

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE ZOOTECNIA



**“INFORMACIÓN GENÓMICA EN LA ESTIMACIÓN
DE LA PRECISIÓN DEL MÉRITO GENÉTICO EN CARACTERES
DE FIBRA DE ALPACAS HUACAYA (*Vicugna pacos*)”**

Presentada por:

BETSY MANCISIDOR GARCIA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

INGENIERO ZOOTECNISTA

Lima – Perú

2021

La UNALM es la titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación
(Art. 24. Reglamento de Propiedad Intelectual)

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE ZOOTECNIA

**“INFORMACIÓN GENÓMICA EN LA ESTIMACIÓN
DE LA PRECISIÓN DEL MÉRITO GENÉTICO EN CARACTERES
DE FIBRA DE ALPACAS HUACAYA (*Vicugna pacos*)”**

Presentada por:

BETSY MANCISIDOR GARCIA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

INGENIERO ZOOTECNISTA

Sustentada y aprobada ante el siguiente jurado:

Ph.D. José Alberto Barrón López
Presidente

Ph.D. Juan Chávez Cossío
Miembro

Mg.Sc. Jorge Calderón Velásquez
Miembro

Ph.D. Gustavo Gutiérrez Reynoso
Asesor

Dr. Leyfeng Alan Cruz Camacho
Co- Asesor

DEDICATORIA

*A Primitiva Reyes Mancisidor,
por su dedicación, servicio y
amor incondicional.*

AGRADECIMIENTOS

- Agradezco, en primer lugar, a mi familia por todo su apoyo durante mi formación académica. A mis padres, Osman y Lili, por su respaldo y sacrificio. También, a mis hermanos: Pepe, Dania, Marcelo y Amy. A su vez, gracias a Anthony, por toda su ayuda.
- Al Dr. Gustavo Gutiérrez y a la Dra. Maria Wurzinger, por la oportunidad y confianza brindada. Agradezco su asesoría y consejos a lo largo de la elaboración de la tesis. Además, al Dr. Juan Pablo Gutiérrez, por su colaboración y guía.
- Al Dr. Alan Cruz, por su asesoría constante y su paciencia al guiarme durante el desarrollo de este trabajo. Al Ing. Jonathan Morón, por su ayuda y consejos, y por haberme recomendado para participar en el proyecto.
- Al CONCYTEC-FONDECYT, por brindar el financiamiento del presente trabajo en el marco de la convocatoria E038-01 en el proyecto "IMAGEN-Innovaciones en la mejora genética altoandina: alpacas y llamas" 029-2019-FONDECYT-BM-INC.INV
- A la Estación Experimental de Investigación Científica de Pacamarca de Inca Tops S.A. por brindar la información necesaria para el desarrollo de la presente investigación.
- Finalmente, a los miembros del jurado: Dr. José Alberto Barrón López, Dr. Jorge Calderón Velásquez y Dr. Juan Chávez Cossío, por sus correcciones y consejos.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1 La alpaca.....	5
2.2 La alpaca en el Perú	6
2.3 Fibra de alpaca	6
2.4 Casos de mejora genética en alpacas en el Perú.....	8
2.5 Polimorfismos de nucleótido simple.....	10
2.6 Selección genómica.....	10
2.7 El genoma de la alpaca	12
2.8 BLUP	15
2.9 ss-GBLUP	16
2.10 Precisión de la selección genómica	18
2.11 Avances en selección genómica en animales de granja	19
III. METODOLOGÍA.....	25
3.1 Información genealógica	25
3.2 Variables de estudio.....	25
3.3 Análisis de genotipos de polimorfismos de nucleótido simple	26
3.3.1 Genotipos	26
3.3.2 Control de calidad de los marcadores.....	26
3.4 Estimación de la heredabilidad y predicción de los valores genéticos.....	27
3.5 Precisión de la predicción del mérito genético y genómico	29
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	30
4.1 Heredabilidades	30
4.2 Precisión del mérito genético mediante la metodología BLUP.....	32

4.3 Precisión del mérito genómico mediante la metodología ss-GBLUP	33
4.4 Incremento de la precisión consecuencia del uso de la información genómica.....	34
V. CONCLUSIONES	37
VI. RECOMENDACIONES	38
VII. BIBLIOGRAFÍA	39
VIII. ANEXOS	57

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Clasificación de la fibra de alpaca.....	7
Tabla 2: Cantidad de datos de los animales.....	26
Tabla 3: Heredabilidades mediante los métodos BLUP y ss-GBLUP	30
Tabla 4: Precisión del mérito genético mediante metodología BLUP	32
Tabla 5: Precisión del mérito genómico mediante metodología ss-GBLUP.....	33
Tabla 6: Incremento de la precisión debido al uso de la selección genómica.....	34

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Modelo de archivo de pedigrí, con datos genealógicos recodificados.	58
Anexo 2: Modelo de archivo de datos de fibra.....	59
Anexo 3: Modelo de archivo de marcadores tipo polimorfismos de nucleótido simple	60
Anexo 4: Código en R para estimar la predicción de los datos deregresados	61
Anexo 5: Plantilla del archivo de parámetros para la estimación del mérito genético mediante la metodología BLUP	62
Anexo 6: Plantilla del archivo de parámetros para la estimación del mérito genómico mediante la metodología ss-GBLUP, señalando el archivo de marcadores	63

RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue evaluar la aplicación de la información genómica en la estimación de la precisión del mérito genético en caracteres de fibra de alpacas Huacaya. Los objetivos específicos fueron: a) estimar la precisión del mérito genético de caracteres de fibra mediante el método de predicción *Best Linear Unbiased Prediction* (BLUP); b) estimar la precisión del mérito genómico de caracteres de fibra mediante el método de predicción *Single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction* (ss-GBLUP) y; c) estimar el incremento en la precisión de la predicción utilizando la información genómica en caracteres de fibra. La información de pedigrí y los datos fenotípicos se obtuvieron de la base de datos de la Estación Experimental de Investigación Científica de Pacamarca de Inca Tops S.A. Las variables de estudio fueron el diámetro de fibra (DF), la desviación estándar del diámetro de fibra (DS) y el porcentaje de medulación (PM). Se genotipó una población de referencia de 431 animales utilizando un chip de alpaca con 76,508 PNS. Se hizo utilizó la familia de programas BLUPF90 para la predicción de los méritos genéticos. Se obtuvo la precisión de los valores genéticos y genómicos mediante el coeficiente de correlación entre los méritos genéticos predichos y los valores fenotípicos deregresados de una muestra aleatoria de 100 animales, repitiéndose diez veces este paso, en ambos métodos. El incremento de la precisión mediante el uso de la información genómica, con respecto al DF, fue de $9.8 \pm 3.5\%$, en promedio. Mientras que, para la DS y el PM, el incremento fue $29.8 \pm 10.8\%$ y $29.1 \pm 6.2\%$, en promedio, respectivamente. Los resultados sugieren que agregar datos genómicos en los modelos de predicción podría ser beneficioso para los programas de mejora genética en alpacas.

Palabras claves: alpacas, Huacaya, fibra, BLUP, ss-GBLUP, precisión, genómica

ABSTRACT

The study aimed to evaluate the use of genomic information in estimating the prediction accuracy in fiber traits from Huacaya alpacas. The specific objectives were: a) to estimate the genetic prediction accuracy of fiber traits using Best Unbiased Linear Prediction methodology (BLUP); b) to estimate the genomic prediction accuracy of fiber traits using the Single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction methodology (ss-GBLUP) and; c) to calculate the increase in prediction accuracy in fiber traits using genomic information. Pedigree information and phenotypic data were obtained from the data base of the Research Station Pacamarca of Inca Tops S.A. The fiber traits were fiber diameter (FD), its standard deviation (SD), and percentage of medulation (PM). A reference population of 431 animals was genotyped using an alpaca chip with 76,508 SNPs. The BLUPF90 family programs were used for breeding values prediction. The accuracies of the genetic and genomic values were obtained by using the correlation coefficient between the predicted breeding values and the deregressed values of 100 randomly selected animals for each method; a total of ten replicates were carried out. On average, the increase in accuracy using genomic information for FD was $9.8 \pm 3.5\%$. While, for SD and PM, the increase was $29.8 \pm 10.8\%$ and $29.1 \pm 6.2\%$, respectively. The findings suggested that adding genomic data in prediction models could be beneficial for alpaca breeding programs.

Keywords: alpacas, Huacaya, fiber, BLUP, ss-GBLUP, accuracy, genomics

I. INTRODUCCIÓN

En las zonas altoandinas, la ganadería alpaquera es una actividad de gran importancia para la población; ya que, los camélidos sudamericanos domésticos representan el medio principal de utilización de los pastos naturales, donde la agricultura y la crianza de otras especies de animales domésticos se dificultan (Quispe *et al.*, 2009b; Machaca *et al.*, 2017). En esas zonas, la crianza de alpacas suele ser la única fuente de ingresos para miles de familias, las cuales constituyen el sector social, económico y educativo más bajo (Morante *et al.*, 2011). El principal objetivo de la crianza de alpacas es la producción de fibra, orientada al mercado nacional y mundial (Machaca *et al.*, 2017). Esta es considerada por la industria textil dentro del grupo de fibras especiales; por lo cual, las prendas, confeccionadas a partir de ella, están clasificadas como artículos de lujo (Quispe *et al.*, 2009b).

La clasificación de los vellones se basa principalmente en su finura, ya que le otorga una mejor valoración al ser comercializado. La cual está directamente relacionada con la media del diámetro de las fibras que componen el vellón (Vásquez *et al.*, 2015). La industria textil, busca actualmente más fibra fina, por lo cual se vende a mejores precios del mercado (Morante *et al.*, 2011). Además, se sabe que la reducción o eliminación del denominado “factor picazón”, relacionado con el grosor de la fibra y grado de medulación, potenciaría su valor económico; lo que podría lograrse disminuyendo el porcentaje de medulación mediante la selección de reproductores. Incluso, el porcentaje de medulación ha demostrado ser un buen criterio de selección, que, junto al diámetro de fibra, podría formar un índice capaz de reducir el factor de picazón (Cruz *et al.*, 2019). Por consiguiente, el diámetro de fibra y el porcentaje de medulación serían caracteres muy importantes en el mejoramiento productivo de las alpacas.

Por lo indicado, existe gran interés en la cadena productiva por mejorar la calidad de la fibra. Sin embargo, la mayoría de los criadores no sabe cómo, o no tienen acceso a una genética superior que les permita mejorar la calidad de fibra de sus rebaños (Morante *et al.*, 2011). En el Perú, los sistemas de crianza de alpaca son mayormente comunitarios y ejercidos por

productores de escasos recursos. Igualmente, los sistemas de manejo son tradicionales con limitaciones para adoptar tecnologías que generen mejoras en la productividad. Estos sistemas comunitarios de cría tradicional producen vellones de bajo peso y mala calidad, la mayoría son canosos, pintados y canosos-pintados; y en muchos de ellos se encuentra gran heterogeneidad en su estructura (Quispe *et al.*, 2009b).

La selección en crianza tradicional se basa en calificar a los animales en función de sus características físicas observadas -fenotipo- (Portillo y Aranguren-Mendez, 2011; Basavarajaiah, 2017); la cual resulta muchas veces inexacta e imprecisa, debido a que la mayoría de las características, de importancia económica en producción animal, son difíciles de evaluar por ser de naturaleza compleja, por ser controladas por varios pares de genes -poligénicas-, y por su interacción con el entorno -ambiente-. Además, la mayor parte de ellas se manifiesta cuando el animal alcanza la madurez, lo que retrasa la verificación de los resultados de la crianza (Portillo y Aranguren-Mendez, 2011; Ángel-Marín *et al.*, 2013; Basavarajaiah, 2017). Por lo indicado, ni siquiera las mejores evaluaciones fenotípicas pueden asegurar que la selección sea asertiva y segregue individuos con fenotipos deseables (Basavarajaiah, 2017), a menos que la heredabilidad fuera muy alta.

Hasta hace poco los programas de mejora se han estado apoyando en la selección de los animales en base a sus valores genéticos, tanto para el diámetro de fibra como para medulación, estimados en base a información propia (Gutiérrez *et al.*, 2009; Cruz *et al.*, 2019). Inicialmente, la selección por caracteres cuantitativos económicamente importantes se llevó a cabo basándose en el fenotipo, con poco conocimiento de la naturaleza genética de estos caracteres. Tiempo después, la identificación de las regiones cromosómicas, que albergan loci de caracteres cuantitativos (QTL), abrió la puerta al uso de la genética molecular (Dekkers y Hospital, 2002).

Los avances en la genética molecular permitieron la introducción de marcadores moleculares basados en el ADN, que se emplean como herramientas versátiles y se han posicionado en diversos campos. El descubrimiento de la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) dio lugar a una nueva clase de marcadores de perfiles de ADN, incluidos los polimorfismos de nucleótido simple -PNS- (Teneva, 2009). La información molecular elimina, en parte, algunas de las limitaciones de la selección sobre el fenotipo, al permitir la selección a nivel de genotipo (ADN). Dado que el ADN puede obtenerse a cualquier edad y de ambos sexos,

hace posible una selección más precisa y/o más rápida y/o más barata (Dekkers y Hospital, 2002).

Como consecuencia de las nuevas herramientas técnicas de biología molecular, hoy es posible la identificación y caracterización de genes asociados a características de interés, llegando a conocer el genotipo para predecir la producción futura y seleccionar animales en base a este (Portillo y Aranguren-Mendez, 2011). Con el fortalecimiento de la matriz de pedigrí y el uso de medidas repetidas -repetibilidad-, la precisión de los valores genéticos se puede incrementar. Es así que, en alpacas se ha demostrado que la segunda evaluación de fibra, aproximadamente a los dos años de edad, está mejor relacionada con el verdadero potencial genético de cada animal (Cruz *et al.*, 2020).

La genómica se enfoca en la caracterización molecular de genomas completos (Cañón, 2006); de este modo supone que todos los marcadores podrían estar vinculados a un gen que afecta al carácter, y se concentra en la estimación de su efecto (Meuwissen *et al.*, 2016). Por lo cual, es posible identificar el efecto de los genes que afectan los caracteres de importancia, utilizando miles de marcadores de ADN de todo el genoma, asociándolos a los genes que afectan al carácter (Spelman *et al.*, 2013). Así, se han llevado a cabo múltiples trabajos con el fin de localizar regiones cromosómicas que pueden afectar los caracteres de mayor interés económico en la producción animal (Cañón, 2006).

Además, con similar cantidad de gasto, la incorporación de información genómica ofrece atributos adicionales frente a las evaluaciones genéticas convencionales; como es el incremento de la intensidad de selección debido al mayor número de animales en prueba; y, el conocer su potencial genético de manera temprana. Además, facilita seleccionar, con mayor precisión, características de baja heredabilidad; como es el caso de los caracteres funcionales que, en un sistema de selección convencional, presentarían bajos progresos genéticos (Portillo y Aranguren-Mendez, 2011; Ángel-Marín *et al.*, 2013).

En programas de cría de ganado lechero, la selección genómica, ha mejorado el número de animales jóvenes en los rebaños, y el uso de machos y hembras jóvenes genéticamente superiores en la reproducción; generando además un intervalo generacional más corto, y permitiendo una mayor intensidad de selección; ya que, los criadores pueden seleccionar de un grupo mayor de animales (Scheffers y Weigel, 2012).

En conclusión, la selección de las alpacas incluyendo información genómica podría acelerar el progreso genético, mejorando la precisión en la elección de animales por su valor genético.

Lo cual, presentaría la posibilidad de incentivar y consolidar la cadena productiva de la alpaca; que conllevaría además a generar mayores ingresos económicos para los criadores (Gutiérrez, 2008; Cruz *et al.*, 2019). Por lo cual, el presente trabajo, tiene como objetivo general evaluar la aplicación de la información genómica en la estimación de la precisión del mérito genético en caracteres de fibra de alpacas Huacaya (*Vicugna pacos*), y como objetivos específicos:

- Estimar la precisión del mérito genético para el diámetro de fibra, desviación estándar del diámetro de fibra y porcentaje de medulación, mediante el método de predicción *Best Linear Unbiased Prediction* (BLUP).
- Estimar la precisión del mérito genómico para el diámetro de fibra, desviación estándar del diámetro de fibra y porcentaje de medulación, mediante el método de predicción *Single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction* (ss-GBLUP).
- Estimar el incremento en la precisión de la predicción, utilizando la información genómica, en el diámetro de fibra, desviación estándar del diámetro de fibra y porcentaje de medulación.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 La alpaca

La alpaca (*Vicugna pacos*) es un camélido sudamericano doméstico adaptado a las condiciones climáticas de las zonas altoandinas de Perú, Bolivia, Argentina y Chile (Quispe *et al.*, 2009b; Mateo *et al.*, 2010; Mendoza *et al.*, 2019). Es un animal de cuerpo delgado que no daña el pasto ni ocasiona erosión al suelo debido a que presenta almohadillas plantares, característica por la cual se le asigna la condición de animal ecológico (Mateo *et al.*, 2010).

Es integrante de las familias de los camélidos (Wang *et al.*, 2003). Estudios del origen y la clasificación de la llama y la alpaca, mediante el análisis de marcadores y el análisis combinado de la variación cromosómica y molecular, han reforzado la hipótesis de que la alpaca desciende principalmente de la vicuña (*V. vicugna*) (Kadwell *et al.*, 2001; Gentry *et al.*, 2004; Marín *et al.*, 2007). Sin embargo, según el estudio de Barreta *et al.* (2013), el origen de la alpaca sigue siendo incierto, ya que encontraron un número considerable de alpacas en el clado guanaco basado en regiones de ADN mitocondrial. Existen dos posibles hipótesis para el origen de la alpaca: un origen mixto, o un alto nivel de hibridación que se produjo en algún momento en el pasado. Barreta *et al.* (2013); sugieren que los niveles altos de hibridación en alpacas podrían ser el resultado de cruces controlados, durante o después de su domesticación, con preferencia por cruces entre vicuñas machos y guanacos hembras.

Se asume que la especialización de la alpaca para la producción de fibra deriva de un proceso de selección, practicado desde épocas precolombinas (Wang *et al.*, 2003), habiéndose iniciado su domesticación hace 6,000-7,000 años en los Andes peruanos (Gentry *et al.*, 2004). Existe la alpaca Huacaya y la Suri. La Huacaya produce vellones ondulados y densos, lo cual le concede al animal una apariencia más voluminosa. Mientras que la Suri produce vellones no ondulados, resbaladizos y rectos, con fibras de gran longitud que caen en forma de rizos, lo cual le confiere una apariencia angulosa (Wang *et al.*, 2003; Quispe *et al.*, 2009b).

2.2 La alpaca en el Perú

La población de alpacas en el Perú se encuentra en alrededor de 3.7 millones, según el IV Censo Nacional Agropecuario 2012; siendo Puno la región con mayor población, seguida por Cusco y Arequipa. La población de Huacaya es de 2.9 millones y la de Suri de 440,000, mientras que el grupo de indefinidas es de 265,000 animales (Mateo *et al.*, 2010; INEI, 2012). El Perú posee aproximadamente un 90 por ciento de la población mundial de alpacas (Mateo *et al.*, 2010).

Las alpacas se suelen criar en pastizales nativos en zonas que se encuentran por encima de los 3,800 metros sobre el nivel del mar (Mateo *et al.*, 2010). Los sistemas de manejo de la alpaca son tradicionales. Su crianza es, mayormente, comunitaria y de sistema extensivo, la cual se basa en la explotación de campos de pastoreo y rebaños mixtos, que pueden estar formados además por llamas, vacunos y ovinos (Quispe *et al.*, 2009b; Mateo *et al.*, 2010). En zonas superiores a los 4,000 m.s.n.m., la actividad pecuaria se convierte en la principal actividad vinculada a la producción animal (Mateo *et al.*, 2010).

Las alpacas son económicamente importantes en el Perú como especie de producción de fibra y carne que beneficia a pequeños productores. Tienen un significativo valor cultural debido a su importancia histórica ligada a la identidad ancestral peruana, y a características únicas provenientes de su adaptación a las zonas altoandinas (Mendoza *et al.*, 2019).

En el país, los sistemas de gestión, orientados a mejorar la productividad de los rebaños de alpacas, aún no se han adoptado extensamente (Quispe *et al.*, 2009b). Actualmente, el objetivo principal de la cría de alpaca sigue siendo la producción de fibra fina (Cruz *et al.*, 2017). Las investigaciones actuales se encaminan a la aplicación de tecnologías de mejoramiento genético que favorecerían las características deseadas de la fibra (Mendoza *et al.*, 2019).

2.3 Fibra de alpaca

Con fines de comercialización, en el Perú las fibras de alpaca se clasifican según la Norma Técnica Peruana Nro 231.301, establecida en el año 2014. Esta clasificación se realiza en base a su finura y longitud promedio mínima, y se divide en seis calidades (Tabla 1). Se estima que el 20% de la producción deriva de Alpaca Huarizo, 46% de Alpaca Medium Fleece, 22% de Alpaca Fleece y 12% de Alpaca Baby (De los Ríos, 2006).

Tabla 1: Clasificación de la fibra de alpaca

Calidad	Finura	Longitud promedio mínima de la fibra
Alpaca SuperBaby	$\leq 20 \mu\text{m}$	65 mm
Alpaca Baby	20.1 – 23 μm	65 mm
Alpaca Fleece	23.1 – 26.5 μm	70 mm
Alpaca Medium Fleece	26.6 – 29 μm	70 mm
Alpaca Huarizo	29.1 – 31.5 μm	70 mm
Alpaca Gruesa	$> 31.5 \mu\text{m}$	70 mm
Alpaca Corta	fibras cortas	20 – 50 mm

FUENTE: Adaptado de INDECOPI, 2014.

La fibra de alpaca es considerada por la industria textil dentro del grupo de fibras especiales; por lo cual, las prendas confeccionadas a partir de ella están clasificadas como artículos de lujo (Wang *et al.*, 2003). Como todas las fibras especiales, las de alpaca son flexibles y suaves al tacto, de bajo afieltramiento y poco alergénicas. Incluso, comparten características de suavidad con las fibras de vicuña. Presentan alta resistencia a la tracción y su capacidad de absorber la humedad ambiental es baja (Quispe *et al.*, 2009b). Asimismo, la industria textil busca comprar fibras más finas, y paga mejores precios por las categorías más altas (Morante *et al.*, 2011). Para esta, el valor agregado se obtiene de la calidad de la fibra, medida por la finura y la baja variabilidad de su diámetro (Cruz *et al.*, 2017).

Debido a que contiene “bolsillos” microscópicos de aire en la médula, la fibra de alpaca permite conservar la temperatura corporal, lo que posibilita que las prendas, confeccionadas con esta, se puedan usar en varios tipos de clima (Quispe *et al.*, 2009b). Además, es buscada por su calidez (aislamiento térmico), sin aumentar el peso de los artículos, y su rango de colores naturales (Wang *et al.*, 2003). En comparación con los de ovinos, los rendimientos en limpio de los vellones de alpaca son altos (87% a 95%). Se puede encontrar al menos 23 tonalidades de colores naturales de fibra que usa la industria textil; entre las cuales, la de color blanco, es demandada por su facilidad para teñirse (Quispe *et al.*, 2009b).

La finura de la fibra está directamente relacionada con la media del diámetro de fibra (Vásquez *et al.*, 2015), la cual varía, en la alpaca, entre 18 a 36 μm . Sin embargo, la fibra de alpaca presenta algunas limitaciones en el mercado debido a su alta incidencia de medulación

y variabilidad del diámetro, que reducen la sensación de confort en el uso de las prendas. La sensación de confort podría aumentarse disminuyendo el porcentaje de medulación mediante la selección de animales (Cruz *et al.*, 2019).

La médula es de estructura porosa y está compuesta por varias capas de células cúbicas (Mucha y Janeczek, 2018). La medulación de la fibra se muestra como un espacio poroso vacío, que puede almacenar aire y agua. La frecuencia de las fibras meduladas depende de la relación de folículos primarios y secundarios, aunque también influye la maduración folicular, la cual se relaciona directamente con la edad del animal (Cruz *et al.*, 2019).

Cruz *et al.* (2019); identificaron el porcentaje de medulación como un buen criterio de selección, que, junto al diámetro de fibra, podrían formar un índice cuya aplicación en selección podría reducir el factor de picazón. Asimismo, la variabilidad de finura de la fibra, evaluada por su desviación estándar, aborda la desuniformidad de la muestra y es de interés de la industria textil (Cruz *et al.*, 2017); ya que, para una calidad óptima, el diámetro de la fibra debe ir acompañado de uniformidad, la cual se expresa por valores bajos de desviación estándar (Cruz *et al.*, 2019).

La calidad de la fibra depende, también, de otras características complementarias como: el coeficiente de variación del diámetro de la fibra, el índice de curvatura y la finura al hilado (Vásquez *et al.*, 2015), y algunas directamente ligadas a la propia fibra, como son la densidad folicular y la longitud de la fibra (Gutiérrez *et al.*, 2011). A partir del componente genético, las diferencias entre las características de la fibra en la alpaca se pueden deber a diversos factores, como; por ejemplo, el nivel de alimentación, sexo y de la edad del animal (Quispe *et al.*, 2009b).

2.4 Casos de mejora genética en alpacas en el Perú

En el Perú, se han dado diversas iniciativas para el mejoramiento genético en alpacas. Estas incluyen desde planes a nivel predial, hasta programas de gran escala a nivel nacional. Las metodologías propuestas también comprenden distintas posibilidades, desde la selección basada en la inspección visual de los animales hasta el uso del método BLUP, incluido el empleo de tecnologías reproductivas (Quispe *et al.*, 2012).

En la Región de Huancavelica, se analizaron varias características de la fibra de alpaca Huacaya de color blanco para plantear un esquema de mejora genética, y así estimar la respuesta a la selección bajo distintos escenarios. Se estimó que, en términos económicos, el

progreso genético anual usando un índice combinado estuvo entre \$0.83 y \$1.14 (Quispe *et al.*, 2009a).

Gutiérrez *et al.* (2011), utilizando datos de la Granja Experimental Pacamarca, estudiaron la relación genética entre el diámetro de la fibra a la edad de destete (6 meses), y la evolución del diámetro de la fibra durante la vida útil de los animales. Los resultados evidenciaron que podría existir variación genética sustancial en su expresión en el tiempo, así como en su variabilidad y crecimiento lineal. Se concluyó que un programa de selección podría ser acertado para reducir el engrosamiento del diámetro de la fibra, durante la vida útil de los animales.

En el Centro Experimental de Camélidos Sudamericanos Lachocc, de la Universidad Nacional de Huancavelica, se determinó que el peso de vellón sucio se puede usar como criterio de selección en un programa de mejoramiento genético orientado a la producción de fibra, ya que presenta una alta interrelación con el diámetro de fibra (Cordero *et al.*, 2011).

Asimismo, se han dado varias iniciativas para el mejoramiento genético de alpacas en el Perú. En la sierra central, el trabajo organizado de la SAIS Pachacutec, a través de un plan de mejora de alpacas y llamas diferenciando colores y fenotipos; asimismo, el plan de mejora genética de alpacas de la SAIS Túpac Amaru. En Puno, la Rural Alianza realiza la producción de machos aplicando sistema estratificado. Además, en el Fundo Pacamarca de Inca Tops S.A y el Fundo Mallkini del Grupo Michell, se utilizan tecnologías genéticas y reproductivas de punta para lograr el mejoramiento de sus alpacas (Quispe *et al.*, 2012).

Vásquez *et al.* (2015), analizando cinco características tecnológicas de la fibra de alpaca Huacaya color blanco, en una comunidad de la zona altoandina de Apurímac, concluyeron que, en esa zona del país, existen alpacas con buen potencial en calidad de fibra. Además, en 2017, se concluyó que alpacas de cinco comunidades del distrito de Cotaruse producen una buena calidad de fibra, y tienen un gran potencial de variabilidad para su mejoramiento genético, independientemente del color del vellón (Machaca *et al.*, 2017).

Un estudio realizado en la Granja Experimental Pacamarca, estimó los parámetros genéticos relativos a los caracteres de medulación, así como las correlaciones genéticas con otros caracteres económicos importantes, para poder reducir o eliminar la medulación de la fibra de alpaca. En dicho trabajo se identificó al porcentaje de medulación como un buen criterio de selección (Cruz *et al.*, 2019).

Una investigación en alpacas Huacaya blancas concluyó que, si se reduce la cantidad de fibras meduladas por selección, se puede disminuir el diámetro individual de la fibra (Pinares *et al.*, 2019). Asimismo, en el Centro de Genética Pacamarca, se analizaron registros del diámetro de fibra de alpacas Huacaya y su desviación estándar. Se concluyó que, durante ese período de tiempo, se obtuvo una respuesta de selección altamente favorable para la calidad de la fibra en la alpaca Huacaya, usando modelos de repetibilidad (Cruz *et al.*, 2020).

2.5 Polimorfismos de nucleótido simple

Los polimorfismos de nucleótido simple (PNS) son sustituciones de un nucleótido por otro en una posición específica dentro de un fragmento de ADN, que son variables a través de los genomas en estudio (Leaché & Oaks, 2017; Ponce de León y Gutiérrez, 2020). Cuentan, habitualmente, con una alternativa de dos posibles nucleótidos en el ADN entre los individuos (Vignal *et al.*, 2002; Brooks, 2003).

Para que dicha forma de variación del genoma se considere un PNS, debe cumplir el requisito de que el alelo menos frecuente tenga una frecuencia igual o superior al 1 por ciento en la población (Brookes, 1999; Vignal *et al.*, 2002; Brooks, 2003). Los PNS son binarios y tienen una baja tasa de mutación recurrente (Sachidanandam *et al.*, 2001). Además, presentan gran abundancia y distribución en todo el genoma, por lo que representan una valiosa fuente de variación genética para diversos estudios (Leaché y Oaks, 2017).

Se ha descubierto gran cantidad de PNS, en ganado bovino y otras especies animales de producción, gracias a la secuenciación de ADN y empleo de las tecnologías genómicas de alto rendimiento (Scheffers y Weigel, 2012). Incluso, se pueden analizar simultáneamente miles de PNS en una sola reacción para cada animal, debido a los avances en la automatización de su método de detección. Pudiéndose así, identificar los genotipos de PNS para cada animal en una muestra, cubriendo más del 95 por ciento de su genoma (Ponce de León y Gutiérrez, 2020).

2.6 Selección genómica

La genómica en su definición más amplia es el estudio de la estructura y función de los genomas de los organismos (Chappell *et al.*, 2020). Es una disciplina de la biología molecular, que incluye estudios de genoma completo, transcriptoma, epigenética y genómica funcional (Kaur, 2013). Con el paso del tiempo, ha permitido el uso de marcadores de ADN y el desarrollo de la selección genómica (Van Eenennaam *et al.*, 2014).

La selección genómica es una herramienta útil para acelerar el progreso genético e impulsar resultados económicos en la cadena de valor, que complementa la evaluación genética cuantitativa. Es el producto de la unión de nuevas tecnologías, como la genética molecular y la bioinformática, en trabajo conjunto con los sistemas de evaluaciones genéticas, las cuales utilizan la bioestadística y la genética cuantitativa. La selección genómica se ha venido empleando e implementando cada vez más (Ángel-Marín *et al.*, 2013).

Goddard y Hayes (2007) definen la selección genómica como una forma de selección asistida, que utiliza marcadores genéticos que cubren todo el genoma; de modo que, todos los QTL están en desequilibrio de ligamiento (LD- *Linkage Disequilibrium*), con al menos un marcador. Silva *et al.* (2014), la definen como el uso de valores genómicos en programas de selección. La estimación del mérito genómico es la suma de los efectos de los marcadores de ADN densos en todo el genoma, capturando todos los QTL que contribuyen a la variación de un carácter.

Se puede decir que el “apogeo” de la selección genómica comenzó con dos novedades: La primera fue la secuenciación del genoma bovino (Tellam *et al.*, 2009), que condujo al descubrimiento de muchos miles de marcadores (PNS). Paralelamente a esto, se produjo una drástica reducción del costo de la genotipificación. La segunda novedad fue la investigación de Meuwissen *et al.* (2001), quienes demostraron que era posible tomar decisiones de selección muy precisas, cuando los valores de cría se predecían a partir de datos de marcadores densos únicamente, utilizando la selección genómica (Hayes *et al.*, 2009a).

La selección genómica asume que todos los marcadores pueden estar vinculados a un gen que afecta el carácter, y se concentra en estimar su efecto, en lugar de probar su importancia. Por lo que, los efectos de todos estos marcadores se estiman simultáneamente, sin ninguna prueba de significación. A diferencia de la selección tradicional asistida por marcadores (MAS), donde se utiliza una pequeña cantidad de marcadores significativos, y el resto se considera con efecto nulo (Meuwissen *et al.*, 2016).

Para calcular el valor genómico, primero se deduce una ecuación de predicción basada en los PNS. Todo el genoma se divide en pequeños segmentos, cuyos efectos se estiman en la primera población genotipada, la llamada población de referencia, en la cual los animales son tanto fenotipados como genotipados (Hayes *et al.*, 2009a; González *et al.*, 2010). De esta manera, se capturan los efectos de todos los loci que contribuyen a la variación genética, incluso si son muy pequeños (Hayes *et al.*, 2009a).

En generaciones posteriores, los animales pueden ser genotipados para que los marcadores determinen qué segmentos de cromosomas llevan, y los efectos estimados de estos pueden entonces sumarse a todo el genoma para predecir el valor genómico (Hayes *et al.*, 2009a). La fiabilidad de esta valoración depende de factores como la heredabilidad del carácter, el número de PNS utilizados para la predicción, el tamaño de la población de referencia, y la metodología utilizada para estimar sus efectos (Charfeddine, 2011).

2.7 El genoma de la alpaca

El genoma se suele definir como el conjunto completo de instrucciones genéticas de un organismo (Chappell *et al.*, 2020). A menudo se le considera como el depósito de información de un organismo, cuya transmisión a través de generaciones, confiere el medio principal para la herencia de las características del organismo. Cada genoma contiene toda la información necesaria para construir y mantener ese organismo (Goldman y Landweber, 2016). Los biólogos usan el término “genoma” para referirse a la suma total de ADN dentro de una o varias células que componen un organismo (Archibald, 2018).

El genoma puede cambiar su carácter físico mientras mantiene la información necesaria codificada dentro de él, y que ciertos factores no genómicos pueden alterar la forma en que la información dentro del genoma se traduce en funciones moleculares y fenotipos. Lo que sugiere que podría definirse, más ampliamente, como una “entidad informativa”, que a menudo se manifiesta como ADN, y que codifica un amplio conjunto de posibilidades funcionales que, junto con otras fuentes de información, producen y mantienen el organismo (Goldman y Landweber, 2016). El tamaño y la estructura de los genomas varía significativamente según el tipo de organismo en el que residen (Archibald, 2018).

Los estudios citogenéticos en camélidos se remontan a finales de la década de los años de 1960 (Taylor *et al.*, 1968). Se definió el número diploide correcto ($2n = 74$) para todas las especies y una morfología cromosómica muy similar (Richardson *et al.*, 2019). El cariotipo de la alpaca está conformado por 37 pares de cromosomas: 36 autosómicos y 1 sexual (Taylor *et al.*, 1968; Richardson *et al.*, 2019; Mendoza *et al.* 2020). Además, se estima que el tamaño del genoma de alpaca es de aproximadamente 2.1×10^9 pb (Ponce de León y Gutiérrez, 2020). En general, en camélidos, la citogenética y el mapeo físico de los cromosomas avanzan muy por detrás con relación a lo logrado en otras especies domesticadas; por lo que, el análisis del genoma de la alpaca ha progresado lentamente (Avila *et al.*, 2014a; Avila *et al.*, 2014b).

Con respecto a los estudios de genómica en alpacas, se ha evaluado la distancia genética entre las alpacas Suri y Huacaya mediante el uso de un panel de 13 microsatélites (La Manna *et al.*, 2011). Además, se han presentado secuencias de alta calidad del genoma del camello bactriano (*Camelus bactrianus*), el dromedario (*Camelus dromedarius*) y la alpaca (*Vicugna pacos*), lo cual ha avanzado la comprensión de la evolución de los camélidos (Wu *et al.*, 2014). Asimismo, se han propuesto los cariotipos, en base a los patrones de diferenciación longitudinal de los cromosomas de alpacas y llamas (Ramos, 2014).

Se han utilizado los marcadores microsatélites para diversas evaluaciones. Yalta *et al.* (2014) determinaron la variabilidad genética y evaluaron la utilidad de microsatélites (STR) en la determinación de paternidad en alpacas blancas Huacaya. Mientras que, Paredes *et al.* (2013) analizaron la asociación del diámetro de fibra con los marcadores microsatélites.

Avila *et al.* (2014b) desarrollaron el primer mapa citogenético para el genoma de alpaca al aislar e identificar 151 clones del cromosoma artificial bacteriano de alpaca, correspondientes a 44 genes específicos. Esta colección de marcadores, mapeados citogenéticamente, representó una nueva herramienta para la citogenética clínica de los camélidos, y tuvo aplicaciones para la mejora del mapa del genoma y el ensamblaje de secuencias de las alpacas.

Sin embargo, el mapa necesitaba una mejora, mediante la asignación sistemática de marcadores de grupos de un híbrido emergente de radiación de genoma completo de segunda generación (RH) y andamios de secuencia a los cromosomas, para poder elaborar una plataforma común, que integre la información de varios mapas con cromosomas físicos. Por lo que, se desarrolló el primer mapa citogenético integrado del genoma completo de alpaca usando hibridación *in situ* por fluorescencia (FISH, por sus siglas en inglés “*Fluorescence In Situ Hybridization*”) y clones de la biblioteca BAC-CHORI-246 (*Bacterial Artificial Chromosome*), conformado por 230 marcadores ordenados linealmente. Lo más destacable fue que se logró facilitar la mejora del ensamblaje de la secuencia, y el descubrimiento de genes de importancia biológica (Avila *et al.*, 2014a).

Además de realizar la identificación y caracterización de marcadores genéticos microsatélites y PNS (Delgado de la Flor, 2014; Foppiano, 2016), se ha desarrollado un mapa físico de PNS utilizando un panel celular híbrido irradiado alpaca/hámster y una micromatriz de genotipado de alta densidad de bovino (Mamani, 2018).

Para la aplicación de la selección genómica en alpacas se necesita identificar y mapear los PNS en el genoma y asociarlos con genes que controlan los caracteres económicos productivos; ya que, la utilización de asociaciones de genotipo-fenotipo, basadas en tales marcadores, representa la mejor opción disponible en la actualidad. Además, el mapeo de genes candidatos, asociados a características de la fibra o el color, ayudará a conocer la estructura del genoma de la alpaca; y a seleccionar marcadores apropiados, en todo el genoma, para la creación de microarreglos o micromatrices de marcadores moleculares (Mendoza *et al.*, 2019).

Mendoza *et al.* (2019) localizaron genes candidatos de alpaca para el crecimiento y el color de las fibras mediante FISH, logrando el mapeo de los genes candidatos asociando al crecimiento de la fibra *COL1A1*, *CTNNB1*, *DAB2IP*, *KRT15*, *KRTAP13-1* y *TNFSF12* en los cromosomas 16, 17, 4, 16, 1 y 16, respectivamente; así como el mapeo de los genes candidatos para el color de fibra *ALX3*, *NCOA6*, *SOX9*, *ZIC1* y *ZIC5* a los cromosomas 9, 19, 16, 1 y 14, respectivamente. Asimismo, se ha verificado la genealogía en alpacas Huacaya, utilizando marcadores microsatélites (Morón *et al.*, 2020).

Richardson *et al.* (2019) elaboraron un nuevo ensamblaje VicPac3.1 de referencia mejorado a nivel cromosómico para el genoma de la alpaca. El cual abarcó el 90% del genoma de la alpaca en solo 103 andamios y el 76% de todos los andamios están mapeados en los 36 pares de autosomas de alpaca y el cromosoma X. Asimismo, Mendoza *et al.* (2020) presentaron el mapeo citogenético de 35 nuevos marcadores a 19 autosomas de alpaca y el cromosoma X. Donde, 28 marcadores representan PNS de alpaca, y 7 corresponden a genes candidatos para las características de la fibra (*BMP4*, *COL1A2*, *GLI1*, *SFRP4*), color del pelaje (*TYR*) y desarrollo (*CHD7*, *PAX7*). Dicho trabajo aporta a la mejora en el genoma de referencia de la alpaca, llevando el recuento total a 281 marcadores mapeados por FISH en esta especie.

Calderon *et al.* (2021) desarrollaron una micromatriz de PNS de alpaca, para la cual utilizaron diez genomas de alpaca y el genoma de referencia VicPac3.1 para las alineaciones de lectura. Se descubrieron 76.508 PNS incluidos en la micromatriz, cubriendo el 90,5% de la longitud del genoma.

2.8 BLUP

Henderson (1949) desarrolló una metodología denominada BLUP, por sus siglas en inglés *Best Linear Unbiased Prediction* (El mejor predictor lineal insesgado), mediante la cual se pueden estimar simultáneamente los efectos fijos y los valores genéticos. Las propiedades de la metodología son similares a las de un índice de selección, la cual se reduce a índices de selección cuando no se necesitan ajustes por factores ambientales (Mrode, 2014).

Sin embargo, posee dos diferencias con respecto a la metodología de un índice de selección: a) posee la propiedad de insesgado, que se logra utilizando los estimadores de los efectos fijos como lo que son, estimadores de los efectos fijos, lo que obliga al método a resolver conjuntamente los efectos fijos y los aleatorios de manera que unos sean tenidos en cuenta al resolver los otros y b) utiliza toda la información de parentesco disponible para cada animal (Gutiérrez, 2010).

Las propiedades de BLUP están más o menos incorporadas en su nombre:

- Mejor (*Best*): significa que maximiza la correlación entre el valor de cría verdadero (u) y el predicho (\hat{u}) o minimiza la varianza del error de predicción (VEP) (Gutiérrez, 2010; Mrode, 2014).
- Lineal (*Linear*): los predictores son funciones lineales de observaciones. Es decir, debe poder obtenerse como combinación lineal de los datos (Gutiérrez, 2010; Mrode, 2014).
- Insesgado (*Unbiased*): la estimación de los valores realizados para una variable aleatoria, como los valores de cría, y de las funciones estimables de los efectos fijos, es insesgada. Es decir, el valor esperado del predictor debe coincidir con el valor esperado de lo que se desea de predecir (Gutiérrez, 2010; Mrode, 2014).
- Predicción (*Prediction*): implica la predicción del verdadero valor de cría (Mrode, 2014).

Las ecuaciones del modelo mixto o MME (*Mixed Model Equations*), presentadas por Henderson en 1950, son utilizadas en la actualidad como sinónimo del BLUP. Por lo que, las ecuaciones simplificadas del BLUP son las siguientes:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Donde X y Z son las matrices de incidencia o matrices diseño de los efectos fijos y aleatorios, y es el vector de datos que contiene simplemente las observaciones, A la matriz numerador de relaciones aditivas, α es el cociente de la varianza residual y la genética aditiva, b es el vector de efectos fijos, y u es el vector de efectos aleatorios (Gutiérrez, 2010; Mrode, 2014).

En la metodología BLUP, las valoraciones genéticas se realizan utilizando información de relaciones familiares y fenotípicas, que se basa en el pedigrí de los animales (Clark y van der Werf, 2013; Meuwissen *et al.*, 2016). La matriz numerador de relaciones aditivas (A) es la que contiene la aportación de los parentescos entre individuos a las valoraciones genéticas (Gutiérrez, 2010).

El BLUP se ha convertido en un método de uso generalizado en la evaluación genética de animales domésticos debido a sus propiedades estadísticas deseables. Su aplicación se ha dado en modelos simples, como el modelo de padre, en sus primeros años, a modelos más complejos como los modelos de regresión animal, materno, multivariante y aleatorio con el paso del tiempo (Mrode, 2014).

2.9 ss-GBLUP

El GBLUP es una extensión del BLUP tradicional, en la cual las relaciones de pedigrí son reemplazadas por relaciones genómicas para estimar el mérito genético de un individuo (Clark y van der Werf, 2013; Meuwissen *et al.*, 2016). Para esto, la matriz de relación genómica es estimada a partir de la información de marcadores de ADN. Esta define la covarianza entre los individuos a base de su similitud analizada a nivel genómico (Reverter y Fortes, 2013).

Genotipar un individuo es un proceso costoso que requiere la disponibilidad de una muestra biológica. Por lo cual, en la mayoría de las poblaciones, normalmente, se han genotipado los animales más recientes o los más representativos. El proceso de evaluación genómica de pasos múltiples implica, en primer lugar, realizar una evaluación genética regular basada en el pedigrí, para luego utilizar un modelo de evaluación genómica. Además, en dicho proceso, la información de un pariente cercano se ignora, cuando este tiene fenotipo, pero no genotipo (Legarra *et al.*, 2014b). Patry y Ducrocq (2011) señalan que cuando los fenotipos se obtienen de un esquema que ha utilizado la selección genómica, la evaluación basada en el pedigrí se vuelve sesgada y ya no es apropiada. Por lo que, una evaluación genómica de un solo paso que combina información basada en pedigrí con datos genómicos, y que incluya toda la

información en la que se ha basado la selección, podría aumentar el nivel de precisión de las evaluaciones.

Legarra *et al.* (2009), intentaron crear una matriz que combine información complementaria del pedigrí y de marcadores moleculares. Mientras que, Christensen y Lund (2010), trataron de extender el modelo lineal mixto para la predicción genómica, cuando algunos animales no están genotipados. Así, en ambos trabajos, desarrollaron en paralelo la teoría básica del GBLUP de un solo paso (ss-GBLUP). Por lo que, derivaron una expresión simple para una matriz de relaciones genómicas extendida H y su inversa (Legarra *et al.*, 2014b), la cual combina las matrices de relación basadas en marcadores (G) y las basadas en pedigrí (A) (Gao *et al.*, 2019a).

Llegaron a este acuerdo debido a que, en ambos casos, la suposición principal fue que la influencia de los genotipos marcadores en los individuos no genotipados se da a través de relaciones determinadas por la matriz del numerador de parentesco (A). La lógica del BLUP se mantiene, excepto que se utiliza la matriz H en lugar de la matriz del numerador de parentesco (Legarra *et al.*, 2014b). Además, cuenta con el mismo modelo, y sólo se supone que el vector g (valores de mérito genómico-GEBV) sigue una distribución normal $N(0, H\sigma_g^2)$ (Gao *et al.*, 2019a; Song *et al.*, 2019).

Una especificación completa del ss-GBLUP asume el siguiente modelo (Legarra *et al.*, 2014b):

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{W}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

$$\text{Var}(\mathbf{u}) = \mathbf{H}\sigma_u^2; \text{Var}(\mathbf{e}) = \mathbf{I}\sigma_e^2$$

con H y su inversa:

$$\text{Var} \begin{pmatrix} \mathbf{u}_1 \\ \mathbf{u}_2 \end{pmatrix} = \mathbf{H} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}_{11} - \mathbf{A}_{12}\mathbf{A}_{22}^{-1}\mathbf{A}_{21} + \mathbf{A}_{12}\mathbf{A}_{22}^{-1}\mathbf{G}\mathbf{A}_{22}^{-1}\mathbf{A}_{21} & \mathbf{A}_{12}\mathbf{A}_{22}^{-1}\mathbf{G} \\ \mathbf{G}\mathbf{A}_{22}^{-1}\mathbf{A}_{21} & \mathbf{G} \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{H}^{-1} = \mathbf{A}^{-1} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{G}^{-1} - \mathbf{A}_{22}^{-1} \end{pmatrix}$$

donde \mathbf{u} es el vector de efectos genéticos, \mathbf{y} es el fenotipo, \mathbf{X} y \mathbf{W} son matrices de incidencia, respectivamente, \mathbf{H} es la matriz de relaciones genómicas extendida, \mathbf{e} es el vector de residuos, σ_u^2 es la varianza genética aditiva, σ_e^2 es la varianza residual, \mathbf{A} es la matriz de relación del numerador, \mathbf{b} es el vector de efectos fijos, y \mathbf{G} es la matriz de relaciones genómicas basada en marcadores (Legarra *et al.*, 2009; Misztal *et al.* 2009; Christensen y Lund, 2010).

La matriz H se entiende como una modificación de las relaciones regulares de pedigrí para incluir las relaciones genómicas. Es decir, por ejemplo, dos descendientes de individuos emparentados en G estarán emparentados en H, aunque el pedigrí discrepe. En contraste con el BLUP o GBLUP, los animales genotipados sin fenotipo o descendencia no pueden ser eliminados de la matriz H (Legarra *et al.*, 2014b). De manera que, para predecir los valores de mérito genómico (GEBV- *Genomic Estimated Breeding Values*), el ss-GBLUP, integra toda la información fenotípica, de pedigrí y genómica disponible simultáneamente, tanto para individuos genotipados como no genotipados, a través de la matriz de relaciones combinada “H” (Rupp *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2019a; Song *et al.*, 2019).

A diferencia del GBLUP, que utiliza fenotipos sólo de individuos genotipados, el ss-GBLUP, también puede utilizarse para los análisis un gran número de fenotipos históricos de individuos no genotipados (Gao *et al.*, 2019a). Asimismo, mejora la confiabilidad y precisión de la predicción frente al GBLUP simple (Gao *et al.*, 2012; Carillier *et al.*, 2014; Koivula *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2019b). Evita el sesgo en la estimación del GEBV, debido a la preselección de candidatos, asimismo, permite evaluar todos los animales (con y sin genotipos) simultáneamente (Rupp *et al.*, 2016). Su aplicación en la evaluación genómica es inmediata, ya que proporciona una matriz de relaciones extendida H explícita (Legarra *et al.*, 2014b). Finalmente, es recomendado para poblaciones de referencia pequeñas; ya que, la precisión de los métodos que usan solo los fenotipos de los animales genotipados e ignoran los registros de la parte no genotipada de la población (como el GBLUP) es limitada cuando la población de referencia es pequeña (Rupp *et al.*, 2016).

2.10. Precisión de la selección genómica

La calidad de la predicción de las valoraciones genéticas generalmente se evalúa mediante criterios de precisión (Rabier *et al.*, 2016) o de fiabilidad, ya que la interpretación de la varianza del error de predicción resulta complicada (Gutiérrez, 2010). La precisión (r) de las predicciones se expresa como la correlación entre los valores genéticos predichos y

verdaderos (Gutiérrez, 2010; Mrode, 2014; Rabier *et al.*, 2016). Suele calcularse como su potencia al cuadrado, la cual se denomina fiabilidad. Entonces, la fiabilidad se conoce como la precisión al cuadrado (Gutiérrez, 2010). En las evaluaciones de ganado lechero, la precisión de las evaluaciones generalmente se suele expresar en términos de confiabilidad (Mrode, 2014).

La relación entre la varianza del error de predicción y la precisión, detallada para un individuo concreto de la población es:

$$\rho_{\hat{u}_i u_i}^2 = 1 - \frac{VEP_i}{\sigma_u^2}$$

Donde u es el vector que contiene los verdaderos valores de los efectos aleatorios, \hat{u} el vector con sus predictores y VEP es la Varianza del Error de Predicción (Gutiérrez, 2010).

2.11. Avances en selección genómica en animales de granja

En ganado vacuno lechero, se han desarrollado programas de evaluación genómica que utilizan micromatrices de alta densidad, en conjunto con información fenotípica y de pedigrí (Ángel-Marín *et al.*, 2013). La selección genómica, en un inicio, se llevó a cabo en relación con los programas de crianza de ganado Holstein, ya que es una raza que ha sido seleccionada intensivamente durante décadas, lo que ha fortalecido las asociaciones estadísticas entre los marcadores y los QTL (Bouquet y Juga, 2013).

En 2009, la fiabilidad del GEBV ya había sido evaluada en experimentos realizados en los Estados Unidos, Nueva Zelandia, Australia y los Países Bajos. En los cuales se utilizaron poblaciones de referencia de toros Holstein-Friesian probados en progenie, con un genotipo de aproximadamente 50,000 marcadores de todo el genoma (Hayes *et al.*, 2009a). Las primeras evaluaciones genómicas fueron publicadas oficialmente para algunas poblaciones de Holstein en dicho año (Bouquet y Juga, 2013).

El uso de paneles de PNS de alta densidad representó una opción favorable para la precisión del GEBV; sin embargo, los análisis preliminares de estas micromatrices, junto al modelo de evaluación GBLUP, solo generaron ganancias marginales. A pesar de ello, la selección genómica se incorporó a diversos programas de crianza de razas lecheras distintas de Holstein (Bouquet y Juga, 2013).

Aproximadamente 2 millones de vacunos lecheros han sido genotipados para predicción genómica en todo el mundo (Meuwissen *et al.*, 2016). Implementar la selección genómica en el ganado lechero ha aumentado la ganancia genética (García-Ruiz *et al.*, 2016; Meuwissen *et al.*, 2016), e incrementa la precisión de la predicción genética. Las mejores precisiones son resultado de grandes poblaciones de referencia; y de que muchos de los animales que las componen son toros probados por progenie, empleando datos fenotípicos altamente precisos por el rendimiento promedio de sus hijas (Meuwissen *et al.*, 2016).

Además, en ganado lechero, se han hecho investigaciones evaluando el uso de la selección genómica para mejorar la tolerancia al calor (Garner *et al.*, 2016; Nguyen *et al.*, 2016) y su impacto en la diversidad y ganancia genética (Doublet *et al.*, 2019). Así como, se han desarrollado predicciones genómicas para caracteres de bienestar en ganado Jersey, como: mastitis, metritis, placenta retenida, abomaso desplazado, cetosis, cojera y fiebre (Gonzalez-Peña *et al.*, 2020). Asimismo, se ha probado su eficiencia respecto a caracteres de producción de leche, como: producción de leche, grasas y proteínas (Lee *et al.*, 2020).

En ganado de vacunos de carne, la selección genómica se ha estado aplicando a gran escala. En Estados Unidos, más de 52,000 animales se genotiparon para la evaluación GEBV. Sin embargo, la selección genómica en ganado cárnico no se ha adoptado tan ampliamente como en ganado lechero, debido a que la precisión de las predicciones genómicas es menor. Van Eenennaam *et al.* (2014) reportaron precisiones en el rango de 0.3 a 0.7. Además, las ventajas económicas son pequeñas (Meuwissen *et al.*, 2016).

Aun así, se ha evaluado la selección genómica para reducir las emisiones de metano en la raza Angus (Hayes *et al.*, 2016). Además, se ha utilizado la micromatriz Illumina BovineHD para obtener una visión general de la magnitud de desequilibrio de ligamiento (LD) y la persistencia de la fase LD, a través de la distancia física entre marcadores PNS, para la implementación de programas de selección genómica (Cañas-Álvarez *et al.*, 2016). Además, se han evaluado diferentes estrategias para implementar un programa de selección genómica de un solo paso (Mouresan *et al.*, 2017), y se han realizado estimaciones de heredabilidad y precisión de la predicción genómica para determinar características de la calidad de la carne en ganado Nelore (Magalhães *et al.*, 2019). También, se han predicho valores genómicos de caracteres económicos, como: peso de la canal, peso vivo y área del músculo ocular; mediante la aplicación de un algoritmo de aprendizaje por conjuntos, Adaboost.RT (Liang *et al.*, 2020).

En cerdos, la selección genómica, se dirige principalmente a los caracteres cuyo registro es invasivo, los caracteres maternos que no se pueden registrar en los verracos, y el rendimiento cruzado, que no se puede registrar en los animales de raza pura (Meuwissen *et al.*, 2016). Además, se debe tener en cuenta que la estructura de producción de cerdos de múltiples razas y líneas representa un limitante para la estimación de precisiones (Knol *et al.*, 2016).

La aplicación de la selección genómica en el ganado porcino se dio a partir de: el diseño de un primer panel comercial de PNS para el genotipado de alto rendimiento (Ramos *et al.*, 2009), la secuenciación (ensamblaje y análisis) del genoma del ganado porcino (Groenen *et al.*, 2012), y la aplicación de enfoques estadísticos y metodológicos adaptados a la industria porcina (Samore y Fontanesi, 2016). La utilización de paneles de marcadores específicos de caracteres fue descrita por Otto *et al.* (2007) para la calidad de la carne y por Deeb *et al.* (2010) para la hernia escrotal (Knol *et al.*, 2016).

Nielsen *et al.* (2010) demostraron que, en cerdos Landrace, incorporar la información genómica a la evaluación BLUP, utilizando la micromatriz Illumina 6K, incrementa la confiabilidad de la estimación de los valores del mérito genético. Asimismo, se ha estudiado la estrategia de seleccionar candidatos para el genotipo con un panel de PNS de densidad reducida, para reducir los costos de rutina, la cual resultó ser prometedora para la aplicación de la selección genómica a costos factibles. (Wellmann *et al.*, 2013).

Se ha encontrado, además, que la precisión del valor genómico directo en cerdos cruzados y de raza pura, utilizando diferentes fuentes de información fenotípica, indica que la precisión de los valores de cría previstos, en los cruzados, utilizando datos genómicos y fenotípicos de raza pura, depende en gran medida de la naturaleza de los caracteres (Hidalgo *et al.*, 2015a; Hidalgo *et al.*, 2015b). Asimismo, Nirea y Meuwissen (2017) simulando esquemas de selección genómica, para mejorar la eficiencia alimentaria de cerdos cruzados, concluyeron que los caracteres de eficiencia alimentaria podrían mejorarse diseñando adecuadamente la población de referencia (Muñoz *et al.*, 2019).

La secuenciación del genoma del pollo, usando el ADN de un *Jungle Fowl* de la Universidad de California, y su posterior puesta en el dominio público en 2004, impulsó la aplicación de la genómica en la industria avícola (Fulton, 2012). Experimentos de selección multigeneracional, tanto en ponedoras como en pollos de engorde (Misztal *et al.*, 2013; Heidaritabar *et al.*, 2014; Wolc *et al.*, 2015), han permitido evaluar la capacidad de la selección genómica para generar una mayor precisión y respuesta a la selección, y su

aplicación práctica en programas de mejoramiento avícola basados en la genómica. Gracias a estos, se ha demostrado que la información genómica permite mejorar la precisión de los valores de cría estimados y generar una mayor respuesta a la selección que los métodos tradicionales (Wolc *et al.*, 2016).

En gallinas ponedoras, un experimento para probar si la selección genómica puede lograr ganancias más rápidas que la selección tradicional, realizado por Wolc *et al.* (2015), consistió en la división de la población en dos sublíneas; una sometida a selección fenotípica convencional y la otra a selección en base a predicción genómica. El experimento duró 3 años, durante los cuales se llevaron a cabo cuatro ciclos de selección genómica y dos de selección fenotípica. Esto resultó en que la línea de selección genómica superó a la de selección fenotípica en la mayoría de los dieciséis caracteres que se incluyeron en el índice utilizado para la selección (Meuwissen *et al.*, 2016). El trabajo realizado permitió, además, la optimización de la recolección de sangre y la extracción de ADN a gran escala y a bajo costo, y el desarrollo de paneles de alta densidad y calidad. En la actualidad, el uso paneles de densidad media, tanto para padres como para los candidatos a selección es posible debido a los avances en la tecnología de genotipado; asimismo, gracias a los avances en esta tecnología, es posible acumular genotipos densos en un gran número de animales, lo cual valida la eficacia de la selección genómica en poblaciones reales (Wolc *et al.*, 2016).

Zhang *et al.* (2017) estimaron los parámetros genéticos y evaluaron el desempeño de la predicción genómica completa, para 18 caracteres de crecimiento y canal, en una población de 435 de pollos. Con lo que se demostró el potencial de implementar la selección genómica en pequeñas poblaciones. Asimismo, Teng *et al.* (2019) investigaron la predicción genómica con datos de poblaciones cruzadas, mostrando que, en general, los métodos de predicción genómica superaron al BLUP convencional, tanto en capacidad predictiva, como en efecto de selección.

En la evaluación genética en pollos, se ha investigado también el desempeño de ss-GBLUP; el mismo que, arrojó mejores predicciones para la mayoría de los caracteres evaluados, funcionando mejor en el escenario de validación cruzada individual que en la validación cruzada familiar (Gao *et al.*, 2019b). Liu *et al.* (2019) desarrollaron una matriz de genotipado de 55K, utilizando marcadores PNS segregados, de razas de pollos locales típicas y líneas comerciales. La cual ofrece una amplia gama de aplicaciones potenciales, desde el

mejoramiento por selección genómica, hasta la investigación de la diversidad de diferentes razas.

Con el fin de reducir el costo de la selección genómica, Herry *et al.* (2019), evaluaron un enfoque de técnicas de genotipado, mediante la reducción y secuenciación del genoma, para secuenciar solo una fracción de este mediante el uso de enzimas de restricción. El cual resultó ser una alternativa interesante a la micromatriz de PNS de baja densidad.

En pequeños rumiantes, los estudios genómicos se realizaron por primera vez en 2009, gracias al desarrollo de la micromatriz de PNS de 50K en ovinos. En la selección genómica de pequeños rumiantes se debe considerar ciertas cuestiones específicas como: pequeños tamaños de población de referencia, evaluaciones de múltiples razas y la falta de registro de fenotipos en muchos países (Rupp *et al.*, 2016).

El uso de información sobre el genoma para la cría de ovejas y cabras fue promovido por la secuenciación de *novo* del genoma de referencia de la oveja (Jiang *et al.*, 2014), y la secuencia del genoma de la cabra (Dong *et al.*, 2013). Se han creado micromatrices de PNS de alta densidad; como, por ejemplo, el BeadChip Illumina OvineSNP50. También, una micromatriz de 52K PNS, para cabras, comercializado por Illumina (Rupp *et al.*, 2016).

En comparación con el ganado vacuno, los tamaños de la población de referencia, en pequeños rumiantes, son bastante limitados; sin embargo, el método GBLUP ha dado mayores precisiones que el BLUP basado en el pedigrí. Además, se estima que la precisión y la ganancia genética esperada pueden aumentar, si las poblaciones aumentan de tamaño. El método ss-GBLUP, de un solo paso, es el recomendado para pequeñas poblaciones de referencia (Rupp *et al.*, 2016); ya que, al utilizar un enfoque de un solo paso, la precisión de la predicción de los candidatos fue mayor, comparado al método de dos etapas (Carillier *et al.*, 2014).

La selección genómica también tiene el potencial de aumentar la resistencia en los pequeños rumiantes (Rupp *et al.*, 2016). Por ejemplo, la resistencia a enfermedades como el eccema facial (Phua *et al.*, 2014) y reducir las emisiones de metano entérico (Pickering *et al.*, 2015).

En cabras, se han propuesto evaluaciones genómicas con el fin de mejorar la confiabilidad de las predicciones genéticas (Molina *et al.*, 2018). Además, se ha evaluado el desequilibrio de ligamiento, el tamaño efectivo de la población y la distribución de la frecuencia de alelos

menores, para optimizar el manejo y la utilización de las poblaciones (Berihulay *et al.*, 2019).

En ovejas, se ha medido el grado de desequilibrio de ligamiento, el tamaño efectivo de la población y las corrientes de homocigosidad (*runs of homozygosity*), en la raza Zandi, utilizando el Illumina Ovine SNP50 BeadChip (Ghoreishifar *et al.*, 2019). Lillehammer, *et al.* (2020) compararon diferentes estrategias de implementación para la selección genómica, con el objetivo de aumentar la ganancia genética de los caracteres maternos. Granado-Tajada *et al.* (2020) evaluaron los posibles beneficios de la selección genómica para la raza Latxa. Asimismo, se intentó desarrollar una matriz de relación genética óptima para la evaluación del peso al destete mediante el ss-GBLUP de ovejas Romney (Nilforooshan, 2020).

Ponce de León y Gutiérrez (2020) explican que la capacidad de adopción y uso de la selección genómica en las industrias ganaderas depende de las limitaciones biológicas de cada especie, la estructura organizativa de la industria, la determinación del tamaño ideal de las poblaciones de referencia, el desarrollo de estrategias de genotipado, su implementación práctica en el campo y del costo de la selección genómica en comparación con la ganancia genética anual real.

III. METODOLOGÍA

3.1 Información genealógica

Para la elaboración de la genealogía se utilizó una base de registros de la población de alpacas de la Estación Experimental de Investigación Científica de Pacamarca de Inca Tops S.A., ubicado en el distrito de Llalli, provincia de Melgar, departamento Puno, con información desde el año 1992 hasta el 2020, de un total de 12,431 alpacas. La población cuenta con una consanguinidad promedio de 0.35 por ciento, y presenta 6 generaciones máximas, 3 generaciones completas y un promedio de 1.6 generaciones equivalentes. La base de registros incluye datos de arete, nombre, fecha de nacimiento, edad, especie, fenotipo, color, sexo, clase, padre, fenotipo y color del padre, madre, fenotipo y color de la madre, receptora, fenotipo y color de la receptora, grupo y estado. De esta base de registros se seleccionaron los datos de arete, padre, madre, fecha de nacimiento y sexo para formar la genealogía de la población. Se recodificaron los datos genealógicos utilizando el programa Endog v.4.8 (Gutiérrez *et al*, 2010). A partir de la nueva genealogía recodificada, se formó el archivo de pedigrí con el número total de 12,431 alpacas, donde la primera columna indica la identificación (ID) recodificada del animal, la segunda, del padre, y la tercera, de la madre (Anexo 1). El cual sería utilizado en la estimación de la heredabilidad y predicción de los valores genéticos, más adelante.

3.2 Variables de estudio

Las variables de estudio fueron el diámetro de fibra (DF), la desviación estándar del diámetro de fibra (DS) y el porcentaje de medulación (PM). La determinación del diámetro de la fibra se realizó con un equipo Optical Fibre Diameter Analyser (OFDA) 100 (Lupton y Pfeiffer, 1998). Las muestras de fibra fueron tomadas del costillar medio de un total de 6,889 animales (Tabla 2), entre los años 2001 y 2019. Los pelos se cortaron en un micrótopo a una longitud de aproximadamente 2mm, y midiéndose aproximadamente 4,000 por muestra, obteniendo

una media y desviación estándar del diámetro de fibra (μm) (IWTO-47, 2011) y el porcentaje de medulación, medido por opacidad, reportado por Pinares *et al.* (2019), por animal.

Tabla 2: Cantidad de animales y datos

	Animales	Datos		
		Diámetro de fibra	Desviación estándar del diámetro de fibra	Porcentaje de medulación
Pedigrí completo	12,431			
Animales con registros	6,889	24,169	24,169	8,386
Animales genotipados	431	2,774	2,774	1,767

Se preparó un archivo de datos de fibra eligiendo las variables y los efectos de los caracteres de fibra a analizar. Además del diámetro de fibra, desviación estándar del diámetro de fibra y porcentaje de medulación, se consideraron la edad al muestreo, edad al cuadrado, color, sexo y estado fisiológico de las hembras, año, ID recodificada del animal, e ID del genotipado (Anexo 2). Se trabajó solo con los animales Huacaya. A los datos ausentes se les asignaron el valor -9999. Asimismo, a los datos de color de vellón se le asignaron 9 niveles, a los efectos agrupados (sexo y estado fisiológico de las hembras), 3, y a los años de registro 19 niveles.

3.3 Análisis de genotipos de polimorfismos de nucleótido simple

3.3.1 Genotipos

Se utilizó la información del genotipado de 431 alpacas (Tabla 2), las cuales conformaron la población de referencia, con la micromatriz construida en el proyecto N° 028-2016-INIA-PNIA/UPMSI/IE. Esta es la primera micromatriz de alpacas, compuesta por aproximadamente 76,508 PNS (Calderon *et al.*, 2021), de 37 pares de cromosomas: 36 autosómicos y 1 sexual.

3.3.2 Control de calidad de los marcadores

El archivo del genotipado se analizó con el lenguaje de programación R (R Core Team, 2020). Se procedió a editar el archivo del genotipado mediante el empleo de parámetros de control de calidad; para que así, los marcadores cumplieran con las siguientes características: haber sido genotipados en al menos un 95% de las muestras, tener una frecuencia del alelo raro, abreviada MAF (por sus siglas en inglés, Minor Allele Frequency) $> 5\%$ y presentar

una evidencia clara de estar en equilibrio Hardy-Weinberg (p-value > 1x10⁻⁸). Los PNS que no cumplieron estos criterios de calidad fueron eliminados. Además, se eliminaron los marcadores no polimórficos y se sustituyeron los datos NA por el valor 5. Finalmente, se relacionó el archivo del genotipado con los ID recodificados de los animales muestreados para formar el archivo de marcadores (Anexo 3). El número de marcadores se redujo de 76,508 a 60,624 marcadores.

3.4 Estimación de la heredabilidad y predicción de los valores genéticos

Para la estimación de la heredabilidad y predicción de los valores de cría se utilizaron programas como RENUMF90, REMLF90 y BLUPF90, de la familia de programas BLUPF90 (Misztal *et al.* 2015). Se armó el archivo de parámetros *a priori* (Anexo 5 y 6) haciendo uso del archivo de datos respectivo, el archivo de pedigrí y el archivo de marcadores, para su renumeración mediante el programa RENUM.

Se estimaron los componentes de varianza utilizando la metodología de máxima verosimilitud restringida (Schaeffer *et al.*, 1978; Meyer, 1985), mediante el programa REMLF90. Estos componentes se copiaron al archivo de parámetros *a priori* para predecir el mérito genético y el error estándar con el programa BLUPF90. De este modo, la heredabilidad se estimó mediante la siguiente fórmula:

$$h^2 = \frac{\sigma_u^2}{\sigma_p^2}$$

Donde: σ_u^2 es la varianza genética aditiva y σ_p^2 es la varianza fenotípica (Gutiérrez, 2010).

Para el análisis de heredabilidad y la precisión de los valores genéticos de los tres caracteres, se utilizaron dos métodos: un método BLUP basado en una matriz de relación de parentesco basada en el pedigrí (A), y el método ss-GBLUP basado en una matriz combinada (H), construida a partir de una matriz A y una matriz de relación genómica (G).

Para ambos métodos (BLUP y ss-GBLUP) se consideró el modelo:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e},$$

donde \mathbf{y} es el vector de fenotipos, \mathbf{X} , \mathbf{Z} y \mathbf{W} son matrices de incidencia para efectos fijos, genéticos y permanentes respectivamente, y \mathbf{b} es el vector de efectos fijos: color (9 niveles),

interacción sexo y estado fisiológico de las hembras (3 niveles), y año de registro (19 niveles). \mathbf{u} es el vector que representa los efectos genéticos aditivos. \mathbf{p} corresponde al vector de ambientes permanentes, y \mathbf{e} es el vector de residuos. La edad se consideró como covariable lineal y cuadrática.

Para la predicción del mérito genético, mediante la metodología BLUP, se consideró la siguiente notación matricial:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{pmatrix} \sim N \left(\begin{matrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{matrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_0 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{I}_p \otimes \mathbf{P}_0 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{I}_e \otimes \mathbf{R}_0 \end{bmatrix} \right),$$

Donde: \mathbf{A} es la matriz de relación del numerador, \mathbf{G}_0 es la matriz de covarianza para los efectos genéticos aditivos, \mathbf{I}_p es la matriz de identidad de igual orden al número de subclases ambientales permanentes, y \mathbf{P}_0 es la matriz de covarianza para efectos ambientales permanentes; es decir, la matriz de identidad de igual orden al número de registros. \mathbf{R}_0 es la matriz de covarianza residual entre las mediciones en el mismo animal, y \otimes el producto de Kronecker.

Para la predicción del mérito genómico, mediante la metodología ss-GBLUP, se reemplazó la matriz \mathbf{A}^{-1} por \mathbf{H}^{-1} (Aguilar *et al.*, 2010):

$$\mathbf{H}^{-1} = \mathbf{A}^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{G}^{-1} - \mathbf{A}_{22}^{-1} \end{bmatrix},$$

donde \mathbf{A}_{22} es una matriz de relación de numerador para animales genotipados y \mathbf{G} es una matriz de relación genómica (Legarra *et al.*, 2009; Christensen y Lund, 2010).

Dado que, los procedimientos informáticos para la evaluación genética, incluida la información fenotípica, de pedigrí completo y genómica, han sugerido que una matriz de relación de numerador (\mathbf{A}) se puede modificar a una matriz (\mathbf{H}), que incluye tanto las relaciones basadas en el pedigrí como las diferencias entre las relaciones basadas en el pedigrí y relaciones basadas en la información genómica (Misztal *et al.* 2009).

3.5 Precisión de la predicción del mérito genético y genómico

La estimación de la precisión de los valores genéticos y genómicos se realizó de la siguiente manera:

- El cálculo de los valores deregresados se realizó mediante la función *lm* del lenguaje R (R Core Team, 2020) (Anexo 4). Se calculó la media en regresión de los datos fenotípicos, ajustándola por los efectos del grupo contemporáneo (año de registro), la edad, el color y la combinación de los efectos del sexo y estado fisiológico de las hembras. Estos valores ajustados fueron asumidos, en la simulación, como los valores del mérito genético real.
- De los 431 animales genotipados, se formaron 10 grupos aleatorios de 100 animales cada uno, designados como p1 hasta p10.
- Con cada grupo aleatorio se formó un archivo de datos de fibra diferente, donde se prescindió de la información fenotípica en cada muestreo aleatorio. Utilizando únicamente la matriz de relación para la predicción genética (mediante la metodología BLUP), y la matriz de relación y la información de los marcadores PNS para la predicción genómica (mediante la metodología ss-GBLUP).

La precisión de los valores genéticos y genómicos se estimó a través de la correlación entre el valor genómico predicho y el verdadero valor (valor deregresado).

Para la estimación de la precisión se utilizó la siguiente fórmula:

$$\rho_{\hat{u}u} = cor(VG_G, VG_R)$$

Donde: \hat{u} es el predictor, u es el valor verdadero, VG_G es el valor genético o genómico predicho, y VG_R es el valor genético real simulado a partir de medias deregresadas (Gutiérrez, 2010).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Heredabilidades

En la Tabla 3 se presentan las heredabilidades de diámetro de fibra (DF), la desviación estándar del diámetro de fibra (DS) y el porcentaje de medulación (PM), halladas utilizando los métodos BLUP y ss-GBLUP.

Tabla 3: Heredabilidades de características de fibra estimadas mediante los métodos BLUP y ss-GBLUP en diez grupos de alpacas Huacaya tomadas al azar

Grupo	BLUP			ss-GBLUP		
	DF	DS	PM	DF	DS	PM
p1	0.243	0.357	0.155	0.248	0.359	0.156
p2	0.244	0.356	0.154	0.249	0.359	0.154
p3	0.243	0.358	0.155	0.248	0.359	0.156
p4	0.243	0.359	0.153	0.248	0.361	0.154
p5	0.247	0.357	0.154	0.252	0.359	0.155
p6	0.243	0.355	0.156	0.248	0.357	0.156
p7	0.240	0.358	0.155	0.246	0.360	0.156
p8	0.244	0.357	0.153	0.249	0.359	0.155
p9	0.243	0.357	0.158	0.248	0.359	0.159
p10	0.243	0.359	0.153	0.248	0.361	0.154
Promedio	0.243	0.357	0.155	0.248	0.359	0.155
Desviación Estándar	0.002	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001
Error Estándar	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001

p1-p10: grupos aleatorios; DF: diámetro de fibra; DS: desviación estándar del diámetro de fibra; PM: porcentaje de medulación

La heredabilidad fue moderada, para los tres caracteres, mediante ambos métodos (BLUP y ss-GBLUP). En ambos casos, la heredabilidad del DF fue menor a la obtenida en otros estudios: 0.43 ± 0.09 (Aguilar *et al.*, 2019), 0.412 ± 0.015 (Gutiérrez *et al.*, 2009), 0.540 ± 0.087 (Mamani-Cato *et al.*, 2019) y 0.48 ± 0.06 (More *et al.*, 2017); mientras que, la heredabilidad de la DS, fue mayor a la obtenida por otros investigadores 0.31 ± 0.09 (Aguilar *et al.*, 2019), 0.311 ± 0.089 (Mamani-Cato *et al.*, 2019), 0.27 ± 0.05 (More *et al.*, 2017). Asimismo, la heredabilidad del PM, en ambos casos fue menor que la obtenida por Cruz *et al.* (2019) (0.225 ± 0.012). Estas variaciones se pueden deber a que la heredabilidad puede aumentar si la variación genética aumenta o la variación ambiental disminuye, y viceversa (Gutiérrez, 2010), es decir depende de una población y un entorno específico (Oldenbroek y van der Waaij, 2015).

La heredabilidad más baja para el PM puede ser porque la medida de la variable es difícil de medir (o difícil de registrar); y ha podido generar una varianza del error grande y, por lo tanto, una heredabilidad más baja que los demás caracteres (Oldenbroek y van der Waaij, 2015).

Las heredabilidades del DF y la DS, obtenidas mediante el método ss-GBLUP, fueron ligeramente más altas que las obtenidas mediante el método BLUP (+0.005 y +0.002 para el DF y la DS, respectivamente). Lo cual concuerda con lo estimado por Gao *et al.* (2019b), donde el ss-GBLUP proporcionó estimaciones de heredabilidad más altas que el BLUP, al analizar caracteres de carcasa y crecimiento en pollos. Ellos explican que esto se debe, posiblemente, a que el ss-GBLUP incorporó más información al combinar el pedigrí y la información del genoma en el modelo. De forma contraria, en el estudio de Zhang *et al.* (2020), donde, al estimar parámetros genéticos de caracteres de respuesta inmune en pollos, las estimaciones de heredabilidad fueron más altas con el modelo BLUP que con el modelo GBLUP. Zhang *et al.* (2020), trabajaron con una población relativamente pequeña (519), para la cual se recomienda utilizar el método ss-GBLUP, que podría generar mayores beneficios (Rupp *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2019b).

Las heredabilidades genómicas y basadas en el pedigrí fueron muy similares en el carácter PM, coincidiendo con Hidalgo *et al.*, (2015b) y Cornelissen *et al.* (2017), quienes hallaron similares heredabilidades mediante ambos métodos, en caracteres reproductivos en cerdos y vacunos lecheros, respectivamente.

4.2 Precisión del mérito genético mediante la metodología BLUP

Las precisiones de la predicción del mérito genético se presentan en la Tabla 4. El rango de la precisión genética se dio entre 0.291 – 0.584 para el DF, 0.204 – 0.463 para la DS y 0.230 – 0.579 para el PM.

Tabla 4: Precisión del mérito genético para características de fibra estimado mediante el método BLUP en diez grupos de alpacas Huacaya tomadas al azar

Grupo	n	DF	DS	PM
p1	60	0.546	0.463	0.326
p2	69	0.408	0.382	0.385
p3	67	0.450	0.204	0.332
p4	67	0.507	0.310	0.504
p5	65	0.291	0.376	0.352
p6	67	0.475	0.381	0.282
p7	70	0.584	0.376	0.375
p8	71	0.474	0.402	0.579
p9	62	0.367	0.291	0.230
p10	64	0.422	0.321	0.343
Promedio		0.452	0.351	0.371
Desviación Estándar		0.086	0.072	0.102
Error Estándar		0.027	0.023	0.032

p1-p10: grupos aleatorios; n: número de animales; DF: diámetro de fibra; DS: desviación estándar del diámetro de fibra; PM: porcentaje de medulación.

Originalmente, se contaba con 100 animales en cada grupo, sin embargo, se obtuvo un número menor y diferente en cada uno, siendo el valor mínimo 60, en el grupo p1, y el máximo de 71, en el grupo p8. Esto puede deberse a que el programa utilizado, BLUPF90, no tomó en cuenta animales que no contaban con suficiente información genealógica. Ya que, al prescindir de los datos de fenotipo, en cada grupo aleatorio, solo se contaba con la información de pedigrí, por lo que es posible que el programa haya eliminado a los animales sin ascendencia.

4.3 Precisión del mérito genómico mediante la metodología ss-GBLUP

Las precisiones de la predicción del mérito genómico se presentan en la Tabla 5. El rango de la precisión genómica se dio entre 0.386 – 0.575 para el DF, 0.355 – 0.519 para la DS y 0.315 – 0.572 para el PM. El número de animales se mantuvo para todos los grupos. En general, el ss-GBLUP proporcionó una mayor precisión en las predicciones que el BLUP, en los 3 caracteres de fibra.

Tabla 5: Precisión del mérito genómico para características de fibra estimado mediante el método ss-GBLUP en diez grupos de alpacas Huacaya tomadas al azar

Grupos	n	DF	DS	PM
p1	100	0.577	0.519	0.459
p2	100	0.495	0.470	0.522
p3	100	0.508	0.451	0.512
p4	100	0.523	0.355	0.515
p5	100	0.386	0.432	0.462
p6	100	0.472	0.447	0.399
p7	100	0.575	0.417	0.397
p8	100	0.479	0.418	0.572
p9	100	0.407	0.404	0.315
p10	100	0.474	0.454	0.495
Promedio		0.490	0.437	0.465
Desviación Estándar		0.062	0.043	0.076
Error Estándar		0.020	0.014	0.024

p1-p10: grupos aleatorios; n: número de animales; DF: diámetro de fibra; DS: desviación estándar del diámetro de fibra; PM: porcentaje de medulación.

Se observó que, aunque la heredabilidad para la DS fue la mayor entre los caracteres estudiados, su precisión fue la menor. Asimismo, la precisión del DF fue mayor que la de la DS a pesar de su menor heredabilidad. Por otro lado, el DF, de mayor heredabilidad, sí obtuvo una mayor precisión que el PM, concordando con lo hallado por Akanno *et al.* (2014), Zhang *et al.*, (2017), Hayes *et al.* (2009c) y Gao *et al.* (2019b), donde la precisión de los valores genómicos aumentó (o disminuyó) a medida que aumentaba (o disminuía) la heredabilidad del carácter.

Daetwyler *et al.* (2010) hallaron precisiones genómicas de 0.15 a 0.79 para los caracteres de lana en ovejas merino: peso del vellón graso, diámetro de la fibra y resistencia de la fibra. Las precisiones genómicas halladas en la presente tesis se encuentran dentro de dicho rango.

4.4 Incremento de la precisión consecuencia del uso de la información genómica

El incremento se expresó como el porcentaje de la ganancia de precisión del mérito genético predicho por el método ss-GBLUP respecto al método BLUP (Tabla 6). El incremento promedio de la precisión, para los 3 caracteres, fue de 22.9%. Lo cual refleja el beneficio de implementar marcadores PNS, registros de datos y pedigrí en el procedimiento de evaluación genética.

Tabla 6: Incremento de la precisión para características de fibra entre el método ss-BLUP y BLUP en diez grupos de alpacas Huacaya tomadas al azar debido al uso de la selección genómica

Grupos	DF	DS	PM
p1	0.055	0.121	0.409
p2	0.215	0.229	0.357
p3	0.129	1.210	0.539
p4	0.032	0.143	0.022
p5	0.330	0.149	0.310
p6	-0.007	0.175	0.416
p7	-0.016	0.106	0.058
p8	0.011	0.039	-0.012
p9	0.111	0.390	0.373
p10	0.123	0.414	0.440
Promedio (%)	9.8	29.8	29.1
Desviación Estándar	0.109	0.342	0.195
Error Estándar	0.035	0.108	0.062

p1-p10: grupos aleatorios; DF: diámetro de fibra; DS: desviación estándar del diámetro de fibra; PM: porcentaje de medulación.

Estos resultados coinciden con estudios previos, que han demostrado que la selección genómica mejora la capacidad de precisión de los valores genéticos predichos, frente al BLUP (Daetwyler *et al.*, 2012b; Akanno *et al.*, 2014; Legarra *et al.*, 2014a; Zhang *et al.*, 2017; Garcia *et al.*, 2018; Teissier *et al.*, 2018; Mehrban *et al.*, 2019; Song *et al.*, 2019; Gao *et al.*, 2019b; Teng *et al.*, 2019; Yoshida *et al.*, 2019). El menor incremento de DF, en

comparación con los demás caracteres, podría deberse a que este carácter halla pasado por una selección directa. En la población estudiada, la selección por valores genéticos se realizó en función del DF por mucho más tiempo que en función del PM. Por la cual, se redujo la variación de valores para el DF; mientras que, en el PM hay una mayor variabilidad. Entonces, al haber una menor variabilidad en el DF, al sumar los efectos genómicos, solo se pretende un aumento en la precisión dentro dicho rango reducido.

La precisión de la evaluación genómica depende de varios factores, incluido el desequilibrio de ligamiento (LD) entre marcadores y loci de caracteres cuantitativos (QTL), el tamaño efectivo de la población (N_e) y la relación entre los individuos en los datos de entrenamiento y validación (Muir, 2007; Hayes *et al.*, 2009a; Hayes *et al.*, 2009b; Hayes *et al.*, 2009c). Así como, el tamaño de la población de referencia (Daetwyler *et al.*, 2010; Daetwyler *et al.*, 2012a; Daetwyler *et al.*, 2012b) y su composición (Lourenco *et al.* 2015), el tamaño de los datos de entrenamiento (Baby *et al.*, 2014), y la heredabilidad (Hayes *et al.*, 2009c; Baby *et al.*, 2014).

Mehrban *et al.* (2019), mostraron que el modelo ss-GBLUP aumentó la precisión en un 36% respecto al modelo BLUP, para caracteres de carcasa en vacunos de carne. Garcia *et al.* (2018) demostraron, en un estudio sobre bagres, que el ss-GBLUP aumentó la capacidad de predicción hasta un 36% en comparación con el BLUP basado en el pedigrí. El mayor incremento en la precisión podría deberse a que, en ambos casos, a pesar de haber utilizado una micromatriz de menor cantidad de PNS (30K y 50K, respectivamente), lograron genotipar una mayor cantidad de animales (hasta 1,541 y 2826, respectivamente), en comparación con los 431 animales genotipados en la presente tesis.

En cabras lecheras, con el fin de integrar información sobre el gen de caseína α_{s1} en evaluaciones genómicas, las precisiones mejoraron en 5% a 7% con el uso del ss-GBLUP (Teissier *et al.*, 2018). El menor aumento, en comparación con el presente estudio, se puede deber a la dificultad de incluir el efecto del gen de la caseína. Teissier *et al.* (2018) explica que tiene muchos alelos.

Gao *et al.* (2019b), en pollos, observaron una mejora de la capacidad predictiva del ss-GBLUP en comparación a BLUP (22.01% en promedio). Un incremento parecido a los resultados del presente estudio. Esto podría deberse a que, a pesar de utilizar una micromatriz de PNS menor densidad (70K), en comparación con la usada por Gao *et al.* (2019b) (600K),

se contó con una mayor población de pedigrí (12,431 en comparación con 1,898) y con una cantidad de animales genotipados parecida (431 en comparación con 435).

En general, los hallazgos del presente estudio son consistentes con estos reportes que demuestran la superioridad en precisión de la metodología ss-GBLUP; lo cual se puede deber a que en la predicción del valor genético integra información fenotípica, de marcadores genéticos y de registros de pedigrí, de manera simultánea (Gao *et al.*, 2019b).

Song *et al.* (2019) explican que, en datos reales, alrededor de 400 animales de referencia genotipados probablemente no podrían proporcionar más información adicional en comparación con la información del pedigrí que consta de 5,000 individuos. En el caso del presente estudio, se contó con 431 animales de referencia frente a 12,431 animales con información de pedigrí (Tabla 2); sin embargo, el incremento de la precisión fue notorio. Esto podría deberse al método de predicción genómica elegido, ss-GBLUP, el cual es recomendado para cuando las poblaciones de referencia son pequeñas (Rupp *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2019b)

Lourenco *et al.* (2015) resaltan la importancia de tener en cuenta el genotipado de animales más viejos, con más información, junto con el genotipado de grandes cantidades de animales jóvenes. En el presente estudio, se seleccionaron a animales que contaban con datos de segunda esquila, ya que, en alpacas se ha demostrado que la segunda evaluación de fibra, aproximadamente cuando la alpaca tenga 2 años, se relacionará con el verdadero potencial genético de cada animal (Cruz *et al.*, 2020).

La precisión del GBLUP requiere que las estimaciones de la relación genómica se basen en un número suficientemente grande de PNS. Para el ganado, y las relaciones dentro de una raza, 50,000 PNS distribuidos en todo el genoma parecen ser suficientes (Goddard *et al.*, 2011). Sin embargo, si se quiere reducir los costos de genotipado, se puede disminuir la densidad de marcadores en el panel (García *et al.*, 2018).

En el presente trabajo, el incremento en la precisión es relevante incluso cuando el número de animales genotipados fue escaso (431), en comparación con otros trabajos, ya mencionados. Lo que sugiere que la precisión podría aumentar si se dispusiera de un mayor número de animales genotipados, ya que se espera que la precisión mejore a medida que aumenta el tamaño de la población de referencia (Daetwyler *et al.*, 2012; Teissier *et al.*, 2018). Además, se podría determinar qué tan grande debe ser la población de referencia para lograr el nivel deseado de precisión (Hayes *et al.*, 2009b).

V. CONCLUSIONES

1. Tanto mediante el método BLUP como con el ss-GBLUP, el diámetro de fibra, la desviación estándar del diámetro de fibra y el porcentaje de medulación resultaron ser de heredabilidad moderada.
2. El incremento de la precisión de la predicción del mérito genético, mediante el uso de la selección genómica, fue de 9.8%, 29.8% y 29.1% en promedio, para el diámetro de fibra, la desviación estándar del diámetro de fibra y el porcentaje de medulación, respectivamente. Con un incremento de 22.9% en promedio, para los 3 caracteres.
3. Los resultados indicaron que el ss-GBLUP genera una mayor precisión de predicción que la metodología BLUP, demostrando el potencial de la selección genómica sobre el enfoque basado en el pedigrí para la mejora genética de caracteres de fibra.

VI. RECOMENDACIONES

1. Utilizar la información genómica en caracteres que son difíciles de medir, ya que aumenta la precisión de la predicción como se demostró en el presente estudio, respecto al porcentaje de medulación.
2. Realizar estudios similares al presente, incrementando el número de animales genotipados, para evaluar el aumento de la precisión.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, H.; Gutiérrez, G. & Wurzinger, M. (2019). Parámetros genéticos de caracteres asociados a la uniformidad del diámetro de fibra en alpacas Huacaya en Puno, Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30(3): 1150-1157. doi: 10.15381/rivep.v30i3.15370
- Aguilar, I.; Misztal, I.; Johnson, D.L.; Legarra, A.; Tsuruta, S. & Lawlor, T.J. (2010). Hot topic: A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2): 743-752. doi: 10.3168/jds.2009-2730
- Akanno, E.C.; Schenkel, F.S.; Sargolzaei, M.; Friendship, R.M. & Robinson, J.A.B. (2014). Persistency of accuracy of genomic breeding values for different simulated pig breeding programs in developing countries. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 131(5): 367-378. doi: 10.1111/jbg.12085
- Ángel-Marín, P.A.; Cardona-Cadavid, H. & Cerón-Muñoz, M.F. (2013). Genómica en la producción animal. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 5(2): 497-518.
- Archibald, J.M. (2018). *Genomics: A Very Short Introduction*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press
- Avila, F.; Baily, M.P.; Perelman, P.; Das, P.J.; Pontius, J.; Chowdhary, R. & Raudsepp, T. (2014a). A comprehensive whole-genome integrated cytogenetic map for the alpaca (*Lama pacos*). *Cytogenetic and Genome Research*, 144(3): 196–207. doi:10.1159/000370329
- Avila, F.; Das, P.J.; Kutzler, M.; Owens, E.; Perelman, P.; Rubes, J. & Raudsepp, T. (2014b). Development and application of camelid molecular cytogenetic tools. *Journal of Heredity*, 105(6): 858–869. doi: 10.1093/jhered/ess067

- Baby, S.; Hyeong, K.E.; Lee, Y.M.; Jung, J.H.; Oh, D.Y.; Nam, K.C. & Kim, J.J. (2014). Evaluation of genome based estimated breeding values for meat quality in a Berkshire population using high density single nucleotide polymorphism chips. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 27(11): 1540. doi: 10.5713/ajas.2014.14371
- Barreta, J.; Gutiérrez-Gil, B.; Iñiguez, V.; Saavedra, V.; Chiri, R.; Latorre, E. & Arranz, J.J. (2013). Analysis of mitochondrial DNA in Bolivian llama, alpaca and vicuna populations: a contribution to the phylogeny of the South American camelids. *Animal Genetics*, 44(2): 158-168. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02376.x
- Basavarajaiah, D.M. (2017). *Advances in Genetic Statistics: Law of Hardy Weinberg Equilibrium Revisited*. Delhi, India: Ed. Educreation Publishing.
- Berihulay, H.; Islam, R.; Jiang, L. & Ma, Y. (2019). Genome-wide linkage disequilibrium and the extent of effective population sizes in six Chinese goat populations using a 50K Single Nucleotide Polymorphism Panel. *Animals*, 9(6): 350. doi: 10.3390/ani9060350
- Bouquet, A. & Juga, J. (2013). Integrating genomic selection into dairy cattle breeding programmes: a review. *Animal*, 7(5): 705–713. doi: 10.1017/S1751731112002248
- Brookes, A.J. (1999). The essence of SNPs. *Gene*, 234(2): 177–186. doi: 10.1016/S0378-1119(99)00219-X
- Brooks L.D. (2003) SNPs: Why Do We Care?. En Kwok P.Y. (Ed.), *Single Nucleotide Polymorphisms. Methods in Molecular Biology*, vol 212 (p. 1-14). doi: 10.1385/1-59259-327-5:001
- Calderon, M.; More, M.J.; Gutiérrez, G.A. & Ponce de León, F.A. (2021). Development of a 76k Alpaca (*Vicugna pacos*) Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) Microarray. *Genes*, 12(2):291. doi: 10.3390/genes12020291
- Cañas-Álvarez, J.J.; Mouresan, E.F.; Varona, L.; Diaz, C.; Molina, A.; Baro, J.A. & Piedrafita, J. (2016). Linkage disequilibrium, persistence of phase, and effective population size in Spanish local beef cattle breeds assessed through a high-density single nucleotide polymorphism chip. *Journal of Animal Science*, 94(7): 2779-2788. doi: 10.2527/jas.2016-0425

- Cañón, J. (2006). Utilización de información molecular en programas de mejoramiento animal. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1): 5-15. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=4499/449945020001> [3 de setiembre de 2020]
- Carillier, C.; Larroque, H. & Robert-Granié, C. (2014). Comparison of joint versus purebred genomic evaluation in the French multi-breed dairy goat population. *Genetics Selection Evolution*, 46(1): 67. doi: 10.1186/s12711-014-0067-3
- Chappell, L.; Lindsay, S.J.; Jones, P.; Parkhill, J.; Roberts, J.; Holroyd, N. & Fullick, A. (2020). *Genomics*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press
- Charfeddine, N. (2011). Hablamos de selección genómica II: ¿cómo se calculan los índices genómicos?. *Frisona Española*, 31(183): 66-68.
- Christensen, O.F. & Lund, M.S. (2010). Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genetics Selection Evolution*, 42(1): 2. doi: 10.1186/1297-9686-42-2
- Clark, S.A., & van der Werf, J. (2013). Genomic best linear unbiased prediction (gBLUP) for the estimation of genomic breeding values. *Methods in Molecular Biology*, 1019: 321-330. doi: 10.1007/978-1-62703-447-0_13.
- Cordero, A.; Contreras, J.; Mayhua, P.; Jurado, M. & Castrejón, M. (2011). Correlaciones fenotípicas entre características productivas en alpacas huacaya. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 22(1): 15-21. doi: 10.15381/rivep.v22i1.114
- Cornelissen, M.A.M.C.; Mullaart, E.; Van der Linde, C. & Mulder, H.A. (2017). Estimating variance components and breeding values for number of oocytes and number of embryos in dairy cattle using a single-step genomic evaluation. *Journal of Dairy Science*, 100(6), 4698-4705. doi: 10.3168/jds.2016-12075.
- Cruz, A.; Cervantes, I.; Burgos, A., Morante, R. & Gutiérrez, J.P. (2017). Genetic parameters estimation for preweaning traits & their relationship with reproductive, productive & morphological traits in alpaca. *Animal*, 11(5): 746-754. doi: 10.1017/S175173111600210X
- Cruz, A.; Menéndez-Buxadera, A.; Gutiérrez, G.; Morante, R.; Burgos, A. & Gutiérrez, J. P. (2020). Genetic (co) variance across age of fiber diameter and standard deviation in Huacaya alpacas, estimated by repeatability, multi-trait and random regression models. *Livestock Science*, 231: 103863. doi: 10.1016/j.livsci.2019.103863

- Cruz, A.; Morante, R.; Gutiérrez, J.P.; Torres, R.; Burgos, A. & Cervantes, I. (2019). Genetic parameters for medullated fiber and its relationship with other productive traits in alpacas. *Animal*, 13(7): 1358-1364. doi: 10.1017/S1751731118003282
- Daetwyler, H.D.; Hickey, J.M.; Henshall, J.M.; Dominik, S.; Gredler, B.; Van Der Werf, J.H. J. & Hayes, B.J. (2010). Accuracy of estimated genomic breeding values for wool and meat traits in a multi-breed sheep population. *Animal Production Science*, 50(12): 1004-1010. doi: 10.1071/AN10096
- Daetwyler, H.D.; Kemper, K.E.; Van der Werf, J.H. J. & Hayes, B.J. (2012a). Components of the accuracy of genomic prediction in a multi-breed sheep population. *Journal of Animal Science*, 90(10): 3375-3384. doi: 10.2527/jas.2011-4557
- Daetwyler, H.D.; Swan, A.A.; van der Werf, J.H. & Hayes, B.J. (2012b). Accuracy of pedigree and genomic predictions of carcass and novel meat quality traits in multi-breed sheep data assessed by cross-validation. *Genetics Selection Evolution*, 44(1): 1-11. doi: 10.1186/1297-9686-44-33
- De Los Ríos, E. (2006). Producción textil de fibras de camélidos sudamericanos en el área alto-andina de Bolivia, Ecuador y Perú. Organización de las Naciones Unidas para el Desarrollo Industrial (UNIDO). Recuperado de <https://repositorio.promperu.gob.pe/handle/123456789/1456> [24 de agosto de 2020].
- Deeb, N.; Cleveland, M.A.; Forni, S.; Yu, N.; Sebbana, S.; Gladney, C.D.; Mileham, A. & McLaren, D.G. (2010). Genome-wide association study for scrotal hernia in commercial pig populations. *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 0525. Recuperado de <http://www.wcgalp.org/proceedings/2010/genome-wide-association-study-scrotal-hernia-commercial-pig-populations> [30 de octubre de 2020]
- Dekkers, J. & Hospital, F. (2002). The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nature Reviews Genetics*, 3: 22–32 doi: 10.1038/nrg701
- Delgado de la Flor, I. (2014). Caracterización de nuevos marcadores genéticos Microsatélites e identificación de SNP en el gen de Tricohialina en alpacas (*Vicugna pacos*) (Tesis Magíster, Universidad Peruana Cayetano Heredia). Recuperada de <http://hdl.handle.net/20.500.12390/159>

- Dong, Y.; Xie, M.; Jiang, Y.; Xiao, N.; Du, X.; Zhang, W. & Wang, W. (2013). Sequencing and automated whole-genome optical mapping of the genome of a domestic goat (*Capra hircus*). *Nature Biotechnology*, 31(2): 135–141. doi: 10.1038/nbt.2478
- Doublet, A.C.; Croiseau, P.; Fritz, S.; Michenet, A.; Hozé, C.; Danchin-Burge, C. & Restoux, G. (2019). The impact of genomic selection on genetic diversity and genetic gain in three French dairy cattle breeds. *Genetics Selection Evolution*, 51(1): 52. doi: 10.1186/s12711-019-0495-1
- Foppiano, F. (2016). Caracterización de marcadores genéticos en genes que codifican a proteínas asociadas a queratina y evaluación de la asociación del gen KRTAP11-1 al diámetro de fibra en alpaca (*Vicugna pacos*) siguiendo una aproximación de gen candidato (Tesis de Maestría, Universidad Peruana Cayetano Heredia). Recuperada de <http://repositorio.upch.edu.pe/handle/upch/127>
- Fulton, J.E. (2012). Genomic selection for poultry breeding. *Animal Frontiers*, 2(1): 30-36. doi: 10.2527/af.2011-0028
- Gao, H.; Christensen, O.F.; Madsen, P.; Nielsen, U.S.; Zhang, Y.; Lund, M.S. & Su, G. (2012). Comparison on genomic predictions using three GBLUP methods and two single-step blending methods in the Nordic Holstein population. *Genetics Selection Evolution*, 44(1): 8. doi: 10.1186/1297-9686-44-8
- Gao, H.; Madsen, P.; Aamand, G.P.; Thomasen, J.R.; Sorensen, A.C. & Jensen, J. (2019a). Bias in estimates of variance components in populations undergoing genomic selection: a simulation study. *BMC Genomics*, 20(1): 956. doi:10.1186/s12864-019-6323-8
- Gao, N.; Teng, J.; Pan, R.; Li, X.; Ye, S.; Li, J. & Zhang, Z. (2019b). Accuracy of whole genome prediction with single-step GBLUP in a Chinese yellow-feathered chicken population. *Livestock Science*, 230: 103817. doi: 10.1016/j.livsci.2019.103817
- Garcia, A.L.; Bosworth, B.; Waldbieser, G.; Misztal, I.; Tsuruta, S. & Lourenco, D.A. (2018). Development of genomic predictions for harvest and carcass weight in channel catfish. *Genetics Selection Evolution*, 50(1): 66. doi: 10.1186/s12711-018-0435-5
- García-Ruiz, A.; Cole, J.B.; VanRaden, P.M.; Wiggans, G.R.; Ruiz-López, F.J. & Van Tassell, C.P. (2016). Changes in genetic selection differentials and generation

- intervals in US Holstein dairy cattle as a result of genomic selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(28): E3995–E4004. doi: 10.1073/pnas.1519061113
- Garner, J.B.; Douglas, M.L.; Williams, S.O.; Wales, W.J.; Marett, L.C.; Nguyen, T.T.T. & Hayes, B.J. (2016). Genomic selection improves heat tolerance in dairy cattle. *Scientific Reports*, 6: 34114. doi: 10.1038/srep34114
- Gentry, A.; Clutton-Brock, J. & Groves, C.P. (2004). The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science*, 31(5): 645-651. doi: 10.1016/j.jas.2003.10.006
- Ghoreishifar, S.M.; Moradi-Shahrbabak, H.; Parna, N.; Davoudi, P. & Khansefid, M. (2019). Linkage disequilibrium and within-breed genetic diversity in Iranian Zandi sheep. *Archives Animal Breeding*, 62(1): 143-151. doi: 10.5194/aab-62-143-2019
- Goddard, M.E. & Hayes, B.J. (2007). Genomic selection. *Journal of Animal breeding and Genetics*, 124(6): 323-330. doi: 10.1111/j.1439-0388.2007.00702.x
- Goddard, M.E.; Hayes, B.J. & Meuwissen, T.H. (2011). Using the genomic relationship matrix to predict the accuracy of genomic selection. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 128(6): 409-421. doi: 10.1111/j.1439-0388.2011.00964.x
- Goldman, A.D. & Landweber, L.F. (2016). What is a genome?. *PLOS Genetics*, 12(7): e1006181. doi: 10.1371/journal.pgen.1006181
- González, O.; Jiménez, J.A. & Alenda, R. (2010). La selección genómica aplicada a un programa de mejora en vacuno de leche. *Frisona Española*, 177: 104–107. Recuperado de <https://www.revistafrisona.com/Portals/0/articulos/n177/A17704.pdf?ver=2013-04-03-151122-857> [20 de octubre de 2020]
- Gonzalez-Peña, D.; Vukasinovic, N.; Brooker, J.J.; Przybyla, C.A.; Baktula, A. & DeNise, S.K. (2020). Genomic evaluation for wellness traits in US Jersey cattle. *Journal of Dairy Science*, 103(2): 1735-1748. doi: 10.3168/jds.2019-16903
- Granado-Tajada, I.; Legarra, A. & Ugarte, E. (2020). Exploring the inclusion of genomic information and metafounders in Latxa dairy sheep genetic evaluations. *Journal of Dairy Science*. 103(7): 6346-6353. doi: 10.3168/jds.2019-18033

- Groenen, M.A.; Archibald, A.L.; Uenishi, H.; Tuggle, C.K.; Takeuchi, Y.; Rothschild, M.F. & Li, S. (2012). Analyses of pig genomes provide insight into porcine demography and evolution. *Nature*, 491(7424): 393-398. doi: 10.1038/nature11622
- Gutiérrez, G.A. (2008) Revisión de la estimación de los parámetros genéticos en alpacas. En E. Quispe (Ed.), *Actualidades sobre adaptación, producción, reproducción y mejora genética en camélidos* (p. 83-91). Huancavelica, Perú: Gráfica Industrial.
- Gutiérrez, J.P. (2010). *Iniciación a la valoración genética animal: metodología adaptada al EEES*. Madrid, España: Editorial Complutense.
- Gutiérrez, J.P.; Goyache, F.; Burgos, A. & Cervantes, I. (2009). Genetic analysis of six production traits in Peruvian alpacas. *Livestock Science*, 123(2-3): 193-197. doi: 10.1016/j.livsci.2008.11.006
- Gutiérrez, J.P.; Goyache, F. & Cervantes, I. (2010). Endog v4.8 – a computer program for monitoring genetic variability of populations using pedigree information. *User's Guide*. Madrid, España: Universidad Complutense de Madrid.
- Gutiérrez, J.P.; Varona, L.; Pun, A.; Morante, R.; Burgos, A.; Cervantes, I. & Pérez-Cabal, M.A. (2011). Genetic parameters for growth of fiber diameter in alpacas. *Journal of Animal Science*, 89(8): 2310–2315. doi: 10.2527/jas.2010-3746
- Hayes, B.J.; Bowman, P.J.; Chamberlain, A.J. & Goddard, M.E. (2009a). Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, 92(2): 433–443. doi: 10.3168/jds.2008-1646
- Hayes, B.J.; Daetwyler, H.D.; Bowman, P.; Moser, G.; Tier, B.; Crump, R. & Goddard, M.E. (2009b). Accuracy of genomic selection: comparing theory and results. *Proceedings of the Eighteenth Conference of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*, 18(18): 34-37. Recuperado de <https://hdl.handle.net/1959.11/5252> [30 de diciembre de 2020]
- Hayes, B.J.; Donoghue, K.A.; Reich, C.M.; Mason, B.A.; Bird-Gardiner, T.; Herd, R.M. & Arthur, P.F. (2016). Genomic heritabilities and genomic estimated breeding values for methane traits in Angus cattle. *Journal of Animal Science*, 94(3): 902-908. doi: 10.2527/jas.2015-0078

- Hayes, B.J.; Visscher, P.M. & Goddard, M.E. (2009c). Increased accuracy of artificial selection by using the realized relationship matrix. *Genetics Research*, 91(1): 47-60. doi: 10.1017/S0016672308009981.
- Heidaritabar, M.; Vereijken, A.; Muir, W.M.; Meuwissen, T.; Cheng, H.; Megens, H.J.; Groenen, M.A. & Bastiaansen, J.W. (2014). Systematic differences in the response of genetic variation to pedigree and genome-based selection methods. *Heredity*, 113(6): 503–513. doi: 10.1038/hdy.2014.55
- Henderson, C. R. (1949). Estimation of changes in herd environment. *Journal of Dairy Science*, 32(8): 706-706. Recuperado de <http://www.acteon.webs.upv.es/ARTICULOS/HENDERSON%201949.pdf> [3 de octubre de 2021]
- Herry, F.; Herault, F.; Druet, D.P.; Bardou, P.; Ech , C.; Varenne, A. & Allais, S. (octubre, 2019). Interest of Genotyping-by-Sequencing technologies as an alternative to low density SNP chips for genomic selection in layer chicken. *Proceedings of the XIth European symposium on poultry genetics (ESPG)*, 74 Recuperado de <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02460147> [28 de diciembre de 2020]
- Hidalgo, A.M.; Bastiaansen, J.W. M.; Lopes, M.S.; Veroneze, R.; Groenen, M.A.M. & De Koning, D.J. (2015a). Accuracy of genomic prediction using deregressed breeding values estimated from purebred and crossbred offspring phenotypes in pigs. *Journal of Animal Science*, 93(7): 3313-3321. doi: 10.2527/jas.2015-8899
- Hidalgo, A.M.; Bastiaansen, J.W.; Lopes, M.S.; Harlizius, B.; Groenen, M.A. & de Koning, D.J. (2015b). Accuracy of predicted genomic breeding values in purebred and crossbred pigs. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 5(8): 1575-1583. doi: 10.1534/g3.115.018119
- INDECOPI (Instituto Nacional de Defensa de la Competencia y de la Protecci n de la Propiedad Intelectual, PE). (2014). NTP.231.301.2014 FIBRA DE ALPACA CLASIFICADA. Definiciones, clasificaci n por grupos de calidades, requisitos y rotulado. INDECOPI y Sub Comisi n de Normas T cnicas de la fibra de alpaca. Lima, Per .
- INEI (Instituto Nacional de Estadística e Inform tica, PE). (2012). IV Censo Nacional Agropecuario. Lima, Per .

- IWTO-47. (2011). Measurement of the mean and distribution of fibre diameter of wool using an optical fibre diameter analyser (OFDA). International Wool Textile Organization.
- Jiang, Y.; Xie, M.; Chen, W.; Talbot, R.; Maddox, J.F.; Faraut, T. & Dalrymple, B.P. (2014). The sheep genome illuminates biology of the rumen and lipid metabolism. *Science*, 344(6188): 1168–1173. doi: 10.1126/science.1252806
- Kadwell, M.; Fernandez, M.; Stanley, H.F.; Baldi, R.; Wheeler, J.C.; Rosadio, R. & Bruford, M.W. (2001). Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1485): 2575–2584. doi: 10.1098/rspb.2001.1774
- Kaur, S. (2013). Genomics. En S. Maloy y K. Hughes (Eds.), *Brenner's Encyclopedia of Genetics (Second Edition)* (p. 310-312). doi: 10.1016/B978-0-12-374984-0.00642-2
- Knol, E.F.; Nielsen, B. & Knap, P.W. (2016). Genomic selection in commercial pig breeding. *Animal Frontiers*, 6(1): 15-22. doi: 10.2527/af.2016-0003
- Koivula, M.; Strandén, I.; Pösö, J.; Aamand, G.P. & Mäntysaari, E.A. (2015). Single-step genomic evaluation using multitrait random regression model and test-day data. *Journal of Dairy Science*, 98(4): 2775-2784. doi: 10.3168/jds.2014-8975
- La Manna, V.; La Terza, A.; Ghezzi, S.; Saravanaperumal, S.; Apaza, N.; Huanca, T. & Renieri, C. (2011). Analysis of genetic distance between Peruvian Alpaca (*Vicugna Pacos*) showing two distinct fleece phenotypes, Suri and Huacaya, by means of microsatellite markers. *Italian Journal of Animal Science*, 10(4): e60. doi: 10.4081/ijas.2011.e60
- Leaché, A.D. & Oaks, J.R. (2017). The utility of single nucleotide polymorphism (SNP) data in phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 69-84. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022645
- Lee, Y.M.; Dang, C.G.; Alam, M.Z.; Kim, Y.S.; Cho, K.H.; Park, K.D. & Kim, J.J. (2020). The effectiveness of genomic selection for milk production traits of Holstein dairy cattle. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 33(3): 382-389. doi: 10.5713/ajas.19.0546

- Legarra, A.; Aguilar, I. & Misztal, I. (2009). A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9): 4656-4663. doi: 10.3168/jds.2009-2061
- Legarra, A.; Baloche, G.; Barillet, F.; Astruc, J.M.; Soulas, C.; Aguerre, X. & de Heredia, I.B. (2014a). Within-and across-breed genomic predictions and genomic relationships for Western Pyrenees dairy sheep breeds Latxa, Manech, and Basco-Béarnaise. *Journal of Dairy Science*, 97(5): 3200-3212. doi: 10.3168/jds.2013-7745
- Legarra, A.; Christensen, O.F.; Aguilar, I. & Misztal, I. (2014b). Single Step, a general approach for genomic selection. *Livestock Science*, 166: 54-65. doi: 10.1016/j.livsci.2014.04.029
- Liang, M.; Miao, J.; Wang, X.; Chang, T.; An, B.; Duan, X. & Gao, H. (2020). Application of ensemble learning to genomic selection in chinese simmental beef cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. doi: 10.1111/jbg.12514
- Lillehammer, M.; Sonesson, A.K.; Klemetsdal, G.; Blichfeldt, T. & Meuwissen, T.H. (2020). Genomic selection strategies to improve maternal traits in Norwegian White Sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics*; 137(4): 384-394. doi: 10.1111/jbg.12475
- Liu, R.; Xing, S.; Wang, J.; Zheng, M.; Cui, H.; Crooijmans, R.P. & Wen, J. (2019). A new chicken 55K SNP genotyping array. *BMC Genomics*, 20(1): 410. doi: 10.1186/s12864-019-5736-8
- Lourenco, D.A.L.; Tsuruta, S.; Fragomeni, B.O.; Masuda, Y.; Aguilar, I.; Legarra, A. & Misztal, I. (2015). Genetic evaluation using single-step genomic best linear unbiased predictor in American Angus. *Journal of Animal Science*, 93(6): 2653-2662. doi: 10.2527/jas.2014-8836.
- Lupton, C.J. & Pfeiffer, F.A. (1998). Measurement of medullation in wool and mohair using an Optical Fibre Diameter Analyser. *Journal of Animal Science*, 76(5), 1261-1266. doi: 10.2527/1998.7651261x
- Machaca, V.; Bustinza, A.V.; Corredor, F.A.; Paucara, V.; Quispe, E.E. & Machaca, R. (2017). Características de la fibra de alpaca Huacaya de Cotaruse, Apurímac, Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 28(4): 843-851. doi: 10.15381/rivep.v28i4.13889

- Magalhães, A.F.B.; Schenkel, F.S.; Garcia, D.A.; Gordo, D.G.M.; Tonussi, R.L.; Espigolan, R. & Carvalheiro, R. (2019). Genomic selection for meat quality traits in Nelore cattle. *Meat Science*, 148: 32-37. doi: 10.1016/j.meatsci.2018.09.010
- Mamani, C. (2018). Mapa físico de polimorfismos de nucleótido simple en Alpaca (*Vicugna pacos*) usando un panel de células híbridas irradiadas Alpaca/Hámster (Tesis Magíster, Universidad Nacional Agraria La Molina) Recuperada de: <http://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/UNALM/3592>
- Mamani-Cato, R.H.; Huanca, T.; Pineda, M.; Naveros, M. & Gallegos, R. (2019). Estimación de la heredabilidad de seis caracteres de calidad de fibra de alpacas huacaya del INIA Puno. En M. Gerken; C. Renieri; D. Allain; H. Galbraith; J. P. Gutiérrez; L. McKenna;... Wurzinger, M. (Eds.). *Advances in Fibre Production Science in South American Camelids and other Fibre Animals* (p. 347). doi: 10.17875/gup2019-1158
- Marín, J.C.; Zapata, B.; González, B.; Bonacic, C.; Wheeler, J.C.; Casey, C. & Spotorno Oyarzún, Á. (2007). Systematics, taxonomy and domestication of alpaca and llama: new chromosomal and molecular evidence. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(2): 121-140. Recuperado de <http://repositorio.uchile.cl/handle/2250/164394> [17 de diciembre de 2020]
- Mateo, J. Salvá, B.; Ramos, D.; Caro, I.; Prieto, B. & Gonzáles, A. (2010). Características de la carne de alpaca y procesamiento de charqui en los departamentos de Puno y Cusco (Perú). León, España: Gráficas Celarayn.
- Mehrban, H.; Lee, D.H.; Naserkheil, M.; Moradi, M.H. & Ibáñez-Escriche, N. (2019). Comparison of conventional BLUP and single-step genomic BLUP evaluations for yearling weight and carcass traits in Hanwoo beef cattle using single trait and multi-trait models. *PloS one*, 14(10): e0223352. doi: 10.1371/journal.pone.0223352
- Mendoza, M.N.; Raudsepp, T.; Alshanbari, F.; Gutierrez, G.A. & Ponce de León, F.A. (2019). Chromosomal localization of candidate genes for fiber growth and color in alpaca (*Vicugna pacos*). *Frontiers in genetics*, 10: 583. doi: 10.3389/fgene.2019.00583
- Mendoza, M.N.; Raudsepp, T.; More, M.J.; Gutiérrez, G.A. & Ponce de León, F.A. (2020). Cytogenetic Mapping of 35 New Markers in the Alpaca (*Vicugna pacos*). *Genes*, 11(5): 522. doi: 10.3390/genes11050522

- Meuwissen, T.; Hayes, B. & Goddard, M. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4): 1819–1829. Recuperado de <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11290733/> [20 de diciembre de 2020]
- Meuwissen, T.; Hayes, B. & Goddard, M. (2016). Genomic selection: A paradigm shift in animal breeding. *Animal frontiers*, 6(1): 6-14. doi: 10.2527/af.2016-0002
- Meyer, K. (1985). Maximum Likelihood Estimation of Variance Components for a Multivariate Mixed Model with Equal Design Matrices. *Biometrics*, 41(1). doi: 10.2307/2530651
- Misztal, I.; Aggrey, S.E. & Muir, W.M. (2013). Experiences with a single-step genome evaluation. *Poultry Science*, 92(9): 2530–2534. doi: 10.3382/ps.2012-02739
- Misztal, I.; Legarra, A. & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9): 4648-4655. doi: 10.3168/jds.2009-2064
- Misztal, I.; Tsuruta, S.; Lourenco, D.; Aguilar, I.; Legarra, A. & Vitezica, Z. (2015). Manual for BLUPF90 family of programs. Athens, GA: University of Georgia.
- Molina, A.; Muñoz, E.; Díaz, C.; Menéndez-Buxadera, A.; Ramón, M.; Sánchez, M. & Serradilla, J.M. (2018). Goat genomic selection: Impact of the integration of genomic information in the genetic evaluations of the Spanish Florida goats. *Small Ruminant Research*, 163: 72-75. doi: 10.1016/j.smallrumres.2017.12.010
- Morante R.; Burgos A. & Gutiérrez J.P. (2011) Producing alpaca fibre for the textile industry. En: Pérez-Cabal M.Á., Gutiérrez J.P., Cervantes I., Alcalde M.J. (Eds), *Fibre production in South American camelids and other fibre animals* (p. 35-40). Wageningen, Holanda: Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-727-1_3
- More, M.; Ponce, D.; Vivanco, W.; Asparrin, M. & Gutiérrez, G. (2017). Genetic parameters for fleece weight and fibre characteristics in huacaya alpacas. *Proceedings of World Congress on Genetics Applied to Livestock Production Digital Archive*, 11: 780-783. Recuperado de <http://www.wcgalp.org/proceedings/2018/genetic-parameters-fleece-weight-and-fibre-characteristics-huacaya-alpacas> [25 de diciembre de 2020]
- Morón, J.A.; Veli, E.A.; Membrillo, A.; Paredes, M.M. & Gutiérrez, G.A. (2020). Genetic diversity and validation of a microsatellite panel for parentage testing for alpacas

- (Vicugna pacos) on three Peruvian farms. *Small Ruminant Research*, 193: 106246. doi: 10.1016/j.smallrumres.2020.106246
- Mouresan, E.F.; Altarriba, J.; Moreno, C.; Munilla, S.; González-Rodríguez, A. & Varona, L. (2017). Performance of genomic selection under a single-step approach in autochthonous Spanish beef cattle populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 134(4): 289-299. doi: 10.1111/jbgs.12253
- Mrode, R.A. (2014). *Linear models for the prediction of animal breeding values* (3^o ed.). Tarxien, Malta: CABI.
- Mucha, A. & Janeczek, M. (2018). Morphological and elemental analysis of alpaca hair using scanning electron microscopy with energy-dispersive X-ray spectroscopy (SEM-EDX). *Medycyna Weterynaryjna*, 74(05): 295–300. doi: 10.21521/mw.6046
- Muir, W.M. (2007). Comparison of genomic and traditional BLUP-estimated breeding value accuracy and selection response under alternative trait and genomic parameters. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 124(6): 342-355. doi: 10.1111/j.1439-0388.2007.00700.x
- Muñoz, M.; Bozzi, R.; García-Casco, J.; Núñez, Y.; Ribani, A.; Franci, O. & Utzeri, V.J. (2019). Genomic diversity, linkage disequilibrium and selection signatures in European local pig breeds assessed with a high density SNP chip. *Scientific Reports*, 9(1): 13546. doi: 10.1038/s41598-019-49830-6
- Nguyen, T.T.; Bowman, P.J.; Haile-Mariam, M.; Pryce, J.E. & Hayes, B.J. (2016). Genomic selection for tolerance to heat stress in Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 99(4): 2849-2862. doi: 10.3168/jds.2015-9685
- Nielsen, B.; Ostersen, T.; Su, G.; Christensen, O.F. & Henryon, M. (2010). Use of genomic SNP information in pig breeding. *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 46. Recuperado de <http://www.wcgalp.org/proceedings/2010/use-genomic-snp-information-pig-breeding> [30 de octubre de 2020]
- Nilforooshan, M.A. (2020). Application of single-step GBLUP in New Zealand Romney sheep. *Animal Production Science*, 60(9): 1136-1144. doi: 10.1071/AN19315
- Nirea, K.G. & Meuwissen, T.H.E. (2017). Improving production efficiency in the presence of genotype by environment interactions in pig genomic selection breeding

- programmes. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 134(2): 119-128. doi: 10.1111/jbg.12250
- Oldenbroek, K. & van der Waaij, L. (2015). Textbook Animal Breeding and Genetics for BSc students. Centre for Genetic Resources. The Netherlands and Animal Breeding and Genomics Centre.
- Otto, G.; Roehe, R.; Looft, H.; Thoelking, L.; Knap, P.W.; Rothschild, M.F. & Kalm, E. (2007). Associations of DNA markers with meat quality traits in pigs with emphasis on drip loss. *Meat Science*, 75(2): 185-195. doi: 10.1016/j.meatsci.2006.03.022
- Paredes, M.M.; Membrillo, A.; Azor, P.J.; Machaca, J.E.; Torres, D. & Serrano, A.M. (2013). Genetic and phenotypic variation in five populations of Huacaya Alpacas (*Vicugna pacos*) from Peru. *Small Ruminant Research*, 111(1-3): 31-40. doi: 10.1016/j.smallrumres.2012.09.017
- Patry, C. & Ducrocq, V. (2011). Evidence of biases in genetic evaluations due to genomic preselection in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 94(2): 1011–1020. doi: 10.3168/jds.2010-3804
- Phua, S.H.; Hyndman, D.L.; Baird, H.J.; Auvray, B.; McEwan, J.C.; Lee, M.A. & Dodds, K.G. (2014). Towards genomic selection for facial eczema disease tolerance in the New Zealand sheep industry. *Animal Genetics*, 45(4): 559–564. doi: 10.1111/age.12167
- Pickering, N.K.; Oddy, V.H.; Basarab, J.; Cammack, K.; Hayes, B.; Hegarty, R.S. & de Haas, Y. (2015). Animal board invited review: genetic possibilities to reduce enteric methane emissions from ruminants. *Animal*, 9(9): 1431–1440. doi: 10.1017/S1751731115000968
- Pinares, R.; Cruz, A.; Morante, R.; Cervantes, I.; Burgos, A.; Gutiérrez, G. & Gutiérrez, J.P. (2019). Heredabilidad estimada de fibras meduladas en alpaca huacaya. En M. Gerken, C. Renieri, D. Allain, H. Galbraith, J. P. Gutiérrez, L. McKenna, R. Niznikowski y M. Wurzinger (Eds.), *Advances in Fibre Production Science in South American Camelids and other Fibre Animals* (p. 77-82). doi: 10.17875/gup2019-1158

- Ponce de León, F.A. & Gutierrez G.A. (2020). Genomics and animal production. I Congreso Internacional de Biotecnología e innovación (ICBi), Revista Peruana de Biología, 27(1): 15 – 20. doi: 10.15381/rpb.v27i1.17574
- Portillo, M.G. & Aranguren-Mendez, J.A. (2011). Selección genómica: técnica innovadora al servicio de la mejora genética. En C. González, N. Madrid y E. Soto (Eds), Innovación & Tecnología En La Ganadería Doble Propósito (p. 242–252). Maracaibo, Venezuela: Astro Data.
- Quispe, E.C.; Alfonso, L.; Flores, A.; Guillén, H. & Ramos, Y. (2009a). Bases para un programa de mejora de alpacas en la región altoandina de Huancavelica-Perú. Archivos de Zootecnia, 58(224): 705-716. doi: 10.4321/S0004-05922009000400008
- Quispe, E.C.; Gutiérrez, J.P. & Poma, A. (2012). Plan de mejoramiento genético para alpacas de color blanco en la Región de Huancavelica. Huancavelica, Perú: Nueva Imagen XXI E.I.R.L.
- Quispe, E.; Rodríguez, T.; Iñiguez, L. & Mueller, J. (2009b). Producción de fibra de alpaca, llama, vicuña y guanaco en Sudamérica. Animal Genetic Resources Information, 45: 1-14. doi: 10.1017/S1014233909990277
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Recuperado de <https://www.R-project.org/>.
- Rabier, C.E.; Barre, P.; Asp, T.; Charmet, G. & Mangin, B. (2016). On the Accuracy of Genomic Selection. PLOS ONE, 11(6): e0156086. doi: 10.1371/journal.pone.0156086
- Ramos, A.M.; Crooijmans, R.P.; Affara, N.A.; Amaral, A.J.; Archibald, A.L.; Beever, J.E. & Hansen, M.S. (2009). Design of a High Density SNP Genotyping Assay in the Pig Using SNPs Identified and Characterized by Next Generation Sequencing Technology. PLOS ONE 4(8): e6524. doi: 10.1371/journal.pone.0006524
- Ramos, M. (2014). Descripción del patrón de diferenciación longitudinal de los cromosomas de alpacas y llamas (Tesis Magíster, Universidad Nacional Mayor de San Marcos). Recuperada de <https://hdl.handle.net/20.500.12672/9921>

- Richardson, M.F.; Munyard, K.; Croft, L.J.; Allnut, T.R.; Jackling, F.; Alshanbari, F. & Raudsepp, T. (2019). Chromosome-level alpaca reference genome VicPac3.1 improves genomic insight into the biology of new world camelids. *Frontiers in Genetics*, 10: 586. doi: 10.3389/fgene.2019.00586
- Rupp, R.; Mucha, S.; Larroque, H.; McEwan, J. & Conington, J. (2016). Genomic application in sheep and goat breeding. *Animal Frontiers*, 6(1): 39-44. doi: 10.2527/af.2016-0006
- Sachidanandam, R.; Weissman, D.; Schmidt, S. C.; Kakol, J.M.; Stein, L.D.; Marth, G. & Altshuler, D. (2001). A map of human genome sequence variation containing 1.42 million single nucleotide polymorphisms. *Nature*, 409(6822): 928–933. doi: 10.1038/35057149
- Samore, A.B. & Fontanesi, L. (2016). Genomic selection in pigs: state of the art and perspectives. *Italian Journal of Animal Science*, 15(2): 211-232. doi: 10.1080/1828051X.2016.1172034
- Schaeffer, L.R.; Wilton, J.W. & Thompson, R. (1978). Simultaneous Estimation of Variance and Covariance Components from Multitrait Mixed Model Equations. *Biometrics*, 34(2). doi: 10.2307/2530010
- Schepers, J.M. & Weigel, K.A. (2012). Genomic selection in dairy cattle: Integration of DNA testing into breeding programs. *Animal Frontiers*, 2(1): 4-9. doi: 10.2527/af.2011-0032
- Silva, M.V.; dos Santos, D.J.; Boison, S.A.; Utsunomiya, A.T.; Carmo, A.S.; Sonstegard, T.S. & Van Tassell, C.P. (2014). The development of genomics applied to dairy breeding. *Livestock Science*, 166: 66-75. doi: 10.1016/j.livsci.2014.05.017
- Song, H.; Zhang, J.; Zhang, Q. & Ding, X. (2019). Using Different Single-Step Strategies to Improve the Efficiency of Genomic Prediction on Body Measurement Traits in Pig. *Frontiers in Genetics*, 9: 730. doi: 10.3389/fgene.2018.00730
- Spelman, R. J.; Hayes, B. J.; Berry, D. P. (2013). Use of molecular technologies for the advancement of animal breeding: genomic selection in dairy cattle populations in Australia, Ireland and New Zealand. *Animal Production Science*, 53(9): 869-875. doi: 10.1071/AN12304

- Teissier, M.; Larroque, H. & Robert-Granié, C. (2018). Weighted single-step genomic BLUP improves accuracy of genomic breeding values for protein content in French dairy goats: a quantitative trait influenced by a major gene. *Genetics Selection Evolution*, 50(1): 31. doi: 10.1186/s12711-018-0400-3
- Tellam, R.L.; Lemay, D.G.; Van Tassell, C.P.; Lewin, H.A.; Worley, K.C. & Elvik, C.G. (2009). Unlocking the bovine genome. *BMC Genomics*, 10(1): 1-4. doi: 10.1186/1471-2164-10-193
- Teneva, A. (2009). Molecular markers in animal genome analysis. *Biotechnology in Animal Husbandry*, 25(5-6-2): 1267-1284.
- Teng, J.; Gao, N.; Zhang, H.; Li, X.; Li, J.; Zhang, H. & Zhang, Z. (2019). Performance of whole genome prediction for growth traits in a crossbred chicken population. *Poultry Science*, 98(5): 1968-1975. doi: 10.3382/ps/pey604
- Van Eenennaam, A.L.; Weigel, K.A.; Young, A.E.; Cleveland, M.A. & Dekkers, J.C. (2014). Applied animal genomics: results from the field. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2(1): 105-139. doi: 10.1146/annurev-animal-022513-114119
- Vásquez, R.; Gómez-Quispe, O.E. & Quispe, E. (2015). Características Tecnológicas de la Fibra Blanca de Alpaca Huacaya en la Zona Altoandina de Apurímac: Technological Characteristics of the White Fibre of Huacaya Alpaca in Theandean Region of Apurimac. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 26(2): 213-220. doi: 10.15381/rivep.v26i2.11020
- Vignal, A.; Milan, D.; SanCristobal, M. & Eggen, A. (2002). A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics Selection Evolution*, 34(3): 275-305. doi: 10.1186/1297-9686-34-3-275
- Wang, X.; Wang, L. & Liu, X. (2003). The quality and processing performance of alpaca fibres. Canberra, Australia: Rural Industries Research and Development Corporation (RIRDC).
- Wellmann, R.; Preuß, S.; Tholen, E.; Heinkel, J.; Wimmers, K. & Bennewitz, J. (2013). Genomic selection using low density marker panels with application to a sire line in pigs. *Genetics Selection Evolution*, 45(1): 28. doi: 10.1186/1297-9686-45-28

- Wolc, A.; Kranis, A.; Arango, J.; Settar, P.; Fulton, J.E.; O'Sullivan, N.P. & Dekkers, J.C.M. (2016). Implementation of genomic selection in the poultry industry. *Animal Frontiers*, 6(1): 23-31. doi: 10.2527/af.2016-0004
- Wolc, A.; Zhao, H.H.; Arango, J.; Settar, P.; Fulton, J.E.; O'sullivan, N.P. & Dekkers, J. (2015). Response and inbreeding from a genomic selection experiment in layer chickens. *Genetics Selection Evolution*, 47(1): 59. doi: 10.1186/s12711-015-0133-5
- Wu, H.; X.; Guang, Al-Fageeh, M.; Cao, J.; Pan, S.; Zhou, H. & Wang, J. (2014). Camelid genomes reveal evolution and adaptation to desert environments. *Nature Communications*, 5: 5188. doi: 10.1038/ncomms6188
- Yalta, C.; Sotil, G. & Veli, E. (2014). Variabilidad genética y detección de error en filiación utilizando microsatélites en dos rebaños de alpacas Huacaya (*Vicugna pacos*). *Salud y Tecnología Veterinaria*, 2: 134-145. doi: 10.20453/stv.v2i2.2253
- Yoshida, G.M.; Carvalheiro, R.; Rodríguez, F.H.; Lhorente, J.P. & Yáñez, J.M. (2019). Single-step genomic evaluation improves accuracy of breeding value predictions for resistance to infectious pancreatic necrosis virus in rainbow trout. *Genomics*, 111(2): 127–132. doi: 10.1016/j.ygeno.2018.01.008
- Zhang, J.; Wang, J.; Li, Q.; Wang, Q.; Wen, J. & Zhao, G. (2020). Comparison of the Efficiency of BLUP and GBLUP in Genomic Prediction of Immune Traits in Chickens. *Animals*, 10(3): 419. doi: 10.3390/ani10030419
- Zhang, Z.; Xu, Z.Q.; Luo, Y.Y.; Zhang, H.B.; Gao, N.; He, J.L. & Zhang, X.Q. (2017). Whole genomic prediction of growth and carcass traits in a Chinese quality chicken population. *Journal of Animal Science*, 95(1): 72-80. doi: 10.2527/jas.2016.0823

VIII. ANEXOS

Anexo 1: Modelo de archivo de pedigrí, con datos genealógicos recodificados.

ID	Padre	Madre
1	0	0
2	0	0
3	0	0
4	0	0
5	0	0
6	0	0
7	0	0
8	0	0
9	0	0
10	0	0
11	0	0
12	0	0
13	0	0
14	0	0
15	0	0
16	0	0
17	0	0
18	0	0
19	0	0
20	0	0
21	0	0
22	0	0
23	0	0
24	0	0
25	0	0
26	0	0
27	0	0
28	0	0
29	0	0
30	0	0
31	0	0
32	0	0
33	0	0
34	0	0
35	0	0
36	0	0

Anexo 2: Modelo de archivo de datos de fibra

FD	SD	PM	EDAD	EDAD2	COLOR	SEXLACT	AÑO	ID_ENDOG	ID_SNP
24.29	5.63	-9999	4323	18688329	1	11	2004	1	-9999
24.97	6.17	-9999	4938	24383844	1	11	2005	1	-9999
19.84	4.11	-9999	3446	11874916	3	22	2002	2	-9999
20.97	4.38	-9999	3993	15944049	1	21	2003	3	-9999
21.79	4.48	-9999	4658	21696964	1	21	2005	3	-9999
25.94	5.17	-9999	4994	24940036	1	22	2006	3	-9999
24.22	4.49	-9999	5766	33246756	1	22	2008	3	-9999
23.22	5.07	-9999	6150	37822500	1	21	2009	3	-9999
23.78	4.95	-9999	6494	42172036	1	22	2010	3	-9999
24.31	4.87	-9999	6870	47196900	1	22	2011	3	-9999
24.86	5.42	-9999	7212	52012944	1	21	2012	3	-9999
23.63	4.91	-9999	3402	11573604	1	21	2002	4	-9999
22.82	4.79	-9999	4170	17388900	1	22	2005	4	-9999
24.00	4.90	-9999	4442	19731364	1	22	2005	4	-9999
23.04	4.52	-9999	4685	21949225	1	22	2006	4	-9999
19.32	3.91	-9999	3400	11560000	1	21	2002	5	-9999
20.14	4.08	-9999	4440	19713600	1	22	2005	5	-9999
27.31	6.70	-9999	4775	22800625	1	22	2006	5	-9999
25.61	6.47	-9999	5164	26666896	1	22	2007	5	-9999
23.35	5.36	-9999	5547	30769209	1	22	2008	5	-9999
20.16	4.10	-9999	3081	9492561	8	22	2002	6	-9999
22.46	3.82	-9999	4436	19678096	8	22	2005	6	-9999
25.96	4.55	-9999	4771	22762441	8	22	2006	6	-9999
25.18	4.06	-9999	5161	26635921	8	22	2007	6	-9999
24.68	4.22	-9999	5542	30713764	8	22	2008	6	-9999
26.34	4.75	-9999	5929	35153041	8	21	2009	6	-9999
36.38	8.52	-9999	6272	39337984	8	21	2010	6	-9999
22.73	5.45	-9999	3628	13162384	1	22	2003	7	-9999
23.70	5.84	-9999	4294	18438436	1	21	2005	7	-9999
30.44	7.06	-9999	4628	21418384	1	22	2006	7	-9999
27.33	6.20	-9999	5012	25120144	1	22	2007	7	-9999
26.01	7.46	-9999	5401	29170801	1	21	2008	7	-9999
21.73	4.06	-9999	4285	18361225	1	21	2005	8	-9999
23.12	5.13	-9999	4294	18438436	1	21	2005	8	-9999
29.11	5.19	-9999	4628	21418384	1	21	2006	8	-9999
21.17	4.13	-9999	2899	8404201	1	22	2002	9	-9999

Anexo 3: Modelo de archivo de marcadores tipo polimorfismos de nucleótido simple

7324	00001010100000000001001200102000001010101101121010020001100021000001010102
2562	21001011110111001201111211100210000100001000000100001000001100022000000020
7301	010011001011101001010101000012112000100000000010000120010001111001102000002
4318	00000000001220000000000120022021100210000100010001020000002210001211001011
7781	10001110100110100001101110000010000100001000100105111000011100001001000001
2256	10002010010000000100000100000100000010101100012010110010100010100001000001
3794	0001111001111010001000110012101110011001101011201110000001110105010000121
3769	0010000000111001000011111011101110101000000100002010000001100002110001011
7220	00100110010110210000100000000010110101000000101000001550001200111100000121
8850	00010110001220100010000010011021100200000010000101021000002100002101001112
9137	00001010000110000000112210001011001110001100002120010000001121000001100001
9412	00001110101110000001101110011011001100001000100101010001011100001010011000
9579	00011120100110200011501000020010002100002010012010110001001111100010000010
9636	10020001011220100010000000011021100200100010000001010000002110011000001011
7052	00020010010220000010000100010020100210010110001002011000002110001010000111
9582	01011110100110000101111200101110101110001100000002011100001110011020000010
2603	01011110000111000110100200102111001120001210000021010000001020020011000021
9192	00011010001110000000101200011011001110011100002002010000001120000011000021
9237	00000020001220000000000220001021100210101101112210000000102210100011000001
9359	00011010011110100100002100010110001110111101111001021011101110001001001011
9244	00011020000110100000000100000110101110101100011011011010101110011110000111
7114	10002211210001100002211200201100002010102100010000002101100010011021010011
7232	11011020010110101100211101000110001100101001010000011010111100011010000111
9593	00001000001110100000011010011111100100000000000002021010001100002111001011
8723	00010110011220000000001010021021100200000000000001020000002211001101001002

Anexo 4: Código en R para estimar la predicción de los datos deregresados

```
rm(list=ls())
setwd(" ")

library(readxl)
fibrahu <- read_excel("pedigree2.xlsx", sheet="fibrahu2",
                    na="-9999", col_names = T)

library(stats)
attach(fibrahu)
names(fibrahu)

model1<-lm(FD~EDAD2+COLOR+SEXLACT+ AÑO, data=fibrahu)
model2<-lm(FD~EDAD2+factor(COLOR) + factor(SEXLACT)+ factor(AÑO), data=fibrahu)
model3<-glm(FD~EDAD2+COLOR+SEXLACT+ AÑO, data=fibrahu)
model4<-glm(FD~EDAD2+factor(COLOR)+factor(SEXLACT)+ factor(AÑO)
            , data=fibrahu)

model5<-lm(SD~EDAD2+factor(COLOR) + factor(SEXLACT)+ factor(AÑO), data=fibrahu)
model6<-lm(PM~EDAD2+factor(COLOR) + factor(SEXLACT)+ factor(AÑO), data=fibrahu)

summary(model1)
summary(model2)
summary(model3)
summary(model4)
summary(model5)
summary(model6)

fibrahu$fittedvaluesfd=model2$fitted.values
fibrahu$residualsfd=model2$residuals
fibrahu$fittedvaluesd=model5$fitted.values
fibrahu$residualsd=model5$residuals
fibrahu$fittedvaluespm=model6$fitted.values
fibrahu$residualspm=model6$residuals

write.table(fibrahu, "pedigree_reg.csv", sep=";", row.names = F, col.names = T)

medula<-data.frame(model6$fitted.values,
                  model6$residuals)
write.table(medula, "medulacion.csv", sep=";", row.names = F, col.names = T)
```

Anexo 5: Plantilla del archivo de parámetros para la estimación del mérito genético mediante la metodología BLUP

```

# BLUPF90 parameter file created by RENF90
DATAFILE
  renf90.dat
NUMBER_OF_TRAITS
  3
NUMBER_OF_EFFECTS
  6
OBSERVATION(S)
  1 2 3
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS
TYPE_OF_EFFECT[EFFECT NESTED]
  4 4 4      6976 cross
  4 4 4      6976 cross
  5 5 5 1 cov
  6 6 6      9 cross
  7 7 7      3 cross
  8 8 8      19 cross
RANDOM_RESIDUAL_VALUES
  1.0000      0.10000      0.10000
  0.10000      1.0000      0.10000
  0.10000      0.10000      1.0000
RANDOM_GROUP
  1
RANDOM_TYPE
  add_an_upginb
FILE
renadd01.ped
(CO)VARIANCES
  1.0000      0.10000      0.10000
  0.10000      1.0000      0.10000
  0.10000      0.10000      1.0000
RANDOM_GROUP
  2
RANDOM_TYPE
  diagonal
FILE
(CO)VARIANCES
  1.0000      0.10000      0.10000
  0.10000      1.0000      0.10000
  0.10000      0.10000      1.0000
OPTION missing -9999

```


Anexo 6: Plantilla del archivo de parámetros para la estimación del mérito genómico mediante la metodología ss-GBLUP, señalando el archivo de marcadores

```
# BLUPF90 parameter file created by RENF90
DATAFILE
  renf90.dat
NUMBER_OF_TRAITS
  3
NUMBER_OF_EFFECTS
  6
OBSERVATION(S)
  1 2 3
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS
TYPE_OF_EFFECT[EFFECT NESTED]
  4 4 4 7012 cross
  4 4 4 7012 cross
  5 5 5 1 cov
  6 6 6 9 cross
  7 7 7 3 cross
  8 8 8 19 cross
RANDOM_RESIDUAL_VALUES
  1.0000 0.10000 0.10000
  0.10000 1.0000 0.10000
  0.10000 0.10000 1.0000
RANDOM_GROUP
  1
RANDOM_TYPE
  add_an_upginb
FILE
  renadd01.ped
(CO)VARIANCES
  1.0000 0.10000 0.10000
  0.10000 1.0000 0.10000
  0.10000 0.10000 1.0000
RANDOM_GROUP
  2
RANDOM_TYPE
  diagonal
FILE

(CO)VARIANCES
  1.0000 0.10000 0.10000
  0.10000 1.0000 0.10000
  0.10000 0.10000 1.0000
OPTION SNP_file snp60624ord.txt
OPTION missing -9999
```