado de correspondencia entre ambos métodos, al menos cuando el número de grupos genéticos considerados es relativamente bajo, alejado de los 31 que es el número que proporciona la mayor verosimilitud de los datos.



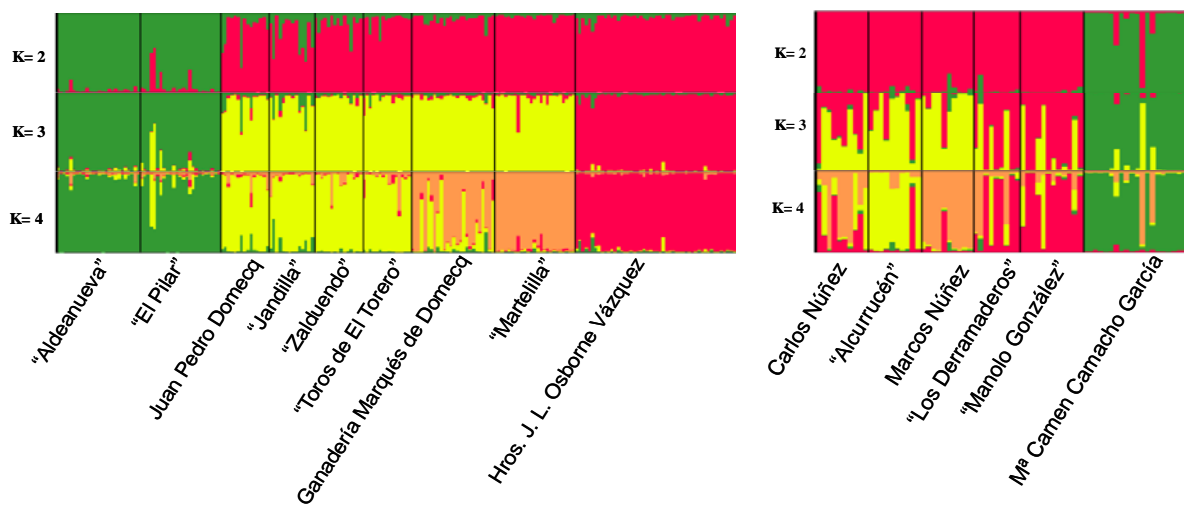
La visualización de la distribución del genoma del conjunto de animales que pertenecen a una ganadería cuando el número de grupos genéticos es elevado, es difícil de interpretar, por lo que puede ser de interés realizar este mismo tipo de análisis considerando sólo los animales que pertenecen a un conjunto de ganaderías agrupadas por razones históricas en un mismo encaste. Podríamos, de esta manera, estudiar en qué medida los animales analizados se agrupan por ganaderías, y cual es el número de hipotéticos orígenes diferentes de donde provendrían los animales analizados.



Por ejemplo, se tomaron muestras de animales pertenecientes a 3 ganaderías de origen Vega-Villar: Justo Nieto, Barcial y Sánchez Cobaleda. El análisis nos indicará qué ocurre cuando el número de grupos genéticos que se definen son 2, 3, etc. En primer lugar lo que obtenemos es que el número de grupos que tiene mayor soporte estadístico es tres, representados por los colores rojo, verde y amarillo. En segundo lugar, que los animales de Barcial y Sánchez Cobaleda aparecen más próximos, por compartir un teórico origen común, distinto del de la ganadería de Justo Nieto, aunque finalmente los animales de cada ganadería parecen pertenecer a tres diferentes grupos genéticos. Lo que indica esta imagen es que el genoma de cada una de esas ganaderías está clasificado en grupos genéticos diferentes.



Aunque en este ejemplo ocurre, no necesariamente tienen que coincidir el número de ganaderías analizadas con el número de grupos genéticos más verosímil. Si vemos otro ejemplo, el de las ganaderías del encaste Juan Pedro Domecq, se analizaron animales pertenecientes a nueve ganaderías y el número de grupos genéticos con mayor soporte estadístico fue, sin embargo, cuatro. Igual ocurre con las ganaderías de origen Carlos Núñez, se tomaron muestras de animales pertenecientes a 6 ganaderías aunque el número de grupos genéticos más verosímil fue también cuatro.



Otra diferencia que debemos resaltar entre las imágenes que corresponden a los encastes de Juan Pedro Domecq y de Carlos Núñez, y la que aparece en la figura anterior es que no siempre los animales de una ganadería tienen un único origen. Si en el caso de Vega-Villar prácticamente los animales de cada ganadería tenían como origen genético un único grupo, en el caso de las ganaderías, por ejemplo, Carlos Núñez y Derramaderos vemos como los animales comparten grupos genéticos representados por los colores rojo, naranja y amarillo. Igual ocurre con las ganaderías de Juan Pedro Domecq, Jandilla, Zaldueño y Toros de El Torero, en las que hay animales que comparten el grupo genético representado por el color amarillo, y en menor medida animales de la Ganadería Marqués de Domecq.

¿Existen los encastes?

La definición de lo que es un encaste o de los requisitos necesarios para poder decidir qué es o no un encaste, sufre limitaciones muy similares a las que existen respecto de la definición de lo que es o no una raza. En ambos casos son clasificaciones que establece el hombre, con barreras o límites entre grupos que si en algunos casos son muy evidentes, en otros no lo son tanto. Un encaste puede estar constituido por una o varias ganaderías, o incluir parte de una ganadería (hay ganaderías que mantienen dos encastes separados). La UCTL considera que un encaste estará constituido para un conjunto de animales o ganaderías, de origen genético conocido, que se han mantenido aislados reproductivamente del resto de encastes por un período de tiempo mínimo de 30 años y que se caracterizan, o diferencian del resto de encastes, por su morfología y comportamiento.

Cuando llevamos a cabo este trabajo nos preguntamos si la agrupación de ganaderías en encastes, se correspondía o no con la información genética que obteníamos en el laboratorio de los animales que participaron en el estudio. Es decir, tratamos de ver, por un lado, si las posibles diferencias genéticas que apreciábamos entre los hipotéticos encastes podían ser explicadas por cuestiones de azar, y por otro cómo se agrupaban los animales analizados ignorando la ganadería de origen.

Imaginemos por un momento que los animales analizados se asignaran de una manera aleatoria entre los 29 encastes considerados, es decir, el encaste 1 estaría constituido por 62 animales escogidos al azar entre los 1.800 analizados, y así sucesivamente. A continuación calculamos las diferencias o distancias genéticas entre los encastes y la conclusión sería que esas son las diferencias genéticas que esperaríamos obtener en el supuesto de que no hubiera una clara diferencia genética entre los encastes, es decir, en el supuesto de que los encastes no fueran el resultado de la unión de un conjunto de animales con un origen e historia separada. Ahora volvamos a agrupar a los animales en encastes, en función del conocimiento que tenemos de la historia de la ganadería a que pertenece, calculemos las diferencias o distancias genéticas entre los encastes, y si estas nuevas distancias son significativamente (estadísticamente) superiores a las obtenidas anteriormente, tendremos un claro indicio de que los encastes constituyen unidades genéticamente diferenciadas como consecuencia de su origen y del aislamiento reproductivo.

Un hecho relevante que observamos fue la gran diferencia genética que había entre las ganaderías de un encaste. En los encastes de Saltillo y Vega Villar se apreciaron las mayores diferencias genéticas entre sus ganaderías y en el de Baltasar Ibán el mayor parecido entre sus ganaderías.

En resumen, utilizando el mismo tipo de argumentos que justifican la existencia de las razas, justificarían la existencia de los encastes.

En este trabajo hemos utilizado tres tipos de marcadores que se sitúan en diferentes tipos de ADN, que se transmiten de formas diferentes. Hemos empleado 24 marcadores del tipo microsatélite situados en cromosomas autosómicos y que se transmiten según las leyes de Méndel, es decir, cualquier animal que analicemos deberá ser portador de un gen recibido de su madre y de otro recibido de su padre. También hemos dispuesto de variantes genéticas situadas en el ADN mitocondrial, que sólo es transmitido de madres a hijos/as, es decir, sólo las vacas transmiten esta información a sus becerros o becerras. Finalmente, hemos utilizado 4 marcadores también del tipo microsatélite pero situados en el cromosoma Y, que sólo lo transmiten los toros a sus descendientes machos. Con cada uno de estos tipos de información podemos calcular la distancia relativa entre poblaciones o entre encastes y tener una visión de cómo se ha podido producir el intercambio genético entre ellos. En la siguiente tabla podemos observar, en términos de deriva genética, cual es

la distancia entre cada uno de los encastes y el resto de ellos cuando utilizamos los tres tipos de información.

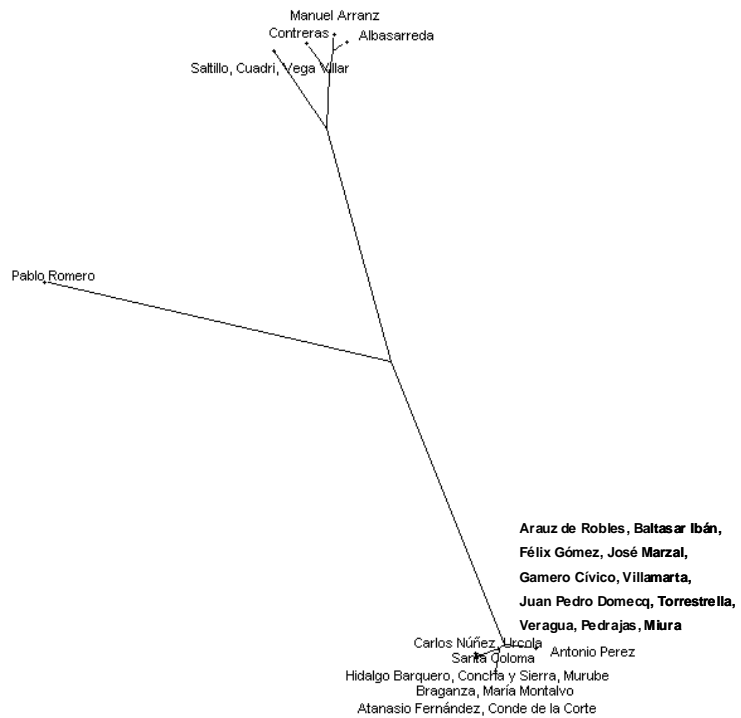
Tabla 11.- Distancias genéticas promedio entre cada uno de los encastes y el resto, expresadas en términos de F_{ST} , utilizando distintas fuentes de información molecular: ADN mitocondrial, ADN del cromosoma Y, ADN de los autosomas.

ADNmt		ADN genómico		ADN cromosoma Y	
Encaste	Distancia genética	Encaste	Distancia Genética	Encaste	Distancia genética
Pedrajas	0,167	Cuadri	0,27	Pablo Romero	0,96
Miura	0,145	Marqués de Albasarreda	0,259	Saltillo	0,799
Concha y Sierra	0,127	Pablo Romero	0,249	Vega Villar	0,799
Baltasar Ibán	0,125	Miura	0,243	Marqués de Albasarreda	0,794
María Montalvo	0,117	Araúz de Robles	0,233	Cuadri	0,792
Urcola	0,096	Conde de la Corte	0,219	Manuel Arranz	0,77
Antonio Pérez	0,091	Manuel Arranz	0,208	Contreras	0,533
Vega Villar	0,085	Vega Villar	0,204	Braganza	0,305
Félix Gómez	0,081	Félix Gómez	0,195	Urcola	0,282
Atanasio Fernández	0,08	Gamero Cívico	0,194	Gamero Cívico	0,273
Contreras	0,076	Murube	0,19	Marqués de Villamarta	0,267
Manuel Arranz	0,076	Antonio Pérez	0,185	Araúz de Robles	0,266
Pablo Romero	0,07	Saltillo	0,184	Baltasar Ibán	0,265
Veragua	0,07	Concha y Sierra	0,183	Pedrajas	0,265
Cuadri	0,069	Atanasio Fernández	0,18	Antonio Pérez	0,264
Araúz de Robles	0,068	Baltasar Ibán	0,178	José Marzal	0,264
Torrestrella	0,068	Veragua	0,173	Torrestrella	0,264
Hidalgo Barquero	0,063	José Marzal	0,171	Félix Gómez	0,263
Gamero Cívico	0,06	Braganza	0,17	Juan Pedro Domecq	0,262
Murube	0,059	Torrestrella	0,166	Miura	0,262
Conde de la Corte	0,058	Santa Coloma	0,164	Concha y Sierra	0,254
Saltillo	0,055	Marqués de Villamarta	0,161	Veragua	0,254
Juan Pedro Domecq	0,045	María Montalvo	0,159	Hidalgo Barquero	0,247
Carlos Núñez	0,044	Urcola	0,159	Atanasio Fernández	0,243
Marqués de Villamarta	0,043	Pedrajas	0,152	Murube	0,236
Santa Coloma	0,042	Juan Pedro Domecq	0,15	Conde de la Corte	0,235
Marqués de Albasarreda	0,039	Hidalgo Barquero	0,145	María Montalvo	0,228
José Marzal	0,035	Carlos Núñez	0,133	Santa Coloma	0,226
Braganza	0,027	Contreras	0,127	Carlos Núñez	0,137

En esta tabla, valores elevados indican aislamiento genético, es decir, reducido intercambio de reproductores, mientras que valores pequeños indicarían lo contrario, gran intercambio de reproductores. Bien entendido que este intercambio puede producirse porque las ganaderías de un encaste adquieren reproductores de muchas otras ganaderías de otros encastes o bien porque esas ganaderías ceden reproductores a otras muchas de otros encastes.

Podemos observar cómo las distancias genéticas cuando utilizamos el ADN mitocondrial son mucho más reducidas que las que obtenemos cuando lo que utilizamos es la información del cromosoma Y. Este comportamiento puede tener dos causas, un mayor intercambio entre ganaderías de vacas que de toros y una gran variabilidad en cuanto al número de descendientes que dejan los diferentes toros.

Cuando observamos los resultados de aislamiento genético a través del ADN genómico vemos que Cuadri es el encaste más aislado y le siguen Marqués de Albaserrada, Partido de Resina y Miura. Con la excepción de Miura, el resto de estos encastes también aparecen entre los más aislados genéticamente al utilizar la información del cromosoma Y, sin embargo, de esos encastes, sólo Miura aparece entre los más aislados genéticamente cuando lo que utilizamos es el ADN mitocondrial. Estos resultados podrían estar indicando que Miura tiene un elevado grado de aislamiento genético consecuencia de haber compartido poco por vía materna, aunque por vía paterna parece que haya existido menos aislamiento reproductivo.



En general, cuanto más arriba se esté situado en la tabla, menor intercambio genético, si la posición en la que nos fijamos corresponde a la columna de ADN mitocondrial indicaría que ha habido escaso intercambio a través de vacas, y si la posición es en la tabla del cromosoma Y lo que indicaría es escaso intercambio de toros. Al contrario, posiciones en la parte inferior de la tabla es un indicio de intercambio importante de vacas o toros, dependiendo de si nos estamos fijando en la columna de ADN mitocondrial o en la del cromosoma Y. Es importante insistir en que los intercambios pueden ser en una u otra dirección, o en ambas.

Con anterioridad hemos representado las distancias genéticas entre encastes mediante gráficos en forma de árboles. La utilización de la información del cromosoma Y para calcular las distancias genéticas entre los diferentes encastes también puede ser objeto de representación gráfica en forma de árbol, de tal manera que pueda resultar más fácil visualizar las relaciones genéticas cuando nos fijamos en el cromosoma Y. Esto es lo que aparece en esta figura.

Patrón de distribución de la variabilidad genética

Una de las características más relevantes de esta raza es, posiblemente, el patrón de distribución de la variabilidad genética. Es frecuente que en las razas bovinas, como consecuencia de los programas de difusión de la mejora genética, las diferencias genéticas entre ganaderías o grupos de ganaderías sean relativamente reducidas, de tal forma que la variabilidad genética en esas razas esté casi toda ella localizada dentro de las ganaderías. En esta raza de lidia, sin embargo, hay casi un 20 por 100 de variabilidad genética distribuida entre los encastes, y dentro de un encaste el mayor porcentaje de variabilidad genética no se encuentra dentro de los animales, al contrario, los animales tienden a tener un elevado nivel de homocigosis, de tal forma que la variabilidad entre los animales de un

encaste representa el 55 por 100 y la variabilidad dentro de animales sólo el 45 por 100 (el valor complementario hasta 100) (ver Tabla 5).

Tabla 5.- Proporción de la variabilidad genética de cada encaste que permanece como variabilidad genética entre sus animales.

Encaste	Porcentaje (%)	Encaste	Porcentaje (%)
Vega-Villar	62,0	Cuadri	53,1
Saltillo	61,5	Concha y Sierra	52,8
Gamero Cívico	60,1	Pablo-Romero	52,2
Conde de Santa Coloma	59,0	Félix Gómez	51,7
Murube	57,9	Antonio Pérez	51,3
Juan Pedro Domecq	57,9	Veragua	50,9
Hidalgo Barquero	57,4	José Marzal	50,2
Marques de Villamarta	57,3	Araúz de Robles	50,0
Pedrajas	56,9	Torrestrella	49,6
Contreras	56,6	Braganza	49,4
Carlos Núñez	55,3	Conde de la Corte	48,8
Miura	54,5	Manuel Arranz	48,2
Marques de Albasarreda	54,1	Urcola	47,2
Atanasio Fernández	53,6	<u>Maria Montalvo</u>	<u>47,1</u>
Baltasar Ibán	53,2		

Ese 55 por 100 de variabilidad genética entre animales equivale también al porcentaje de la variabilidad genética total de la raza de lidia que es debida a diferencias genéticas entre animales. Este valor puede ser calculado para cada uno de los encastes teóricos considerados en este trabajo, de tal forma que podemos tener información sobre la situación genética de cada uno de ellos. Para poder comprender mejor el significado de estos valores pongamos dos ejemplos extremos. Supongamos primero, que el valor del porcentaje de variabilidad genética entre los animales de un encaste fuera nulo. ¿Qué significaría esta situación? Lo que indica es que todos los animales de ese encaste serían genéticamente idénticos, y podrían darse dos situaciones: que no existiera ninguna variabilidad genética dentro del encaste, es decir, todos los animales serían homocigotos para todos los genes (*AA*); o que todos los animales fueran heterocigotos para todos los genes (*Aa*). Supongamos ahora el otro extremo, el porcentaje de variabilidad genética entre animales de un encaste representa el 100 por 100. En este caso toda la variabilidad de ese encaste sería consecuencia de las diferencias genéticas entre los animales, todos ellos serían homocigotos para genes distintos, por ejemplo, unos serían *AA* y otros *aa* y es como si en ese encaste cada animal constituyera una línea genética que nunca se mezcla con el resto. Por lo tanto valores de ese porcentaje (variabilidad genética entre animales) superiores al 50 por 100 indica una mayor variabilidad debida a diferencias entre animales, mientras que un porcentaje inferior al 50 por 100 indica que se acumula más variabilidad dentro de los animales que entre ellos.

En la tabla aparecen los encastes ordenados de mayor a menor porcentaje de variabilidad entre animales. Puede observarse cómo sólo en unos pocos encastes, debido posiblemente a cruzamientos recientes que pueden haberse producido incluso entre líneas o familias del propio encaste, se acumula más variabilidad dentro de los animales que entre animales, es decir, hay un mayor porcentaje de animales heterocigotos.

Posición relativa de esta raza con relación a otras razas bovinas europeas y autóctonas

Puede ser de interés ver cómo se posiciona esta raza cuando la comparamos con otras razas bovinas autóctonas españolas y europeas. Esta posición relativa puede ser reflejada, como ya hemos comentado en otro apartado, mediante las distancias genéticas y también mediante un análisis multivariante que nos permita condensar la información que nos proporcionan el conjunto de variables de ADN que hemos utilizado. Este análisis multivariante nos permite también una representación gráfica en un sistema de ejes (espacio euclideo) en el que se refleja la posición relativa de cada raza con respecto a las otras.

En la tabla 6 aparecen las distancias genéticas medias de cada raza al resto de razas incluidas en el análisis. La medida de distancia genética utilizada tiene en cuenta sólo las diferencias en las frecuencias de los genes producidas por deriva genética. En la figura aparece la posición de la raza de lidia en un sistema de dos ejes de coordenadas obtenidos mediante un análisis de correspondencia.

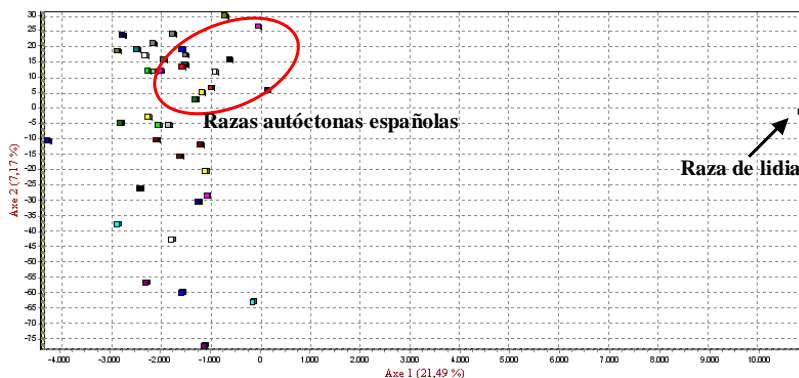
Tabla 6.- Distancias genéticas medias de cada raza al resto de razas incluidas en el análisis

Raza	Distancia genética	Raza	Distancia genética	Raza	Distancia genética
Red Danish	0,165	Normand	0,083	Polish Red	0,070
Highland	0,15	Charolais	0,079	Belgian Blue	0,070
German Shorthorn	0,141	Grigio Alpina	0,078	Avilena	0,068
Aberdeen Angus	0,118	Rendena	0,078	Bretonne-Pie-Noire	0,065
Maine-Anjou	0,113	Hinterwaelder	0,077	Red Holstein	0,065
Hereford	0,109	German Brown Bavaria ¹	0,076	Bruna Pirineus	0,062
Dexter	0,098	Retinta	0,076	Blond_Lim_Baz_Gas_Aub_Sal ³	0,062
Lidia	0,095	Friesian	0,075	Asturiana Montana	0,061
German Yellow	0,094	Pirenaica	0,074	Morucha	0,061
Alistano-Sanabresa	0,094	Cabannina	0,074	Rubia Gallega	0,059
Jersey_Guernsey	0,091	Bohemian Red	0,073	Istrian_Pod_Rom_Chianina ⁴	0,059
Tudanca	0,09	Swiss Brown	0,072	Piemontese	0,053
Swedish Red Polled	0,089	Simm_Montbeliard ²	0,072	Asturiana Valles	0,049
Ayrshire	0,085	British Swiss Holstein	0,071	Media	0,083

¹German Brown Bavaria, Wurtemberg; ³Blonde d'Aquitaine, Limousin, Bazadais, Gasconne, Aubrac, Salers

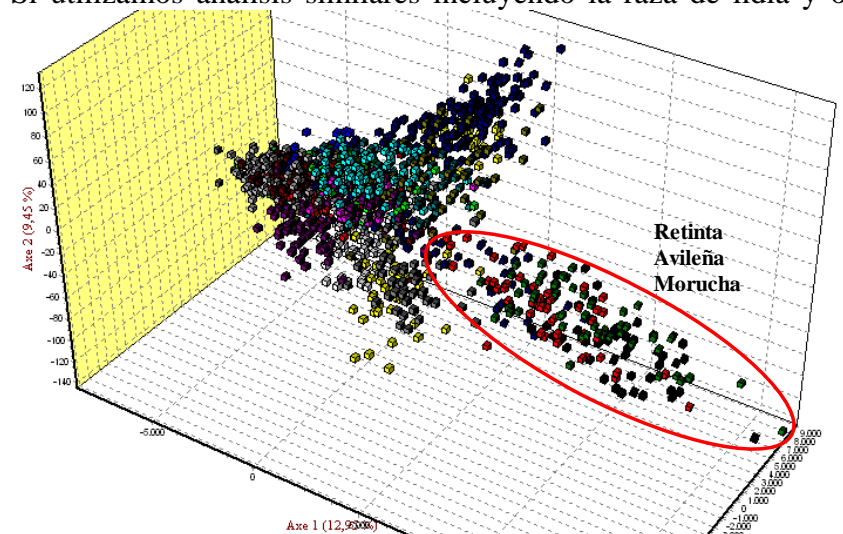
²Simmenthal, Montbeliard, Evolene, Eringer; ⁴Istrian, Podolica, Romagnola, Chianina

Podemos ver cómo la información que nos proporcionan ambos métodos de estudio es, de alguna manera, bastante diferente. En los resultados de la tabla podemos ver cómo la raza de lidia no aparece como la más alejada del resto, otras razas con tamaños efectivos más reducidos (menor censo), como sería el caso de la raza Highland o la red Dannish, y, por lo tanto, sometidas a un mayor distanciamiento consecuencia de la deriva genética, presentan mayor distancia genética media al resto de razas. Recordemos que la distancia genética entre dos razas es causada por un incremento de la endogamia en cada una de ellas o en ambas. Sin embargo, en la figura de la derecha la posición de la raza de lidia aparece claramente discriminada del resto de las razas con la exclusiva utilización de la información del primer eje. Esta clara discriminación de la raza de lidia puede ser consecuencia tanto de genes que aparecen casi exclusivamente en esta raza, como de



diferencias importantes en las frecuencias de algunos genes. Aunque será objeto de estudio posterior, no descartamos que la imagen que presentamos en la figura sea, en parte, consecuencia de algún artefacto estadístico debido a la gran diferencia en los tamaños de muestra utilizados para la raza de lidia (~ 1800) frente al resto de razas (~ 50).

Si utilizamos análisis similares incluyendo la raza de lidia y otras tres razas autóctonas



españolas que por su sistema de producción pueden tener una cierta similitud con la de lidia, como es el caso de las razas avileña, morucha y retinta, resultan evidentes las claras diferencias entre la primera y las otras tres razas. En la figura, encerrados en un círculo rojo aparecen los animales de las razas autóctonas de

aptitud carnífera, el resto de animales pertenecen a las ganaderías de lidia, y en la tabla podemos observar que la mayor distancia genética media respecto al resto de razas

	Lidia	Avileña	Morucha	Media
Lidia				0,073
Avileña	0,080			0,053
Morucha	0,067	0,029		0,048
Retinta	0,071	0,051	0,048	0,057

corresponde a la raza de lidia y que la distancia genética entre las tres razas autóctonas y la de lidia son muy similares, entre 0,067 para la morucha y 0,08 para la

avileña.

Si este análisis, en lugar de llevarlo a cabo englobando a todos los animales en un único grupo o raza de lidia, lo efectuamos segregándolos e incluyéndolos en teóricos encastes, podemos ver la posición relativa de las razas autóctonas de aptitud carnífera en relación con las ganaderías de lidia agrupadas por encastes. La distancia más elevada se produjo entre la raza Avileña y el encaste Cuadri (24,5 por 100). Cuando comparamos cada una de las razas con todos los encastes, la Avileña es la más alejada con un valor medio del 16 por 100, mientras que las otras dos tienen valores medios del 15 por 100. De todas formas resulta curioso el hecho de que las tres razas autóctonas presentan las mayores y menores distancias con prácticamente los mismos encastes (Tabla 8), siendo el comportamiento de la Morucha y Retinta prácticamente el mismo. En cualquier caso, la distancia genética que presentan los encastes más próximos a cualquiera de las 3 razas autóctonas citadas, es muy elevada.

Tabla 8.- Distancias genéticas, en términos de F_{ST} , entre las tres razas autóctonas (morucha, avileña, retinta) y los cinco encastes más y menos próximos a cada una de las razas.

Avileña		Morucha		Retinta	
F_{ST}	Encastes	F_{ST}	Encastes	F_{ST}	Encastes
0,245	Cuadri	0,243	Cuadri	0,235	Cuadri
0,23	Conde de la Corte	0,210	Conde de la Corte	0,213	Conde de la Corte
0,205	Atanasio Fernández	0,202	Marqués de Albaserrada	0,199	Marqués de Albaserrada

0,202	Araúz de Robles	0,188	Araúz de Robles	0,190	Araúz de Robles
0,201	Marqués de Albaserrada	0,187	Manuel Arranz	0,178	Manuel Arranz
0,117	Carlos Núñez	0,112	Veragua	0,118	Veragua
0,115	Conde de Santa Coloma	0,106	Carlos Núñez	0,110	Carlos Núñez
0,103	Saltillo	0,104	Concha y Sierra	0,105	Saltillo
0,103	Concha y Sierra	0,099	Saltillo	0,095	Concha y Sierra
0,087	Contreras	0,075	Contreras	0,079	Contreras

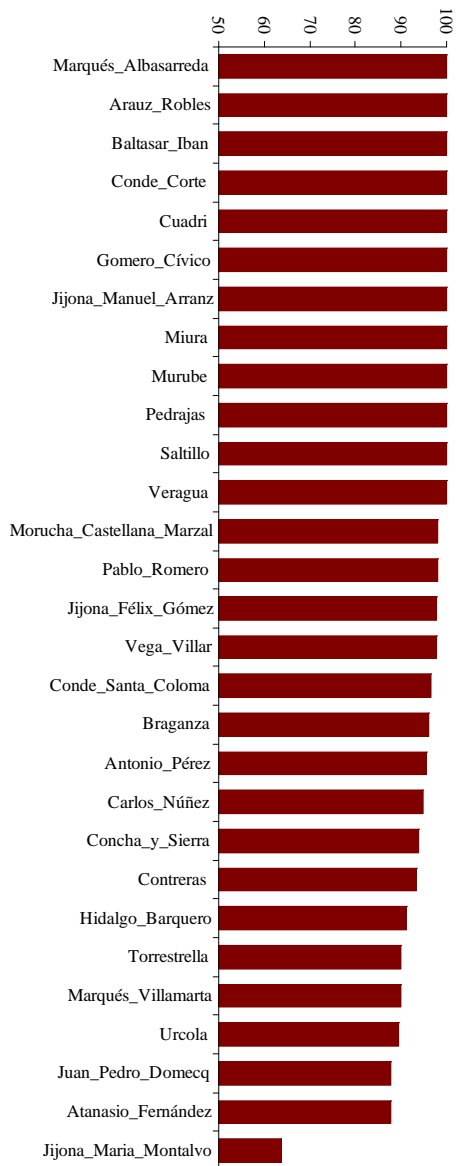
Raza de razas

Comentábamos que el concepto de raza es especialmente conflictivo y que la clasificación de los animales de una especie doméstica en razas se basa más en el voluntarismo que en argumentos científicos. La especial distribución de la variabilidad genética en esta raza, en la que los encastes o grupos de ganaderías, justifican casi una quinta parte de toda la variabilidad genética de la raza, junto con las diferencias tanto morfológicas, como de comportamiento, invitan a pensar que estamos frente a un conjunto de poblaciones diferenciadas que podrían ser definidas como razas, que tienen en común un objetivo que incluye, fundamentalmente, caracteres de comportamiento, pero que ahí acaba todo. Existen también muchas poblaciones de bovino que tienen en común la producción de carne y no por eso todas ellas constituyen una única raza.

Existe una mayor distancia genética entre dos encastes (la media es del 19 por 100) que entre dos razas bovinas europeas (la media es del 8 por 100). Esta especial estructura del toro de lidia, dividida en líneas o encastes claramente diferenciados como consecuencia de sus reducidos tamaños efectivos, conlleva, desde la perspectiva del mantenimiento de la variabilidad genética, aspectos positivos y otros negativos. Cuando pretendemos no perder genes, la división de una población en líneas aisladas resulta una buena estrategia, pero tiene el inconveniente del riesgo de fragilidad genética en cada una de ellas. En cada una de las líneas se van a ir acumulando homocigotos por incremento de la endogamia, aumento que será más rápido cuanto menor sea el número de reproductores que se utilizan en el encaste. Este incremento de la endogamia afectará principalmente a caracteres relacionados con la aptitud reproductiva, por lo que sería posible que encastes con censos muy reducidos de reproductores podrían incluso desaparecer, con la consecuente pérdida de genes que se hubieran fijado por azar en esa línea pero no en otras. Sería, por lo tanto, razonable plantear programas de conservación que tengan como unidad de análisis los encastes.

Utilización de la información molecular para “adivinar” el origen de un determinado animal

La gran diferencia genética entre los encastes, detectable mediante el análisis de los marcadores de ADN utilizados, puede ser explotada para indicar el posible origen de animales anónimos o dudosos como consecuencia de errores genealógicos, sean estos intencionados o no, de transacciones de ganado inadecuadamente documentada, o cualquier otra vicisitud. De esta forma, si las ganaderías en las que hemos tomado las



muestras de sangre las agrupamos en encastes, podemos asignar cada uno de los animales analizados al encaste con el que tenga un mayor parecido genético (mayor probabilidad de asignación) y también podemos excluir como origen de cada animal el encaste o encastes de los que el alejamiento genético sea excesivo. En el caso de 12 encastes, los que aparecen en la figura entre Marqués de Albaserrada y Veragua, ambos incluidos, todos los animales fueron asignados al encaste de origen. ¿Qué quiere decir esto?. Si el animal es asignado al encaste en el que se incluyó su ganadería se contabiliza como un acierto, si el animal se asigna a un encaste diferente al que se incluyó su ganadería se contabiliza un error de asignación. En el caso de que un ganadero remitiera de forma anónima al laboratorio 100 muestras de alguno de esos encastes, realizados los análisis los asignaríamos al encaste de procedencia con un porcentaje de aciertos total, del 100 por 100. En general, cuanto más alejamiento exista entre un encaste y el resto, y mayor sea el parecido entre los animales del encaste, mayor será el porcentaje de aciertos. Sin tener en cuenta María Montalvo por el reducido número de muestras analizadas (11), los dos encastes en los que el porcentaje de aciertos fue menor, aunque todavía relativamente elevado (88 %), fueron los de Juan Pedro Domecq y Atanasio Fernández.

Aquellos encastes que hayan compartido más genética, bien por adquisición o por venta o cesión, con muchos de los restantes encastes, tendrán una mayor proximidad a los encastes con los que haya compartido, por lo que sus animales podrán ser más fácilmente “confundidos” como pertenecientes a encastes diferentes al de su origen real.

Este problema puede contemplarse desde una óptica diferente, en lugar de hablar de asignación de un animal a un encaste podríamos hablar de la exclusión de un animal respecto de un encaste. Es un problema similar a la asignación o exclusión de paternidad. La asignación de paternidad es indicar de entre un conjunto de posibles padres cual de ellos puede ser, con una cierta probabilidad, el padre. Mientras que la exclusión de paternidad es indicar que un determinado animal no puede ser hijo de un padre determinado, es decir, se excluye su paternidad. En nuestro caso, podemos encontrarnos con encastes a los que los animales se asignen con mayor probabilidad que al resto, por lo que el porcentaje de asignación puede ser elevado, sin embargo la existencia de una gran dispersión genética en el encaste puede hacer que muchos de esos animales tengan una composición genética muy rara respecto al propio encaste al que teóricamente pertenecen, de tal manera que una prueba de exclusión los rechace como pertenecientes a su encaste de origen. Por ejemplo, el encaste Saltillo presenta un 100 por 100 de aciertos cuando realizamos la asignación de los animales que se analizaron, sin embargo un porcentaje relativamente elevado (~ 15 por 100) de los animales muestreados en las tres ganaderías que hemos incluido en este encaste son rechazados como pertenecientes al encaste Saltillo.

