

## Estructura Genética de la Población de Llamas (*Lama glama*) del Banco de Germoplasma del Instituto Nacional de Innovación Agraria-Perú

### Genetic structure of the population of llamas (*Lama glama*) of Gene bank National Institute of Innovation Agrarian-Peru

Rubén Mamani-Cato<sup>a</sup>, Roberto Gallegos Acero<sup>b\*</sup>, Teodosio Huanca Mamani<sup>a</sup>, Juan Pablo Gutiérrez<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Instituto Nacional de Innovación Agraria- Puno

<sup>b</sup>Facultad Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Del Altiplano Puno

<sup>c</sup>Universidad Complutense de Madrid – España

\* Correspondencia e-mail: rfgallegosacero@hotmail.com

#### INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Art. Recibido 28-01-2016  
Artículo Aceptado 08-03-2016  
Online: 25-03-2016

#### PALABRAS CLAVES:

Coefficiente de consanguinidad,  
Llama,  
Tamaño efectivo poblacional.

#### ARTICLE INFO

Article Received 28-01-2016  
Article accepted 08-03-2016  
Online: 25-03-2016

#### KEY WORDS

inbreeding coefficient,  
Llama,  
effective population size.

#### RESUMEN

El objetivo del estudio fue evaluar la estructura genética de la población de llamas, del Banco de Germoplasma de Quimsachata Estación Experimental Illpa-Puno del Instituto Nacional de Innovación Agraria, durante el año 2015. Se analizó el archivo de pedigrí de 4698 animales nacidos en el periodo 1993 al 2014, de los cuales 2075 fueron machos y 2623 hembras. Para el cálculo de los coeficientes individuales de consanguinidad ( $F$ ), coeficiente de relación media ( $AR$ ), tamaño efectivo de la población ( $N_e$ ), de fundadores ( $f_c$ ) de ancestros ( $f_a$ ), intervalo generacional (IG) y la profundidad de pedigrí se ha utilizado el programa ENDOG v.4.8. Los resultados para coeficiente de consanguinidad media y el promedio de relación media de la población de llamas fueron 0.11 y 0.25% respectivamente. Del total de 906 ancestros que dieron origen a la población de referencia, 102 explican el 50% de la variabilidad genética de la población. El número efectivo de fundadores fue 508 y de ancestros 284. El intervalo generacional medio fue 5.65 años, siendo mayor en las vías gaméticas padre-hijo y padre-hija. Para el grado de profundidad de pedigrí fueron identificados 65.88% de animales con información sobre los padres y 83.95% sobre las madres. El tamaño efectivo de la población fue de 281.81, este valor está por encima del valor crítico. En conclusión la consanguinidad en la población de llamas del banco de germoplasma fue de pequeña magnitud y que las prácticas de apareamiento fueron adecuadas durante el periodo evaluado.

#### ABSTRACT

The objective of the study was to describe the genetic structure of the population of llama's gene bank National Institute of Innovation Agrarian INIA-Puno. The pedigree file of 4698 animals born in the period 1993 to 2014, of which 2075 were males and 2623 females were analyzed. For the calculation of individual coefficients of inbreeding ( $F$ ), coefficient average ratio ( $AR$ ), effective population size ( $N_e$ ), of founders ( $f_c$ ) of ancestors ( $f_a$ ), generation interval (IG) and depth of pedigree has been used ENDOG v.4.8 program. The results for inbreeding coefficient average and average mean ratio of the population were 0.11 and 0.25% respectively. Of the total of 906 ancestors that gave rise to the reference population, 102 account for 50% of the genetic variability of the population. The effective number of founders and ancestors was 508 and 284. The average generation interval was 5.65 years, being higher in the gametic roads father-son and father-daughter. For the degree of depth of pedigree they were identified 65.88% of animals with information about parents and 83.95% on mothers. The effective size of the population was 281.81, this value is above the critical value. In conclusion inbreeding in the population of llamas gene bank was small in magnitude and mating practices were adequate during the period evaluated.

## INTRODUCCIÓN

La llama es el camélido doméstico mejor adaptado a las condiciones del altiplano y una fuente de ingreso para las familias que lo habita, se reconoce la existencia de 2 variedades fenotípicas de llamas definidas, la denominada Q'ara de fibra corta especializada en carne y transporte y la Ch'acu con fibra abundante y vellón denso (FAO, 2010). La evaluación de la estructura genética de una población permite conocer cómo se ha llevado a cabo el flujo de genes en la misma, proporcionando información sobre el número de genes que ha originado y estimando en qué medida participan en la población actual, este conocimiento proporciona información sobre su grado de variabilidad genética y permite tomar decisiones en relación a su gestión genética (Cervantes, 2008).

El estudio de la estructura genética de una población mediante análisis genealógico ha sido realizado en la mayoría de las especies, como el bovino de carne y leche y ovino entre otras (Boichard *et al.*, 1997; Sölkner *et al.*, 1998; Gutiérrez *et al.*, 2003; Goyache *et al.*, 2003). Sin embargo, aún no fueron evaluados los efectos de la consanguinidad en llamas. Entre todos los parámetros útiles en la descripción de la estructura genética de poblaciones animales destaca el tamaño o censo efectivo, debido a su relación directa con la tasa de consanguinidad (Falconer y Mackay, 1996), se considera como un parámetro imprescindible en el campo de la conservación y genética de poblaciones (FAO, 2010, Duchev *et al.*, 2006), ya que proporciona información sobre el grado de variabilidad genética de una población y permite tomar decisiones en relación a su gestión genética.

El coeficiente de consanguinidad ( $F$ ), coeficiente de endogamia o identidad por descendencia de un individuo, se define como la probabilidad de que 2 alelos que lleva un individuo en cualquier locus sean idénticos por descendencia (Wright, 1922; Malecot, 1948). El coeficiente de Relación Media ( $AR$ ) de un individuo se define como la probabilidad de que un alelo escogido al azar de la población pertenezca a ese individuo, este parámetro puede interpretarse como la representación del individuo en el pedigrí en forma independiente de la generación en la que se encuentra, el algoritmo utilizado para calcular estos valores fue desarrollado por Quaas (1976). El número efectivo de fundadores ( $f_e$ ) se define como el número de fundadores que contribuyen en forma equilibrada para generar la misma diversidad genética que la población estudiada. El número efectivo de ancestros ( $f_a$ ) es el mínimo número de ancestros no necesariamente fundadores, que explican la diversidad

genética de la población y complementa la información proporcionada por el parámetro anterior, dado que tiene en cuenta la pérdida de variabilidad genética por efecto de cuellos de botella (Boichard *et al.*, 1997). Este estudio fue realizado con el objetivo de analizar la estructura genética de la población de llamas del Banco de Germoplasma de la Estación Experimental Illpa INIA-Puno, mediante el método de análisis genealógico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Lugar

Los datos utilizados fueron obtenidos de los registros de empadre controlado y de parición de llamas del banco de germoplasma de la Estación Experimental Illpa-Puno anexo Quimsachata del Instituto Nacional de Innovación Agraria, situado entre los distritos de Cabanillas provincia de San Román Y Santa Lucia provincia de Lampa de la región Puno, ubicado a 4025 m. con temperatura que varía desde  $-5^{\circ} \text{C}$  a  $18^{\circ} \text{C}$  con una precipitación pluvial de 700 mm/año.

### Material experimental

El archivo de información de genealogía incluye 4698 llamas (2075 machos y 2623 hembras) nacidos entre 1993 al 2014. De esos animales, 1616 poseían al menos un padre desconocido y 3082 formaron la población de referencia, con ambos padres conocidos **Tabla 1**.

### Metodología

Para el cálculo de coeficientes de consanguinidad individual ( $F$ ) se utilizó el algoritmo de Meuwissen y Luo (1992), incluido en el programa ENDOG. El cálculo del coeficiente de Relación Media ( $AR$ ) se basa en el algoritmo desarrollado por Quaas (1976) para construir la propia matriz **A**. El incremento del coeficiente de consanguinidad ( $\Delta F$ ), fue calculado para cada generación por medio de la fórmula;

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

El número efectivo de fundadores ( $f_e$ ) Se ha calculado mediante la siguiente fórmula;

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f q_k^2}$$

donde  $q_k$  es la probabilidad de origen de los genes del fundador  $k$  (James, 1977; Lacy, 1989). El número efectivo de ancestros ( $f_a$ ). Se calcula de manera muy similar al anterior:  $f_a = \frac{1}{\sum_{j=1}^a q_j^2}$  En este caso  $q_j$  es la contribución marginal de un ancestro  $j$ , que es la contribución genética realizada por un ancestro que no es explicada por otros ancestros elegidos previamente.

( $f_a$ ).

Los valores del Intervalo generacional fueron calculados para las cuatro vías de selección: padre-hijo ( $L_{ss}$ ), padre-hija ( $L_{sd}$ ), madre-hijo ( $L_{ds}$ ) y madre-hija ( $L_{dd}$ ); el intervalo generacional medio (I.G.) fue calculado de la siguiente manera:

$$I. G. = \frac{L_{ss} + L_{sd} + L_{ds} + L_{dd}}{4}$$

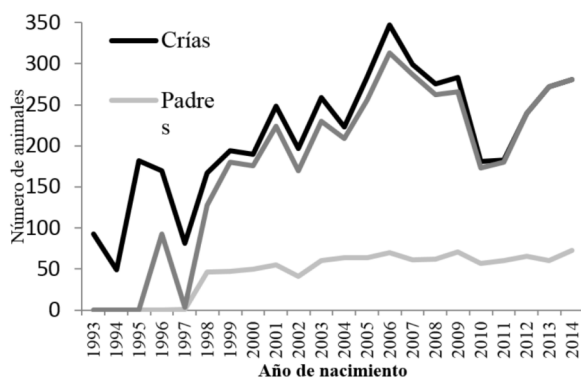
El archivo de pedigrí ya recodificado fue utilizado para el análisis de la estructura de la población, ejecutado por el programa ENDOG v. 4.8 (Gutiérrez & Goyache, 2005).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Incremento de la población de llamas

En la **Figura 1** se observa el incremento de la población de llamas del anexo Quimsachata, el promedio anual de nacimientos fue de 213.54 crías, registrándose mayor cantidad de estos en los años 2006 con 347 crías y para 2007 con 299 crías, también se observa para los años 1993 a 1997 un mayor número de crías identificadas que las madres identificadas, esta diferencia se debe al efecto de la fundación de población de llamas, en forma similar el año 2006 se observa mayor número de crías identificadas que las madres que se debe a la pérdida de aretes de las madres.

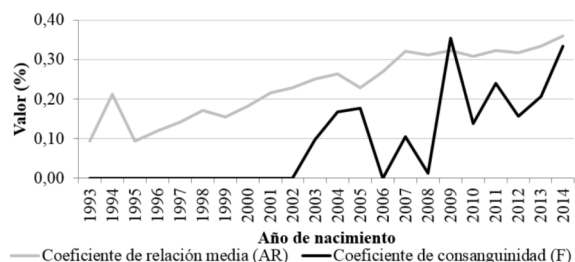
**Figura 1.** Número de padres, madres y crías por año de nacimiento



El coeficiente de consanguinidad en llamas de 1993 al 2002 fue cero, debido a que cada año se compraban reproductores machos y hembras por tanto no había registro genealógico, pero a partir del año 2003 se observa un rápido incremento de la consanguinidad con mayor expresión en el 2009 (Figura 2). Desde el año 1996, la mayoría de los animales que se incorporan al registro genealógico lo hacen en el registro de

nacimientos, por lo que cada vez existe un mayor conocimiento del pedigrí, lo que provoca este aumento. La evolución de la relación media de la población de llamas posee un incremento continuo sobre todo a partir del año 1996, pero lo que viene a representar es que cada vez existe mayor conexión genética entre los animales, debido a que es una población donde prácticamente no existen nuevas incorporaciones de animales.

**Figura 2.** Evolución de los coeficientes de relación media (AR) y de consanguinidad (F) por año de nacimiento de las llamas del banco de germoplasma del INIA Perú.



### Parámetros de la estructura genética

El coeficiente de consanguinidad media alcanza el valor de 0.11%, se encuentra muy alejado de los considerados como peligrosos (10%), pudiéndose concluir que el Programa de Manejo y Conservación de estas llamas ha tenido un resultado aceptable desde su instauración (Tabla 1), valores similares fueron reportados en población de alpacas del Perú cuyos valores fueron de 0.1654% (Vilela y Asparrin, 2013) y 0.04% (Mamani, 2013). En cuanto al coeficiente de relación media el valor fue de 0.25%, el cual resulta ser un valor bajo.

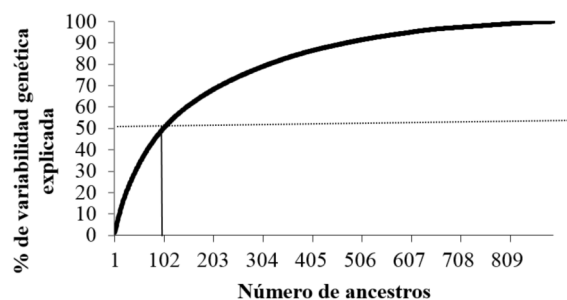
**Tabla 1.** Parámetros poblacionales y de diversidad genética más importantes obtenidos de la genealogía de llamas del banco de germoplasma del INIA Perú.

Parámetro	Valor
Número total de animales en la población	4698
Población Base (al menos un padre desconocido)	1616
Población Base Real (un sólo padre desconocido = medio fundador)	1178.5
Tamaño Efectivo de Población Base ( $f_e$ )	508.10
Coefficiente de Consanguinidad Media (F,%)	0.11
Promedio de Relación Media (AR,%)	0.25
Número de animales en la población de referencia	3082
Nº de ancestros que dan origen a la población de referencia	906
Nº efectivo de ancestros para la población de referencia ( $f_e$ )	284
Nº de ancestros que explican el 100% de la variabilidad genética de la población	906
Nº de ancestros que explican el 50% de la variabilidad genética de la población	102

El número de ancestros que contribuyeron de forma efectiva para la población de referencia (3082) fue de 906 (**Tabla 1**). De este total, 102 animales explicaron el 50% de la variabilidad genética y demostrada en la **Figura 3**. Esta situación es resultado de los valores del tamaño efectivo de

población base ( $f_e$ ) y Número efectivo de ancestros para la población de referencia ( $f_a$ ) obtenidos y principalmente del uso intensivo de algunos reproductores. Además de eso, el valor de  $f_e$  es considerado de moderada magnitud, lo cual revela que los individuos de esa población provienen de un número grande de animales.

**Figura 3.** Contribución acumulada de ancestros para la variabilidad genética de la población de llamas.



Para la generación completa (generaciones más distantes en el que todos los ancestros son conocidos), el porcentaje de animales consanguíneos varió aproximadamente de 0.29% en la segunda generación hasta el máximo valor de 13.33% a la cuarta generación completa, con el consecuente aumento de la consanguinidad y del promedio de relación media (AR) a lo largo de las generaciones (Tabla 2). Se observa además un fuerte incremento de la consanguinidad entre la segunda y la tercera generación con 13.33 %, reduciendo el tamaño efectivo de 681.7 al valor de 134.3.

**Tabla 2.** Número de animales ( $N$ ), coeficiente de consanguinidad ( $F$ ), porcentaje de individuos consanguíneos ( $POR$ ), Coeficientes de consanguinidad media para animales consanguíneos ( $FC$ ), coeficiente de relación media ( $AR$ ) y número efectivo ( $N_e$ ) por generación completa.

Generación	$N$	$F$	$POR$	$FC$	$AR$	$N_e$
0	1616	0.00%			0.12%	
1	2386	0.07%	0.29%	25.00%	0.30%	681.7
2	681	0.45%	4.26%	10.45%	0.43%	134.3
3	15	1.67%	13.33%	12.50%	0.56%	40.7

En lo que respecta a generación máxima, de acuerdo con la Tabla 3, se observa la ausencia de consanguinidad en la primera generación. Esto ocurre debido al hecho de que en esa generación se producen los primeros hijos de los animales fundadores. En los animales de la segunda generación se observa la presencia de consanguinidad, pero en niveles bajos, se ha visto que cuanto menor es el número de animales y mayor el número de generaciones

conocidas, mayor será la probabilidad de haber aumentos de  $F$  y  $AR$ , especialmente en rebaños pequeños, como en este caso. Esto se da porque en fases más avanzadas ya se tienen control de los pedigrís permitiendo el cálculo de la consanguinidad, lo que no es posible para los animales fundadores.

**Tabla 3.** Número de animales ( $N$ ), coeficiente de consanguinidad ( $F$ ), porcentaje de individuos consanguíneos ( $POR$ ), Coeficientes de consanguinidad media para animales consanguíneos ( $FC$ ), coeficiente de relación media ( $AR$ ) y número efectivo ( $N_e$ ) por generación máxima.

Generación	$N$	$F$	$POR$	$FC$	$AR$	$N_e$
0	741	0.00%			0.11%	
1	1203	0.00%			0.19%	
2	1295	0.12%	0.54%	21.43%	0.29%	431.6
3	1058	0.17%	1.23%	13.94%	0.34%	900.1
4	369	0.45%	4.61%	9.74%	0.37%	179.8
5	30	0.21%	3.33%	6.25%	0.39%	
6	2	0.00%			0.35%	

En la Tabla 4, los valores de  $N_e$  calculados por la regresión del coeficiente de consanguinidad individual, en función del número de generaciones (completas, máximas y equivalentes), se puede observar una gran variación en los valores obtenidos. Esto concuerda con lo que indican Goyache *et al.* (2003) cuando afirman que, en poblaciones pequeñas, los tres métodos para calcular el  $N_e$  pueden llevar a una sobreestimación. Sin embargo, probablemente el valor más real para la presente población es el de la regresión, en función del número de generaciones equivalentes, el cual se sitúa por encima de los 50 animales recomendado por la FAO (1998). Valores similares fueron reportados en Alpacas del banco de germoplasma del INIA Perú (Mamani, 2013) cuyos valores fueron de 1.33, 0.52 y 0.85 para las generaciones máximas, completas y equivalentes, respectivamente.

**Tabla 4.** Número medio de generaciones trazadas, incremento de consanguinidad ( $\Delta F$ ) y número efectivo ( $N_e$ ), para cada generación considerada.

Tipos de generaciones	Número promedio	$\Delta F$ (%)	$N_e$
Completas	0.81	0.21	242.49
Máximas <sup>1</sup>	1.83	0.09	557.65
Equivalentes	1.22	0.18	281.81

<sup>1</sup>Número de generaciones que separan al individuo de su ancestro más remoto.

#### Intervalo generacional

Las estimaciones de los intervalos generacionales para las cuatro vías gaméticas y el total se muestran en la Tabla 5, el intervalo generacional medio fue de 5.65



años y es considerado largo, siendo ligeramente mayor en las vías gaméticas padre-hijo y padre-hija, esto se explica debido a que la edad reproductiva de los machos inicia a los 3.91 años y en las hembras a los 2.20 años (Mamani-Cato *et al.*, 2014), el intervalo generacional total de nuestro estudio es similar a lo reportado en poblaciones de alpacas Huacaya y Suri cuyos valores fueron de 5.53 y 5.41 años respectivamente (Vilela y Asparrin, 2013) y en la población de alpacas del banco de germoplasma del INIA Perú (Mamani, 2013) cuyo valor fue de 5.20 años. La optimización del intervalo generacional es fundamental en los programas de mejora genética, debido a que intervalos muy largos disminuyen la ganancia genética anual para las características seleccionadas, lo que lleva a un menor retorno económico del programa (Faria *et al.*, 2001).

**Tabla 5.** Intervalos generacionales (en años) de la población de llamas del banco de germoplasma del INIA, Perú.

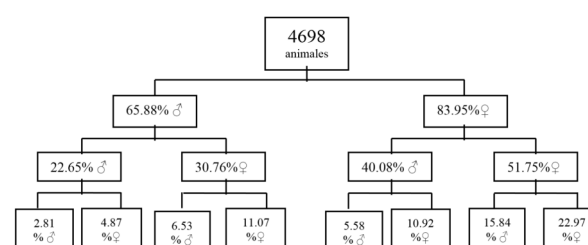
Vía	N	Intervalo	Desv. Estándar	Error Estándar de la Media
Padre-Hijo	106	6.17	2.11	0.20
Padre-Hija	747	6.19	1.98	0.19
Madre-Hijo	149	5.30	2.06	0.20
Madre-Hija	965	5.23	1.92	0.19
Total	1967	5.65	2.02	0.05

### Profundidad del pedigrí

Dado que en poblaciones cerradas las pérdidas de variabilidad genética se acumulan por generación, los parámetros genealógicos que la miden deben ser siempre referidos a la cantidad de información genealógica existente, por lo que su medida resulta imprescindible (Boichard *et al.*, 1997; Gutiérrez *et al.*, 2003). En la *Figura 4*, se observa que por la vía de las hembras se tuvo mayor información, conociéndose las madres en el 83.95% de los casos y los padres en el 65.88%; en las siguientes generaciones se mantuvo esta diferencia en favor de la información por el lado materno, pero disminuyen tanto para madres y padres con el paso de las generaciones. La mayor información materna puede deberse a que en Quimsachata los datos de las madres son registrados junto con los de las crías al nacimiento, en cambio la información paterna tiene que ser verificada de los registros de empadre y esta tarea se aplaza o no se realiza con la misma facilidad. Estos resultados muestran que el nivel de conocimiento de la genealogía de los animales en el anexo Quimsachata es regular, teniendo en cuenta que se trata de un periodo de 21 años. Es importante considerar que un alto porcentaje de individuos no cuentan con información paterna ni materna debido a que Quimsachata, por consolidar un

Banco de Germoplasma de Alpacas de Color, adquirió reproductores machos y hembras de diferentes centros de producción sin información genealógica, por ello el número de animales fundadores es elevado en comparación con el número de ancestros identificados. Los valores de grado de profundidad de pedigrí son similares a los reportados por Vilela y Asparrin (2012), quienes estudiando la genealogía de 12 493 alpacas del fundo Mallkini de Puno, encontraron valores de 69 % para los padres y 80.32 % para las madres.

**Figura 4.** Grado de profundidad de pedigrí de la población de llamas del banco de germoplasma del INIA, Perú.



## CONCLUSIONES

Para el incremento de la población de llamas, el promedio anual de nacimientos fue 213.5 crías, con mayor incremento para el año 2006 con 347 llamas, observándose mayor número de crías identificadas que las madres.

El coeficiente de consanguinidad en llamas desde el año 1993 al 2002 fue cero, por efecto de que cada año se compraban reproductores machos y hembras, pero a partir del 2003 se observa un rápido incremento de la consanguinidad.

El coeficiente de relación media (AR) presenta un incremento continuo a partir del año 1996 con un valor de 0.25%, el número de ancestros que contribuyeron en forma efectiva para la población de referencia fue de 906 animales.

El intervalo generacional medio fue de 5.65 años, siendo mayor en las vías gaméticas padre-hijo y padre-hija, los valores del grado de profundidad de pedigrí por la vía materna presenta una mayor información con 83.95% y por la vía paterna solo con 65.88%.

## REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA

- Boichard, D., Maignel, L., Verrier, E., 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genet. Sel. Evol.* 29, 5-23.
- Cervantes, I. 2008. Estructura genética del caballo de pura raza Árabe Español y su influencia en razas derivadas: Aplicación de nuevas metodologías en el cálculo del tamaño efectivo. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Pag. 31.
- Duchev, Z.; Distl, O.; Groeneveld, E. 2006. Early warning system for loss of diversity in European livestock breeds. *Archiv. Anim. Breed.*, 49, 521-531.
- Falconer, D.S.; Mackay, F.C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th edn, Longman Group Ltd. England.
- FAO. 2010. La situación de los Recursos Zoogenéticos Mundiales para la Alimentación y Agricultura. Roma. Italia.
- Faria, F.J.C., Vercesi Filho, A.E., Madalena, F.E., Josahkian, L.A. 2001. Parámetros populacionais do rebanho Gir Mocho registrado no Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 30, 1984-1988.
- Goyache, F.; Gutiérrez, J.P.; Fernández, I.; Gómez, J.; Álvarez, I.; Diez, J.; Royo, L.J. 2003. Using pedigree information to monitor genetic variability of endangered population: the Xalda sheep breed of Asturias as an example. *J. Anim. Breed. Genet.*, 120, 95-103.
- Gutiérrez, J.P.; Altarriba, J.; Díaz, C.; Quintanilla, R.; Cañón, J.; Piedrafita, J. 2003. Genetic analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genet. Sel. Evol.*, 35, 43-64.
- Gutiérrez, J.P., Goyache, F. (2005) A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.*, 122, 357-360.
- Gutiérrez, J.P.; Goyache, F.; Burgos, A. y Cervantes, I. 2009. Genetic analysis of six production traits in Peruvian alpacas. *Livestock Science* 123: 193-197.
- Huanca, T.; Apaza, N. y Gonzáles, M. 2007. Experiencia del INIA en el Fortalecimiento del Banco de Germoplasma de Camélidos Domésticos. Resúmenes Congreso Latinoamericano de Producción Animal. Cusco-Perú.
- James, J., 1972. Computation of genetic contributions from pedigrees. *Theor. Appl. Genet.* 42, 272-273.
- Lacy, R.C., 1989. Analysis of Founder Representation in Pedigrees: Founder Equivalent and Founder Genome Equivalents. *Zoo. Biol.* 8, 111-123.
- Leroy, G.; Mary-Huard, T.; Verrier, E.; Danvy, S.; Charvolin, E. y Danchin-Burge, C. 2013. Methods to estimate effective population size using pedigree data: Examples in dog, sheep, cattle and horse. *Genetics Selection Evolution* 45:1.
- Mamani, G.C. 2013. Estructura genética poblacional y tendencia genética de peso vivo al nacimiento en alpacas del banco de germoplasma de Quimsachata del INIA en Puno. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
- Mamani-Cato, R.H., Huanca, T., Condori-Rojas, N. Gutiérrez, J.P. 2014. Estimación de parámetros genéticos de características reproductivas en llamas del CIP Quimsachata del INIA-Puno. *Spermova*. 2014; 4(1):92-95.
- Meuwissen T.H.E., Luo Z, 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations, *Genet Sel Evol* 24: 305-313.
- Quaas, R.L. 1976. Computing the diagonal elements of a large numerator relationship matrix. *Biometrics*, 32, 949-953.
- Sölkner, J.; Filipcic, L.; Hampshire, N. 1998. Genetic variability of populations and similarity of subpopulations in Austrian cattle breeds determined by analysis of pedigrees. *Anim. Sci.*, 67, 249-256.
- Vilela, J. y Asparrin, M. 2012. Estimación de coeficientes de consanguinidad en una población de alpacas. Libro de Resúmenes VI Congreso Mundial de Camélidos Sudamericanos. Arica – Chile. p. 141.
- Vilela, J.L., Asparrin, M. 2013. Estimación de coeficientes de consanguinidad en una población de alpacas. Memorias... VIII Congreso Latinoamericano de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos. p.119-121.
- Vilela, J.L., Asparrin, M. 2013. Evaluación del intervalo generacional de una población de alpacas Huacaya y Suri en Puno, Perú. Memorias... VIII Congreso Latinoamericano de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos. p.122-125.