

LA ENDOGAMIA EN LA PRODUCCIÓN ANIMAL

INBREEDING IN ANIMAL PRODUCTION

OCAMPO, G. RICARDO^{1,3*} Biol., CARDONA, C. HENRY^{2,3} PhD

¹ Estudiante de Maestría en Ciencias Animales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. ² Profesor Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. ³ Grupo de Investigación en Genética, Mejoramiento y Modelación Animal, GaMMA, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

* Correspondencia: ricardo.ocampo23@gmail.com

Recibido: 24-07-1013: Aceptado: 29-11-2013.

Resumen

Se realizó una revisión literaria acerca de las ventajas y desventajas de utilizar la endogamia (cruce de individuos emparentados) directa o indirectamente en los sistemas de producción animal. La endogamia actúa en las poblaciones de animales silvestres y domesticadas reduciendo la variabilidad genética dentro de las poblaciones, disminuyendo la heterocigocidad, y aumentando la probabilidad de heredar a las siguientes generaciones alelos asociados a defectos genéticos, lo que se traduce finalmente en una reducción en la capacidad de adaptación de los animales al medio ambiente y un aumento en el riesgo de extinción. También se ha demostrado que el aumento de la endogamia a menudo se asocia con una reducción en el valor promedio de una o más características de interés económico en la producción animal. Es por esto que en los programas de mejoramiento genético y conservación es de vital importancia tener control sobre la endogamia para mantener la variabilidad genética dentro de las poblaciones animales a través del tiempo.

Palabras clave: Heterocigocidad, mejoramiento genético, selección, variabilidad genética.

Abstract

We made a literature review about advantages and disadvantages of using inbreeding (crossing of related individuals) directly or indirectly in animal production. The inbreeding acts in wild and domesticated animal populations reducing genetic variability, decreasing heterozygosity, and increasing the chance to inherit alleles associated with genetic defects, resulting in a reduction of the animal adaptation capacity to the environment and increasing the risk of extinction. Also has been demonstrated that inbreeding increase is associated with the average reduction of one or more economic interest characteristics in animal

production. For this reason in conservation and breeding programs is very important have control over inbreeding to maintain the genetic variability within animal populations over time.

Key words: Heterozygosity, animal breeding, selection, genetic variability.

Introducción

A medida que el sector pecuario trabaja constantemente para abastecer la creciente demanda mundial de alimentos debido al crecimiento económico de los países asiáticos y latinoamericanos, muchos productores están utilizando diversos sistemas de cría basados en biotecnologías reproductivas con el propósito de aumentar la productividad de sus animales y así poder dar abasto en los mercados.

Si bien, este tipo de prácticas pueden contribuir a incrementar los niveles de endogamia (cruce entre individuos emparentados), los factores más importantes para su aumento han sido el ranking global de los mejores animales, la inseminación artificial y la transferencia de embriones, en donde solo unos pocos ejemplares probados producen la mayoría de crías para las poblaciones de animales puros (MIGLIOR y BURNSIDE, 1995).

Desde la introducción generalizada de la inseminación artificial en la década de los 30's, la práctica se ha vuelto muy común entre los criadores de animales de países desarrollados y algunos en vía de desarrollo, debido a que le permite al productor tener la mejor genética a su disposición para establecer programas de mejoramiento genético y también porque le evita el costo de mantener machos reproductores dentro de sus instalaciones (ALLENDE, 2007).

En los últimos años la transferencia de embriones a partir de animales con un alto valor genético también ha ganado popularidad por razones similares. Debido a estas estrategias, muchas poblaciones han experimentado un aumento en los niveles de endogamia en la última década, lo cual ha generado gran impacto en el sector pecuario (GUITOU, 2010).

Mejoramiento genético

Varias especies de animales fueron domesticados por primera vez hace unos 10.000 años, debido a la capacidad que tenían de convertir forrajes no aptos para el consumo humano en carne, leche y huevos, y toda clase de proteínas, lípidos y micronutrientes de alta calidad que las personas pudieron utilizar para sobrevivir en gran variedad de entornos. Es así, como a través de este periodo de tiempo se

han seleccionado los mejores animales en base a características deseables en la producción con el propósito de incrementar los parámetros productivos (HAYES *et al.*, 2013).

Sin embargo, como DARWIN (1859) señaló “Los animales domésticos mas antiguos todavía pueden ser objeto de modificación o mejoramiento”. De hecho, la variación genética para la mayoría de caracteres de interés económico que han sido estudiados en la ganadería moderna, está presente, y constituye la base fundamental en el establecimiento de programas de mejoramiento genético (HAYES *et al.*, 2013).

El mejoramiento genético animal consiste en aplicar principios biológicos, económicos y matemáticos, con el fin de encontrar estrategias óptimas para aprovechar dicha variación genética existente en una especie de animales en particular para maximizar su mérito. Esto involucra tanto la variación genética entre los individuos de una raza, como la variación entre razas y cruzas (NOTTER, 2013).

El efecto de estos logros se traduce en la reducción de los costos de la leche, carne y huevos a los consumidores, permitiendo así el acceso a proteínas de alta calidad a la población mundial. Es así como a través del mejoramiento genético se logró incrementar la producción de leche en aproximadamente el 1% (40-80 kg / vaca / año) en las vacas Holstein de EEUU entre 1980 y 2010 (GEROSA y SKOET, 2013).

Las dos herramientas primordiales del mejoramiento genético son la selección (determinar cuáles individuos van a dejar descendencia) y los sistemas de apareamiento (determinar cómo los individuos seleccionados serán apareados), aspectos en los que la endogamia tiene gran importancia (MATZ, 2011).

Endogamia

La endogamia es simplemente el cruce entre dos individuos emparentados, lo que significa que tienen uno o más antepasados en común. Cuanto más cercano sea el parentesco entre dos animales, mayor es el porcentaje de consanguinidad en la progenie resultante (RALLS *et al.*, 2013). Es así como la endogamia constituye una práctica común en el desarrollo y la propagación de las razas de animales para intentar concentrar características de interés económico en la progenie. Para muchas especies pecuarias, los caracteres de importancia económica son aquellos que afectan la productividad, longevidad, salud y capacidad reproductiva de los animales (FAO, 2010).

En general, los animales no se consideran endogámicos si no hay un ancestro común en las últimas 5 generaciones. La endogamia se puede dar en forma de varios cruces: (a) apareamiento hermano / hermana, (b) padre / hija o apareamientos madre / hijo, (c) medio hermano / media hermana (d) abuelo / nieta o nieto / abuela, (e) tío / sobrina o sobrino / tía. Aunque en el apareamiento entre primos la consanguinidad no es tan marcada como en los anteriores, no debería ser considerado a menos que sea absolutamente necesario para evitar la pérdida de una raza poco común (GUITOU, 2010).

Según GUITOU (2010), un animal se considera 25% consanguíneo si es el resultado de un apareamiento entre hermanos completos o padres e hijos. En hermanos medios la consanguinidad es del 12,5% debido a que existe una variación genética adicional ya que hay un solo padre / madre en común (Tabla 1).

Tabla 1. Ejemplos de apareamientos y coeficientes de consanguinidad de la descendencia, expresado como coeficiente de consanguinidad (F: probabilidad) y % de consanguinidad

Apareamientos	F	%F
Padre x Hija	0,25	25,0%
Madre x Hijo	0,25	25,0%
Hermanos Completos	0,25	25,0%
Medio Hermano x Media Hermana	0,125	12,5%
Padre x Nieta	0,125	12,5%
Hijo de un Padre x Nieta del Padre	0,0625	6,25%
Nieto de un Padre x Nieta del Padre	0,0313	3,13%

Mientras que muchos sistemas de cría de ganado incorporan cruces endogámicos en sus sistemas (cruces entre hermanos o padres / hijos) muchos sistemas utilizan la crianza en línea (cruces entre primos, tíos con sobrinos o parentescos más abiertos como abuelos y nietos). A pesar de que en realidad es una forma más leve de la endogamia, la crianza en línea por lo general tiene menores niveles de consanguinidad. La consanguinidad en estos sistemas está diseñada específicamente para producir líneas distintas deseables a partir de razas que tienen un antepasado común (CASSELL, 2009).

Efectos de la endogamia sobre la heterocigosidad

Uno de los principales efectos de la endogamia es la disminución de la heterocigosidad. Cuando se aparean animales emparentados aumenta la probabilidad de que la descendencia adquiera alelos idénticos por descendencia, es decir, si la endogamia es constante aumenta el número de homocigotos en una población. Esta pérdida de la diversidad genética es el factor principal que conduce a la depresión por endogamia (MARIE *et al.*, 2008). Según GUITOU (2010), la homocigocidad como tal dará lugar a una concentración de genes asociados a defectos genéticos que puede resultar en mayor susceptibilidad a enfermedades, ya que el sistema mayor de histocompatibilidad será menos diverso, menos polimórfico y por lo tanto tendrá menos variantes génicas para expresarse ante una enfermedad.

MEUWISSEN (1997) reafirma esta idea y advierte a los criadores de animales para que eviten los planes de mejoramiento debido a que se aumenta la frecuencia génica de alelos deletéreos a causa de la deriva génica. Afirma que por las características de producción del cultivo o la cría de animales "ciertos rasgos reproductivos van a sufrir de depresión endogámica sustancial y con el tiempo una gran cantidad de genes positivos para aspectos reproductivos podrían haberse perdido debido a la endogamia".

Como resultado de esta pérdida, también se puede presentar una menor resistencia a las enfermedades y los parásitos se pueden presentar con mayor frecuencia (BICHARD, 2002). Por ejemplo, en un estudio realizado en ovejas de la raza Soay en la isla de Hirta (Reino Unido), COLTMAN *et al.* (1999) concluyeron que los nematodos intestinales mediaron el efecto de la endogamia en las ovejas más homocigotas, las cuales sufrieron mayores tasas de parasitismo y a la vez mayores tasas de mortalidad durante la época de invierno, cuando fueron comparadas con la tasa de supervivencia de ovejas heterocigotas.

Otro ejemplo involucra a los gorriones cantantes (*Melospiza melodia*) de las isla Mandarte al oeste de Canadá, donde las aves endógamas murieron a tasas muchos más altas durante las fuertes tormentas comparadas con las aves no consanguíneas (KELLER, 1994). Esto es una clara evidencia de que la endogamia hace a los individuos más susceptibles a morir por causas ambientales (KELLER y WALLER, 2002).

El aumento de la homocigocidad también puede conducir a la disminución extrema en la variabilidad genética, lo cual es nocivo si la población en cuestión está en peligro o en riesgo inminente de extinción. Por ejemplo, el ganado negro japonés presentó altos niveles de homocigosis, debido al uso exclusivo de 5 sementales

clasificados a nivel nacional, razón por la cual los terneros estaban experimentando una grave depresión por endogamia. Como resultado de esto, la supervivencia de esta raza bovina en las futuras generaciones es incierta (NOMURA *et al.*, 2001).

A raíz de problemas como éste, NOTTER (1999) sugiere que la endogamia debe ser controlada a través de la conservación de recursos genéticos en bancos de germoplasma, y también se debe promover la evaluación de los cruzamientos con el fin de crear animales aptos para las generaciones futuras.

Niveles actuales

Con el fin de comprender el impacto que está teniendo la endogamia en las poblaciones, varios estudios se han centrado en medir los niveles actuales de endogamia y es así como se ha encontrado que varias poblaciones de ovejas, vacas y cerdos poseen niveles relativamente altos de consanguinidad (FAO, 2010).

Por ejemplo, HANSEN (2006) observó un aumento en los niveles de endogamia en la población de vacas Holstein norteamericanas durante el siglo XX, concluyendo que se presentó un aumento en la endogamia del 1,1% en 1970 al 5,1% en 2005. Para los mismos años el mismo estudio reveló un aumento en la endogamia para la raza Jersey del 0,8% al 7%. Este incremento en los niveles de endogamia indica los efectos de la selección para animales más productivos y a su vez refleja reducción de la base genética de estas razas (CARAVIELLO, 2004).

Si en la ganadería de leche se han encontrado altos niveles de endogamia, en la industria porcina se han reportado niveles aún más altos. Según una investigación realizada por HUBBARD (1990), todas las razas porcinas registran endogamias de al menos el 35%. Por ejemplo, en la raza Landrace, que ha sido sometida a altos niveles de cruzamiento se presentaron endogamias promedio del 17,9%, mientras que para las razas Berkshire, Duroc, Yorkshire y Hampshire se encontraron promedios del 12,3, 11,8, 8,0 y 6,8% respectivamente (BLACKBURN y WELSH, 2010).

Ventajas de la endogamia

Con la creciente competencia en la ganadería mundial, los propietarios están tratando de mejorar continuamente la calidad genética de sus animales. Mediante la incorporación de la endogamia en los esquemas de selección, se dispone de varias ventajas. El principal beneficio de la endogamia en una población es la uniformidad entre la progenie. Dado que los animales consanguíneos comparten un mayor número de genes similares, es más probable que el animal produzca

progenie con características similares. En particular, los animales con una abundancia de alelos dominantes de interés comercial, heredaran a su descendencia dichas características de interés para el productor (GUEST, 2008).

Otra ventaja de la endogamia en animales de granja es la eliminación de alelos deletéreos. Aunque si bien es cierto que la endogamia puede dar lugar a la exposición de los alelos deletéreos en una forma homocigótica recesiva, la investigación muestra que esto puede aumentar la aptitud total del rebaño. Mediante la exposición de tales rasgos en una forma homocigota, los animales se mueren naturalmente o son eliminados del rebaño por el productor; por lo tanto, los alelos deletéreos no serán transmitidos a las siguientes generaciones (SZULKIN *et al.*, 2012). Sin embargo, en una población de origen natural, estos rasgos pueden permanecer a través de las generaciones porque los portadores (heterocigotos) pueden mantener dichos caracteres en forma recesiva (WALLING *et al.*, 2011).

Desventajas de la endogamia

Aunque hay varias ventajas genéticas de la endogamia, también hay efectos nocivos que se producen debido a la depresión por endogamia. A través del tiempo se han realizado varios estudios para determinar los efectos que produce la depresión por endogamia en humanos, animales de granja, fauna silvestre (BARCACCIA *et al.*, 2013; BULAYEV y PAVLOVA, 2009; FESSEHAYE *et al.*, 2009; KELLER y WALLER, 2002; PEDROSA *et al.*, 2010; RYE y MAO, 1998; WALLING *et al.*, 2011) etc, sin embargo, la gran mayoría de investigaciones se han centrado en la ganadería (BARRETA *et al.*, 2012; DIXIT *et al.*, 2010; FUERST-WALTL y FUERST, 2012; MC PARLAND *et al.*, 2007; PEIXOTO *et al.*, 2010; SANTANA *et al.*, 2011; VAN WYK *et al.*, 2009).

En general, varios rasgos se consideraron afectados por la endogamia en la especie bovina, pero en particular se han visto afectadas las características reproductivas. Por ejemplo, en un estudio realizado en Brasil por SANTANA (2010) en la raza Nelore, se encontró que porcentajes de endogamia superiores al 1% afectan negativamente características de interés económico, tales como peso al destete, peso y circunferencia escrotal a los 18 meses, altura a la cadera y probabilidad de preñez a los 14 meses. De otro lado BURROW (1998) halló que la endogamia en una población de bovinos australianos condujo a una reducción en características de interés económico tales como el peso al nacimiento, ganancia diaria de peso, número de partos y la circunferencia escrotal. También, se encontró que la carne de animales endogámicos era más dura, debido a que poseía pH más alto.

Respecto al ganado de leche, un estudio realizado en Irán, específicamente en la raza Holstein, se encontró que la endogamia afecta negativamente características productivas, reproductivas y de longevidad. En el estudio concluyeron que para las 3 primeras lactancias, un aumento del 1% en la endogamia provoca una reducción de 18,72, 16,19 y 27,38 kg en la producción de leche, 0,443, 0,367 y 0,690 kg en la producción de grasa, y 0,476, 0,425 y 0,66 kg en la producción de proteína por lactancia, respectivamente. También se observó un alto recuento de células somáticas la cual está asociada a mastitis, en animales con altos coeficientes de endogamia. En cuanto a las características reproductivas, dicho incremento en la tasa de endogamia provocó un aumento de 0,53 y 0,45 días para el intervalo entre partos y edad al primer parto, respectivamente, además de que tuvieron mayor probabilidad de partos distócicos. Respecto a las características de tipo, la endogamia influyó significativamente en la estatura, ancho del pecho, altura del cuerpo, tamaño corporal, altura de ubre posterior, profundidad de la ubre y colocación de pezones delanteros y traseros, debido a que estas características presentan una alta heredabilidad. Las vacas con altos niveles de coeficiente de endogamia tuvieron un riesgo relativo mayor de ser sacrificadas (ROKOU EI *et al.*, 2010).

Además de ganado vacuno, en un estudio realizado en ovejas de la raza Dormer, encontraron que la tasa promedio de endogamia en la población era del 16% y que un aumento del 1% en la endogamia causa una pérdida en los corderos de 0,06 kg de peso al nacimiento y de 0,93 kg de peso al destete (VAN WYK *et al.*, 2009).

Planes de mejoramiento

Es evidente que mientras la endogamia puede tener varios beneficios deseables dentro de las poblaciones de animales dedicados a la producción, también hay efectos negativos que pueden producirse a diferentes niveles de endogamia. Como resultado de esto, se han propuesto y desarrollado varios métodos para optimizar la ganancia genética sin aumentar características perjudiciales de la endogamia (SMITH y QUINTON, 1993). A través de simulaciones en computador, varios métodos han sido analizados por los investigadores. Entre las metodologías más populares está el uso de los BLUP (mejor predictor lineal insesgado). El BLUP proporciona un análisis estadístico de los animales sobre la base de una puntuación media de 100 con el fin de determinar si un animal contribuirá a su descendencia de manera negativa o positiva en la producción. Se ha encontrado que esta herramienta de selección produce mayor ganancia genética en la selección de fenotipos (FAO, 2010).

Otro método para obtener beneficios óptimos a través de la cría es la selección de fenotipos. En este esquema, los efectos genéticos y ambientales de una característica en especial son analizados y comparados dentro de la manada o rebaño para determinar qué animales se utilizarán para la reproducción. Si bien este método es menos eficaz que el BLUP en grandes poblaciones, los rebaños más pequeños resultan beneficiados con esta metodología, debido a que los niveles de consanguinidad son inferiores (BIJMA *et al.*, 2001).

Un tercer esquema, desarrollado por MEUWISSEN (1997), utiliza un conjunto de reglas de selección dinámicas con el fin de maximizar la respuesta sin efectos perjudiciales de la endogamia. En este esquema, el autor ha creado una curva que prescribe la tasa óptima de consanguinidad con el fin de maximizar la selección. Según el autor, este esquema puede aumentar el rendimiento de 21-60% en cualquier población.

Importancia de los cruzamientos

La preocupación por el descenso del mérito genético aditivo para características de fertilidad y salud en los animales de granja, así como la preocupación por el aumento de la consanguinidad en los animales, despertó el interés mundial por el mestizaje (GOYARD *et al.*, 2008). Sin embargo, en sus inicios, cuando el mestizaje fue puesto en práctica en cerdos en el año de 1940 en los EE.UU, hubo mucha oposición entre los productores, y fue necesario un período de concientización por parte de los investigadores del sector pecuario para que los productores se sintieran cómodos con el cambio en sus prácticas de crianza tradicionales. Fue así como 20 años después y en la actualidad, prácticamente todos los cerdos comerciales se obtienen mediante sistemas de apareamiento que utilizan heterosis en sus cruces (HANSEN, 2006).

La heterosis o vigor híbrido es la superioridad individual de animales o plantas, que se obtiene por el apareamiento o cruce entre progenitores poco relacionados entre sí, por encima de los representantes promedio de la población de procedencia; es lo opuesto a la depresión por endogamia en donde se cruzan individuos emparentados (BRYDEN *et al.*, 2004).

El apareamiento de tales progenitores sirve tanto para aumentar el vigor del animal descendiente como para uniformizar en la generación el comportamiento de las características de interés zootécnico (NORMAN *et al.*, 2001). La heterosis tiene una fuerte influencia en rasgos relacionados con la fertilidad, salud y demás características que por lo general tienen baja heredabilidad (GAMA *et al.*, 2013).

En un sistema de entrecruzamiento cuando se utilizan dos razas la heterosis es del 100% en la F1, sin embargo, esta se estabiliza en un 67% después de las

primeras generaciones. Un estudio de campo a gran escala realizado por HEINS (2006a; 2006b) con hembras de las razas Holstein, Rojo Sueco, Rojo Noruego, Montbeliarde, y sus cruces con toros Normando resultó en hembras F1 con menores tasas de abortos, reducción del número de partos distócicos, incremento en la fertilidad de la vaca y poca reducción en la producción (kg) de grasa y proteína en la leche.

De otro lado, si se utilizan tres razas en un sistema de rotación simple, las dos primeras generaciones tienen cada una heterosis del 100%, que es seguida por una heterosis del 75% en la tercera generación, el cual es el nivel más bajo de heterosis experimentado en este sistema de rotación de tres razas, porque todas las generaciones subsiguientes tendrán niveles de heterosis de al menos 86% en promedio. Con la adición de una cuarta raza el nivel promedio de heterosis es del 93% después de las primeras generaciones, aunque el uso de 4 razas en un sistema de rotación se puede convertir en un gran reto (HANSEN, 2006).

Herramientas para contrarrestar los efectos nocivos de la endogamia

Si bien no existe un método para eliminar la consanguinidad, más bien, debe buscarse un programa encaminado a controlar sus niveles en la explotación. Para este caso existen las siguientes herramientas:

- Establecer un sistema de identificación de cada uno de los animales de la explotación (marcas con hierro caliente o frío, chapetas, tatuajes o dispositivos electrónicos intraruminales o subcutáneos) y registrar esta información en una tarjeta individual o si es posible en un programa computarizado. En la tarjeta individual debe incluirse el mayor número posible de ancestros y que estos estén claramente identificados, es decir, el animal debe tener un pedigrí lo más completo posible (SANCHEZ, 2013).
- Registrar los servicios y los partos de los animales. La información consignada en el registro debe incluir el código del animal, su nombre y si es posible el número de registro del animal ante la asociación (SANCHEZ, 2013).
- Realizar apareamientos entre distintas razas. Aunque con este sistema se obtiene una máxima heterosis, se deben buscar razas complementarias que cumplan con los objetivos productivos de la explotación.

Conclusión

A medida que la industria pecuaria continúa expandiéndose y explora constantemente en la búsqueda de nuevas técnicas para incrementar la producción de los animales, es evidente que la endogamia seguirá siendo un factor importante. Si bien los planes de mejoramiento que incorporen la

endogamia en sus sistemas se pueden beneficiar de ciertas características como la uniformidad en la progenie, esta también puede ser perjudicial para otras características como la susceptibilidad del individuo a ciertas enfermedades. Con el fin de obtener mejores animales para parámetros productivos y reproductivos, los investigadores y ganaderos necesitan explorar y poner en práctica diversos planes de selección con control de endogamia y complementarlo con líneas genéticas de diferentes casas de inseminación artificial y en caso de haber una alta endogamia con los cruzamientos, se debe apoyar en los registros genealógicos que permitan un buen control de la consanguinidad.

Agradecimientos: A CODI-Sostenibilidad Universidad de Antioquia 2013-2014 para el grupo GaMMA, grupo al cual le agradezco su apoyo pues es donde he complementado mi formación académica e investigativa.

Referencias

ALLENDE, R. 2007. ¿Por qué hacer inseminación artificial? Sitio Argentino de Producción Animal. Disponible en: <http://www.produccion-animal.com.ar>. Accesado en: 07/02/2013.

BARCACCIA, G.; FELICETTI, M.; GALLA G.; CAPOMACCIO, S.; CAPPELLI, K.; ALBERTINI, E.; BUTTAZZONI, L.; PIERAMATI, C.; SILVESTRELLI, M.; SUPPLIZI, V. 2013. Molecular analysis of genetic diversity, population structure and inbreeding level of the Italian Lipizzan horse. Rev Livestock Science 151:124-133.

BARRETA, J.; IÑIGUEZ, V.; SAAVEDRA, V.; ROMERO, F.; CALLISAYA, A.M.; ECHALAR, J.; GUTIÉRREZ-GIL, B.; ARRANZ, J.J. 2012. Genetic diversity and population structure of Bolivian alpacas. Rev Small Ruminant Research 105:97-104.

BICHARD, M. 2002. Genetic improvement in dairy cattle an outsiders perspective. Rev Livestock Production Science 75:1-10.

BIJMA, P.; VAN ARENDONK, J.M.; WOLLIAMS J.A. 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. Rev Journal of Animal Science 79:840-853.

BLACKBURN, H.D.; WELSH, C.S. 2010. Inbreeding levels in swine: Ramifications for genetic diversity. The American Livestock Breeds Conservancy 27:5-6.

BRYDEN, C.A.; HEATH, J.W.; HEATH, D.D. 2004. Performance and heterosis in farmed and wild Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) hybrid and purebred crosses. Rev Aquaculture 235:249-261.

BULAYEV, O.A.; PAVLOVA, T.A. 2009. The effect of inbreeding on aggregation of complex diseases in genetic isolates. *Rev Russian Journal of Genetics* 45:961-968.

BURROW, HM. 1998. The effects of inbreeding on productive and adaptive traits and temperament of tropical beef cattle. *Rev Livestock Production Science* 55:227-243.

CARAVIELLO, D.Z. 2004. Inbreeding in dairy cattle. The Babcock Institute. Disponible en: <http://babcock.wisc.edu>. Accesado en: 07/02/2013.

CASSELL, B.G. 2009. Inbreeding. Virginia Tech Cooperative Extension. Disponible en: http://pubs.ext.vt.edu/404/404-080/404-080_pdf.pdf. Accesado en: 07/02/2013.

COLTMAN, D.W.; PILKINGTON, J.G.; SMITH, J.A.; PEMBERTON, J.M. 1999. Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a freelifving, island population. *Rev Evolution* 53:1259-1267.

DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.

DIXIT, S.P.; VERMA, N.K.; AGGARWAL, R.A.K.; VYAS, M.K.; RANA, J.; SHARMA, A.; TYAGI, P.; ULMEK, B.R. 2010. Genetic diversity and relationship among southern Indian goat breeds based on microsatellite markers. *Rev Small Ruminant Research* 91:153-159.

ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA-FAO. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. Roma.

FESSEHAYE, Y.; BOVENHUIS, H.; REZK, M.A.; CROOIJMANS, R.P.M.A.; ARENDONK, J.A.M.; KOMEN, J. 2009. Effects of relatedness and inbreeding on reproductive success of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Rev Aquaculture* 294:180-186.

FUERST-WALTL, B.; FUERST, C. 2012. Effect of inbreeding depression on survival of Austrian Brown Swiss calves and heifers. *Rev J. Dairy Sci* 95:6086-6092.

GAMA, L.T.; BRESSAN, M.C.; RODRIGUES, E.C.; ROSSATO, L.V.; MOREIRA, O.C.; ALVES, S.P.; BESSA, R.J. 2013. Heterosis for meat quality and fatty acid profiles in crosses among *Bos indicus* and *Bos taurus* finished on pasture or grain. *Rev Meat Science* 93:98-104.

GEROSA, S.; SKOET, J. 2013. Milk Availability: Trends in production and emand and medium-term Outlook. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura.

GOYARD, E.; GOARANT, C.; ANSQUER, D.; PIERRE, B.; DE DECKER, S.; DUFOUR, R.; GALINIE, C.; PEIGNON, J.; PHAM, D.; VOUREY, E.; HARACHE, Y.; PATROIS, J. 2008. Cross breeding of different domesticated lines as a simple way for genetic improvement in small aquaculture industries: Heterosis and inbreeding effects on growth and survival rates of the Pacific blue shrimp *Penaeus (Litopenaeus) stylirostris*. *Rev Aquaculture* 278:43-50.

GUEST, B. 2008. Consanguinidad en bovinos. *Rev Angus* 241:54-44.

GUITOU, H. 2010. Coeficiente de consanguinidad de un individuo. Sistemas de apareamiento. *Rev Angus* 248:31-37.

HANSEN, L.B. 2006. Monitoring the worldwide genetic supply for cattle with emphasis on managing crossbreeding and inbreeding. En: *Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Memorias. Belo Horizonte, Brasil.

HAYES, B.J.; LEWIN, H.A.; GODDARD, M.E. 2013. The future of livestock breeding: genomic selection for efficiency, reduced emissions intensity, and adaptation. *Rev Trends in Genetics*. In press.

HEINS, B.J.; HANSEN, L.B.; SEYKORA, A.J. 2006. Fertility and survival of pure Holsteins versus crossbreds of Holstein with Normande, Montbeliarde, and Scandinavian Red. *Rev J. Dairy Sci* 89:4944-4951.

HEINS, B.J.; HANSEN, L.B.; SEYKORA, A.J. 2006. Production of pure Holsteins versus crossbreds of Holstein with Normande, Montbeliarde, and Scandinavian Red. *Rev J. Dairy Sci* 89:2799-2804.

HUBBARD, D.J.; SOUTHWOOD, O.I.; KENNEDY, B.W. 1990. Rates of inbreeding in Yorkshire, Landacre, Duroc, and Hampshire performance tested pigs in Ontario. *Rev Canadian Journal of Animal Science* 70:401-407.

KELLER, L.F.; WALLER, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Rev Trends Ecol Evol* 17:230-241.

KELLER, L.F. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Rev Nature* 372:356-357.

MARIE, J.; CHARPENTIER, E.; WILLIAMS, C. 2008. Inbreeding depression in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): genetic diversity predicts parasitism, immunocompetence, and survivorship. *Rev Conservation Genetics* 9:1605-1615.

MATZ, B. 2011. Crossing, grading, and keeping pure: animal breeding and exchange around 1860. *Rev Endeavour* 35:7-15.

MC PARLAND, S.; KEARNEY, J.F.; BERRY, D.P. 2007. Inbreeding effects on milk production, calving performance, fertility, and conformation in Irish Holstein-Friesians. *Rev J. Dairy Sci* 90:4411-4419.

MEUWISSEN, T.H.E. 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *Rev Journal of Animal Science* 75:934-940.

MIGLIOR, F.; BURNSIDE, E. 1995. Genetics and Breeding. *Rev J. Dairy Sci* 78:1167.

NOMURA, T.; HONDA, T.; MUKAI, F. 2001. Inbreeding and effective population size of Japanese black cattle. *Rev Journal of Animal Science* 79:366-370.

NORMAN, H.D.; POWELL, R.L.; WRIGHT, J.R.; SATTLER, C.G. 2001. Overview of progeny-test programs of artificial insemination organizations in the United States. *Rev J. Dairy Sci* 84:1899-1912.

NOTTER, D.R. 2013. *Breeding of animals*. Encyclopedia of Biodiversity. 2.ed. Oxford, UK.

NOTTER, D.R. 1999. The Importance of Genetic Diversity in Livestock Populations of the Future. *Rev Journal of Animal Science* 77:61-69.

PEDROSA, V.B.; SANTANA, M.L.; OLIVEIRA, P.S. 2010. Population structure and inbreeding effects on growth traits of Santa Ines sheep in Brazil. *Rev Small Ruminant Research* 93:135-139.

PEIXOTO, M.G.C.D.; POGGIAN, C.F.; VERNEQUE, R.S.; EGITO, A.A.; CARVALHO, V.M.; PENNA, J.A.G.; BERGMANN, J.A.G.; VICCINI, L.F.; MACHADO, M.A. 2010. Genetic basis and inbreeding in the Brazilian Guzarat (*Bos indicus*) subpopulation selected for milk production. *Rev Livestock Science* 131:168-174.

RALLS, K.; FRANKHAM, R.; BALLOU, J. 2013. *Inbreeding and Outbreeding*. Encyclopedia of Biodiversity 2^o Ed. Oxford, UK.

RYE, M.; MAO, I.L. 1998. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Rev Livestock Production Science* 57:15-22.

ROKOU EI, M.; TORSHIZI, R.V.; SHAHRBABA K, M.M.; SARGOLZAEI, M.; SORESENSEN, A.C. 2010. Monitoring inbreeding trends and inbreeding depression for economically important traits of Holstein cattle in Iran. *Rev J. Dairy Sci* 93:3294-3302.

SÁNCHEZ, J.E. 2013. Consanguinidad: Costo oculto para la ganadería de leche. *Rev Selecta* 1:11-14.

SANTANA, M.L.; ASPILCUETA-BORQUIS, R.R.; BIGNARDI, A.B.; *et al.* 2011. Population structure and effects of inbreeding on milk yield and quality of Murrah buffaloes. *Rev J. Dairy Sci* 94:5204-5211.

SANTANA, M.L.; OLIVERA, P.S.; PEDROSA, V.B.; ELER, J.P.; GROENEVELD, E.; FERRAZ, J.B.S. 2010. Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nellore cattle in Brazil. *Rev Livestock Science* 131:212-217.

SMITH, C.; QUINTON, M. 1993. The Effect of selection in sublines and crossing on genetic response and inbreeding. *Rev Journal of Animal Science* 71:2631-2638.

SZULKIN, M.; STOPHER, K.V.; PEMBERTON, J.M. 2012. Inbreeding avoidance, tolerance, or preference in animals?. *Rev Trends Ecol Evol*. In press.

VAN WYK, J.B.; FAIR, M.D.; CLOETE, S.W.P. 2009. Case study: The effect of inbreeding on the production and reproduction traits in the Elsenburg Dormer sheep stud. *Rev Livestock Science* 120:218-224.

WALLING, C.A.; NUSSEY, D.H.; MORRIS, A.; CLUTTON-BROCK, A.M.; LOESKE, E.K.; PEMBERTON, J.M. 2011. Inbreeding depression in red deer calves. *Rev BMC Evolutionary Biology* 11:318.