



Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Genómica Computacional | 2402
Sánchez Castro Gustavo
Reyes Ramos Luz Maria
14 de junio de 2024



Índice

1. Introducción	2
2. Objetivo	3
3. Materiales y Métodos	3
4. Resultados	7
5. Discusión	12
6. Conclusiones	12

Resumen

Este estudio compara la evolución del jabalí salvaje (*Sus scrofa*) y el cerdo doméstico (*Sus scrofa domesticus*) a través del análisis de ADN mitocondrial. Se realiza un alineamiento de secuencias de varias especies para investigar las diferencias genéticas y su relación con la domesticación.

1. Introducción

La domesticación de animales ha sido un proceso fundamental en la evolución de las civilizaciones humanas, proporcionando recursos esenciales tales como alimento, trabajo y compañía. Este proceso, que implica la cría y selección de animales con características deseadas, ha llevado a cambios significativos en la variabilidad genética de las especies domesticadas en comparación con sus contrapartes salvajes. En particular, el cerdo doméstico (*Sus scrofa domesticus*) y su ancestro, el jabalí (*Sus scrofa*), ofrecen un modelo excelente de estudio, sobre cómo la domesticación afecta la estructura genética de una especie.

Estudios previos ya han demostrado que la domesticación puede reducir significativamente la variabilidad genética, ya que los humanos seleccionan para características específicas, lo que lleva a la fijación de ciertos alelos y la pérdida de otros [4, 7]. Este fenómeno se observa tanto a nivel nuclear como mitocondrial, siendo este último crucial para entender las relaciones evolutivas y la historia poblacional; ya que, el ADN mitocondrial (ADNmt) se transmite exclusivamente por vía materna en la mayoría de las especies, incluyendo mamíferos como los cerdos y los jabalíes. Esta característica única significa que las variaciones genéticas en el ADNmt reflejan directamente la historia evolutiva de las líneas maternas a lo largo del tiempo. Durante la reproducción sexual, el ADN mitocondrial se hereda únicamente de la madre al hijo, sin recombinación genética significativa, simplificando el seguimiento de los linajes maternos sin la complejidad de la mezcla de ADN de múltiples ascendencias. Por otro lado, el ADN mitocondrial experimenta tasas de mutación más altas en comparación con el ADN nuclear. Esta alta tasa de mutación se debe a la menor capacidad de reparación de errores del ADNmt y a su exposición continua a radicales libres dentro de las mitocondrias durante el proceso de respiración celular. Las mutaciones ocurren con mayor frecuencia en comparación con el ADN nuclear, lo que proporciona una mayor resolución temporal para estudios evolutivos a escalas de tiempo más cortas. Así mismo también, debido a su herencia materna y alta tasa de mutación, es una herramienta fundamental para reconstruir relaciones evolutivas entre especies y poblaciones. Los cambios en el ADNmt a lo largo del tiempo permiten trazar patrones de dispersión, migración y divergencia poblacional. Esto es especialmente útil en estudios de domesticación, donde se puede comparar la diversidad genética entre poblaciones domesticadas y sus ancestros silvestres, como los jabalíes.

Este trabajo busca responder dos preguntas clave: ¿Cuáles son las principales diferencias genéticas entre el jabalí salvaje y el cerdo doméstico a nivel mitocondrial? y ¿Cómo ha influido la domesticación en la variabilidad genética del cerdo?

Entender las diferencias genéticas entre jabalíes y cerdos domésticos puede ser importante para la conservación y la cría efectiva de estas especies. Algunos estudios han mostrado que la baja diversidad genética en los cerdos domésticos puede hacerlos más susceptibles a adquirir enfermedades y menos capaces de adaptarse a cambios ambientales imprevistos [6]. Esta vulnerabilidad subraya la importancia crítica de mantener y promover la variabilidad genética dentro de las poblaciones domésticas. Incrementar la diversidad genética no solo para mejorar la salud general de los cerdos domésticos, sino también para fortalecer su capacidad de adaptación a diferentes entornos y condiciones adversas, asegurando así su sostenibilidad a largo plazo. Además, la preservación de una alta variabilidad genética puede proporcionar una base más robusta para la selección de características beneficiosas en futuros programas de cría agrícola[5]. Por lo tanto, adoptar estrategias que fomenten y mantengan la diversidad genética es esencial para la gestión sostenible de las poblaciones de cerdos domésticos.

2. Objetivo

Este proyecto tiene como objetivo analizar el ADN mitocondrial para comparar la variabilidad genética entre jabalíes (*Sus scrofa*) y cerdos de granja (*Sus scrofa domesticus*). Se caracterizarán inserciones, deleciones y sustituciones mediante herramientas bioinformáticas para detectar variaciones genéticas. Además, se evaluará la diversidad haplotípica y nucleotídica en cada población, construyendo un árbol filogenético robusto para visualizar las relaciones evolutivas entre las secuencias. Se investigará cómo la domesticación ha afectado la estructura genética del ADN mitocondrial en cerdos de granja en comparación con jabalíes, utilizando análisis filogenéticos y estadísticos. La validación de los resultados se realizará integrando datos complementarios y métodos adicionales para asegurar la fiabilidad de las conclusiones obtenidas del estudio comparativo.

3. Materiales y Métodos

1. Datos

Secuencias de ADN mitocondrial de tres jabalíes específicos (*Sus scrofa*) y dos cerdos de granja (*Sus scrofa domesticus*) fueron descargadas de GenBank para su análisis comparativo. Las secuencias seleccionadas fueron las siguientes:

- FJ237001.1: *Sus scrofa* breed European wild boar haplotype WB4 mitochondrion complete genome
- FJ237002.1: *Sus scrofa* breed European wild boar haplotype WB5 mitochondrion complete genome
- FJ237003.1: *Sus scrofa* breed European wild boar haplotype WB6 mitochondrion complete genome
- NC_012095.1: *Sus scrofa domesticus* mitochondrion complete genome
- AP003428.1: *Sus scrofa domestica* mitochondrial DNA complete genome

2. Alineamiento de Secuencias:

Las secuencias fueron alineadas utilizando el software MEGA (v11.3) con el programa Clustal X para garantizar una alineación precisa y robusta.

Esta herramienta bioinformática comienza alineando las secuencias más similares y ajusta progresivamente las más divergentes para maximizar la coincidencia a lo largo de su longitud. Durante este proceso, se calculan matrices de similitud que evalúan la homología entre bases, crucial para identificar regiones conservadas y variables. MEGA optimiza automáticamente los parámetros del algoritmo, como las penalizaciones por apertura y extensión de brechas, adaptándolos según las características específicas de las secuencias y el modelo de sustitución seleccionado. Finalmente, el software permite la visualización detallada del alineamiento resultante, facilitando la evaluación de la calidad y la precisión del alineamiento mediante análisis comparativos de homología entre las secuencias alineadas.

Este proceso aseguró la comparabilidad de las secuencias a lo largo de su longitud mitocondrial.



Figura 1: Múltiple alineamiento se las 5 secuencias genéticas

3. Identificación y Caracterización de Variantes Genéticas:

Se desarrolló un script utilizando BioPython y pandas para identificar y caracterizar variantes genéticas en secuencias alineadas de ADN mitocondrial.

El script desarrollado analiza las secuencias alineadas de ADN mitocondrial con el fin de identificar y caracterizar variantes genéticas. Comienza cargando el archivo FASTA que contiene las secuencias alineadas, utilizando BioPython para manejar la lectura y manipulación de estos datos.

Para cada posición en el alineamiento, el script examina las bases nucleotídicas en todas las secuencias. Compara cada base con la base de referencia, que es la primera secuencia del alineamiento, para determinar si hay inserciones, deleciones o sustituciones. Una inserción se detecta cuando una secuencia tiene una base adicional en comparación con la base de referencia en esa posición. Por otro lado, se registra una deleción si una secuencia tiene una base faltante en comparación con la base de referencia. Finalmente, una sustitución se identifica cuando una secuencia tiene una base diferente a la base de referencia en esa posición específica.

Así, cada variante genética identificada se caracteriza mediante:

- La posición exacta en el genoma mitocondrial.
- El tipo de variante (inserción, deleción o sustitución).
- Una descripción detallada que especifica qué base se insertó, eliminó o sustituyó en esa posición.

Todas las variantes se recopilan en una lista y luego se convierten en un DataFrame de pandas para una organización estructurada de los datos. Este DataFrame se guarda como un archivo CSV para permitir un análisis más detallado que se utiliza en los puntos posteriores, así como la posterior visualización de las variantes identificadas.

4. Análisis de Frecuencias de Variantes:

Se calcularon las frecuencias de cada tipo de variante (inserciones, deleciones, sustituciones) en las secuencias de jabalíes y cerdos domésticos utilizando pandas .

El script implementado compara las frecuencias de diferentes tipos de variantes genéticas (inserciones, deleciones y sustituciones) entre dos grupos de secuencias genéticas: jabalíes y cerdos domésticos. Primero, se cargan los datos desde un archivo CSV que contiene las variantes organizadas (generado con el scrpt del punto anterior). Luego, se agrupan y cuentan las frecuencias de cada tipo de variante por ID de secuencia. Se agrega una fila adicional para mostrar la suma total de variantes por tipo, proporcionando una visión general de las frecuencias.

Posteriormente, se filtran las variantes genéticas correspondientes a jabalíes y cerdos domésticos utilizando listas de IDs de secuencias específicas. Se calculan las frecuencias de cada tipo de variante para ambos grupos, construyendo así una tabla de contingencia que muestra las frecuencias observadas.

Para determinar si hay diferencias significativas entre las frecuencias de variantes en jabalíes y cerdos domésticos, se realiza una prueba de chi-cuadrado. Esta prueba estadística permite evaluar si las diferencias observadas son significativas o si podrían haber ocurrido por azar. Los resultados de la

prueba incluyen el valor de chi-cuadrado, el valor p y los grados de libertad. Si el valor p es menor que el nivel de significancia predefinido (0.05), se concluye que hay suficiente evidencia para rechazar la hipótesis nula, indicando diferencias significativas entre los dos grupos.

El chi-cuadrado se calcula así:

Construcción de la Tabla de Contingencia: La tabla de contingencia muestra las frecuencias observadas O_{ij} para cada categoría en ambos grupos.

Cálculo de las Frecuencias Esperadas: Las frecuencias esperadas E_{ij} se calculan bajo la hipótesis nula (no hay diferencias significativas entre las distribuciones de los grupos). La fórmula es:

$$E_{ij} = \frac{(\text{total de fila } i) \times (\text{total de columna } j)}{\text{total general}}$$

donde:

- *total de fila i* es la suma de las observaciones en la fila i .
- *total de columna j* es la suma de las observaciones en la columna j .
- *total general* es la suma de todas las observaciones en la tabla.

Cálculo de la Estadística Chi-Cuadrado: La estadística chi-cuadrado χ^2 se calcula sumando las diferencias al cuadrado entre las frecuencias observadas O_{ij} y las frecuencias esperadas E_{ij} , divididas por las frecuencias esperadas:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O_{ij} - E_{ij})^2}{E_{ij}}$$

donde:

- O_{ij} es la frecuencia observada en la celda en la fila i y la columna j .
- E_{ij} es la frecuencia esperada en la celda en la fila i y la columna j .

Cálculo de los Grados de Libertad: Los grados de libertad df para la prueba chi-cuadrado se calculan como:

$$df = (r - 1) \times (c - 1)$$

donde:

- r es el número de filas en la tabla de contingencia.
- c es el número de columnas en la tabla de contingencia.

5. Construcción del Árbol Filogenético:

Se empleó el método de máxima verosimilitud implementado en MEGA para construir un árbol filogenético. Este árbol fue visualizado y analizado para inferir las relaciones evolutivas entre los haplotipos de jabalíes y cerdos de granja, proporcionando así una perspectiva de la divergencia genética y las conexiones evolutivas entre las poblaciones estudiadas.

Esta herramienta, emplea el método de máxima verosimilitud para la construcción de árboles filogenéticos. Primero, se selecciona un modelo de sustitución de nucleótidos, como HKY85 o GTR, para modelar la evolución molecular de las secuencias analizadas. Este modelo permite capturar patrones complejos de cambio genético a lo largo del tiempo. Posteriormente, MEGA realiza una estimación automática de los parámetros del modelo a partir de las secuencias alineadas, ajustando tasas de sustitución y proporciones de bases de acuerdo con los datos observados.

Una vez establecidos los parámetros del modelo, se procede a la búsqueda del árbol filogenético óptimo mediante un enfoque exhaustivo; lo que implica evaluar múltiples topologías de árbol para

determinar cuál maximiza la verosimilitud bajo el modelo seleccionado. La optimización busca encontrar la configuración que mejor explique las relaciones evolutivas entre los haplotipos de jabalíes y cerdos de granja, considerando las secuencias y las reglas de evolución definidas por el modelo.

Además de la búsqueda del árbol óptimo, también ofrece herramientas para evaluar la robustez del árbol obtenido. Utiliza análisis de bootstrap, una técnica de remuestreo estadístico, para generar múltiples réplicas de los datos y reconstruir árboles para cada réplica. Este proceso permite calcular valores de soporte para cada nodo del árbol final, indicando la confianza en las agrupaciones filogenéticas observadas.

6. Evaluación de la Diversidad Genética

Se calcularon medidas de variabilidad genética, incluyendo la diversidad haplotípica y nucleotídica, dentro de cada grupo (jabalíes vs. cerdos domésticos). Estas medidas permitieron evaluar cómo la domesticación ha influido en la variabilidad genética del cerdo en comparación con sus ancestros salvajes.

La diversidad haplotípica se calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$h = \left(\frac{n}{n-1} \right) \left(1 - \sum_{i=1}^k f_i^2 \right)$$

Donde:

- n es el número total de secuencias en el grupo (jabalíes o cerdos domésticos).
- k es el número de haplotipos únicos en el grupo.
- f_i es la frecuencia del haplotipo i en el grupo.

Diversidad Nucleotídica:

La diversidad nucleotídica se calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$\pi = \frac{\sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n d_{ij}}{L \cdot \frac{n(n-1)}{2}}$$

Donde: - n es el número de secuencias en el grupo.

- L es la longitud de las secuencias alineadas.

- d_{ij} es el número de diferencias nucleotídicas entre las secuencias i y j .

En el script realizado, estas medidas se calculan para grupos específicos de secuencias de jabalíes y cerdos domésticos, utilizando BioPython y herramientas estadísticas para el análisis de datos genéticos. Los resultados se imprimen y también se visualizan en gráficos de barras y radar para comparar la diversidad genética entre los dos grupos.

4. Resultados

• Identificación y Caracterización de Variantes Genéticas

Se identificaron un total de 371 variantes genéticas en las secuencias de ADN mitocondrial de jabalíes salvajes y cerdos domésticos. Estas variantes fueron clasificadas en inserciones, deleciones y sustituciones, y se caracterizaron por su ubicación precisa en el genoma mitocondrial. Las deleciones fueron las variantes más comunes, seguidas por las sustituciones y luego las inserciones. Se observaron diferencias significativas en la distribución de tipos de variantes entre jabalíes y cerdos domésticos.

Cuadro 1: Frecuencias de Variantes por Tipo y Población

ID de Secuencia	AP003428.1	FJ237001.1	FJ237002.1	NC_012095.1
Delección	170	0	0	170
Inserción	0	1	1	0
Sustitución	16	15	14	16
Total	186	16	15	186

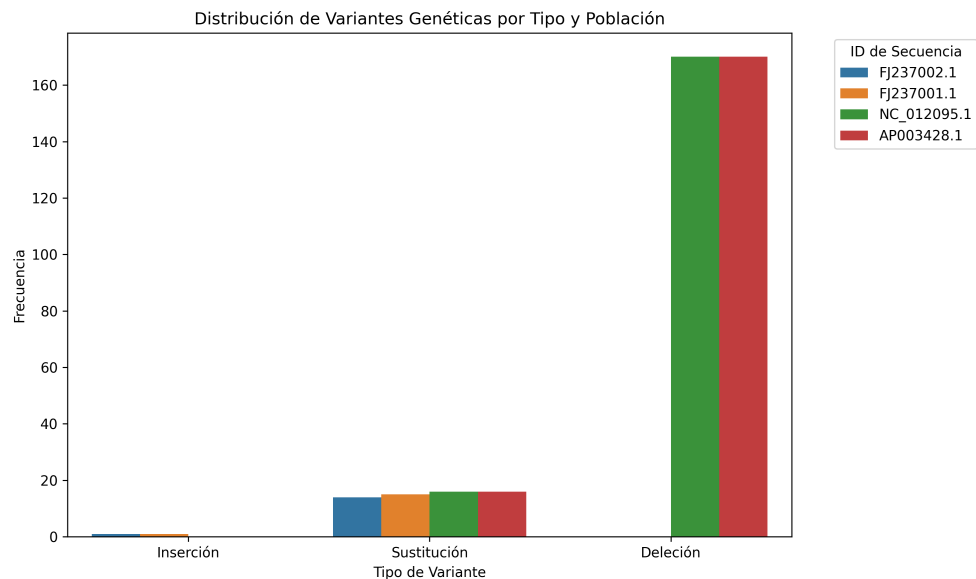


Figura 2: Distribución de variantes genéticas por tipo (inserción, delección y sustitución) en secuencias de ADN mitocondrial de jabalíes y cerdos domésticos. La leyenda muestra la asignación de cada tipo de variante a las secuencias correspondientes

- **Análisis de Frecuencias de Variantes**

Se compararon las frecuencias de variantes entre jabalíes y cerdos domésticos, revelando patrones distintos en la prevalencia de diferentes tipos de variantes genéticas. Específicamente, se encontró que las deleciones fueron considerablemente más frecuentes en los cerdos domésticos (340 eventos) en comparación con los jabalíes. En contraste, las sustituciones mostraron una distribución más equitativa entre ambas poblaciones. El análisis estadístico mediante una tabla de contingencia y la prueba de chi-cuadrado ($\chi^2 = 188,75$, $p \leq 0,05$) indicó diferencias significativas en las frecuencias observadas, lo cual sugiere que las variaciones genéticas entre jabalíes y cerdos domésticos son estadísticamente significativas.

De manera, que los resultados resaltan la influencia de la domesticación en la estructura genética de los cerdos, con implicaciones importantes para la genética y la conservación de estas especies.

Cuadro 2: Tabla de Contingencia (Frecuencias Observadas)

Tipo de Variante	Jabalíes	Cerdos Domésticos
Inserción	2.0	0.0
Sustitución	29.0	32.0
Delección	0.0	340.0

- **Evaluación de la Diversidad Genética**

Se evaluó la diversidad genética entre jabalíes (*Sus scrofa*) y cerdos domésticos (*Sus scrofa domesticus*) mediante el análisis de secuencias de ADN alineadas. Los jabalíes exhibieron una diversidad haplotípica notablemente alta, con un total de 3 haplotipos identificados y una diversidad haplotípica de 1.0. En contraste, los cerdos domésticos mostraron una diversidad haplotípica reducida, predominando un solo haplotipo con una diversidad haplotípica de 0.0 (3).

En términos de diversidad nucleotídica, los jabalíes presentaron una mayor variabilidad genética con una diversidad nucleotídica de 0.0006296, mientras que los cerdos domésticos mostraron una diversidad nucleotídica nula (4).

Este patrón sugiere un efecto significativo de la domesticación en la reducción de la diversidad genética en la población de cerdos domésticos comparada con sus contrapartes salvajes.

Además, la diversidad nucleotídica, que refleja las diferencias en la secuencia de nucleótidos entre las secuencias alineadas, también fue más alta en los jabalíes en comparación con los cerdos domésticos, respaldando aún más la influencia de la domesticación en la variabilidad genética.

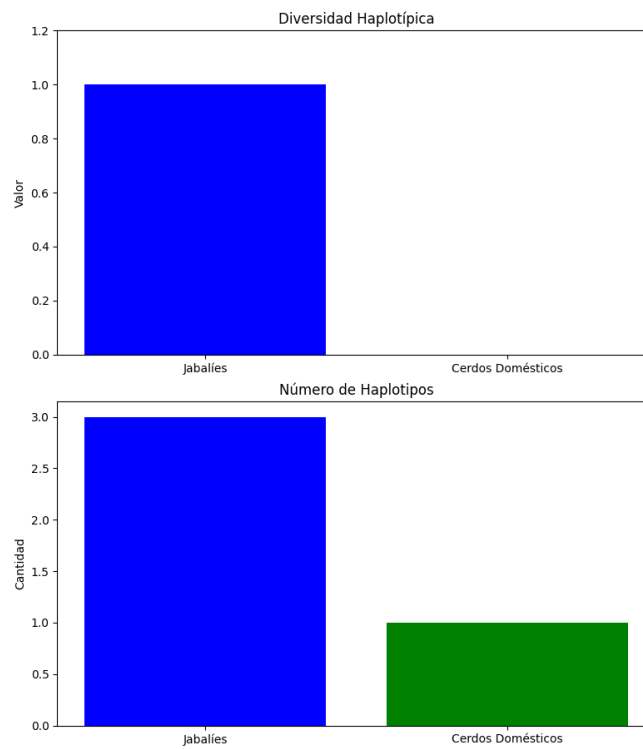


Figura 3: Comparación de la Diversidad Haplotípica y Número de Haplotipos entre Jabalíes y Cerdos Domésticos. Se observa que los jabalíes presentan una diversidad haplotípica más alta con múltiples haplotipos, mientras que los cerdos domésticos muestran una diversidad haplotípica reducida con predominancia de un solo haplotipo.

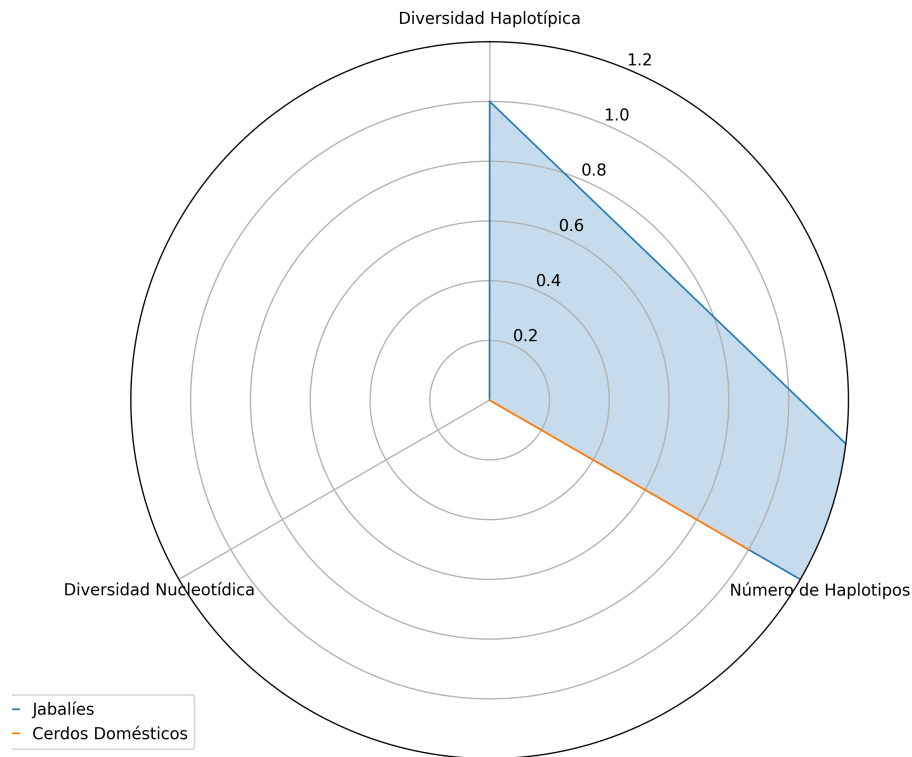


Figura 4: Comparación de la Diversidad Nucleotídica entre Jabalíes y Cerdos Domésticos. Los jabalíes exhiben una diversidad nucleotídica significativa, indicando mayor variabilidad genética en comparación con los cerdos domésticos, que muestran una diversidad nucleotídica más limitada.

• Árbol Filogenético

Clado de Jabalíes Europeos (*Sus scrofa*):

- Este clado agrupa tres secuencias de jabalíes europeos: FJ237001.1, FJ237002.1 y FJ237003.1.
- Las secuencias presentan una alta similitud genética, lo que refleja la baja variabilidad genética entre los jabalíes europeos estudiados.
- La cercanía entre estos haplotipos sugiere una divergencia reciente y una estructura genética relativamente conservada en las poblaciones de jabalíes europeos.

Clado de Cerdos Domésticos (*Sus scrofa domesticus*):

- Este clado incluye dos secuencias de cerdos domésticos: NC_012095.1 y AP003428.1.
- Las secuencias de cerdos domésticos se agrupan estrechamente, indicando una mayor similitud genética dentro de las poblaciones domésticas en comparación con los jabalíes.

Distancias genéticas:

- Distancia entre Clados: La distancia genética entre los clados de jabalíes y cerdos domésticos es notable, lo que sugiere una divergencia significativa entre las poblaciones salvajes y domesticadas.

- Diversidad dentro de Clados: Dentro del clado de jabalíes, las secuencias están más dispersas en comparación con las de los cerdos domésticos, indicando una mayor diversidad genética entre los jabalíes. En contraste, las secuencias de cerdos domésticos muestran menor diversidad interna, reflejando un cuello de botella genético probablemente debido a la selección artificial y la cría controlada durante el proceso de domesticación.

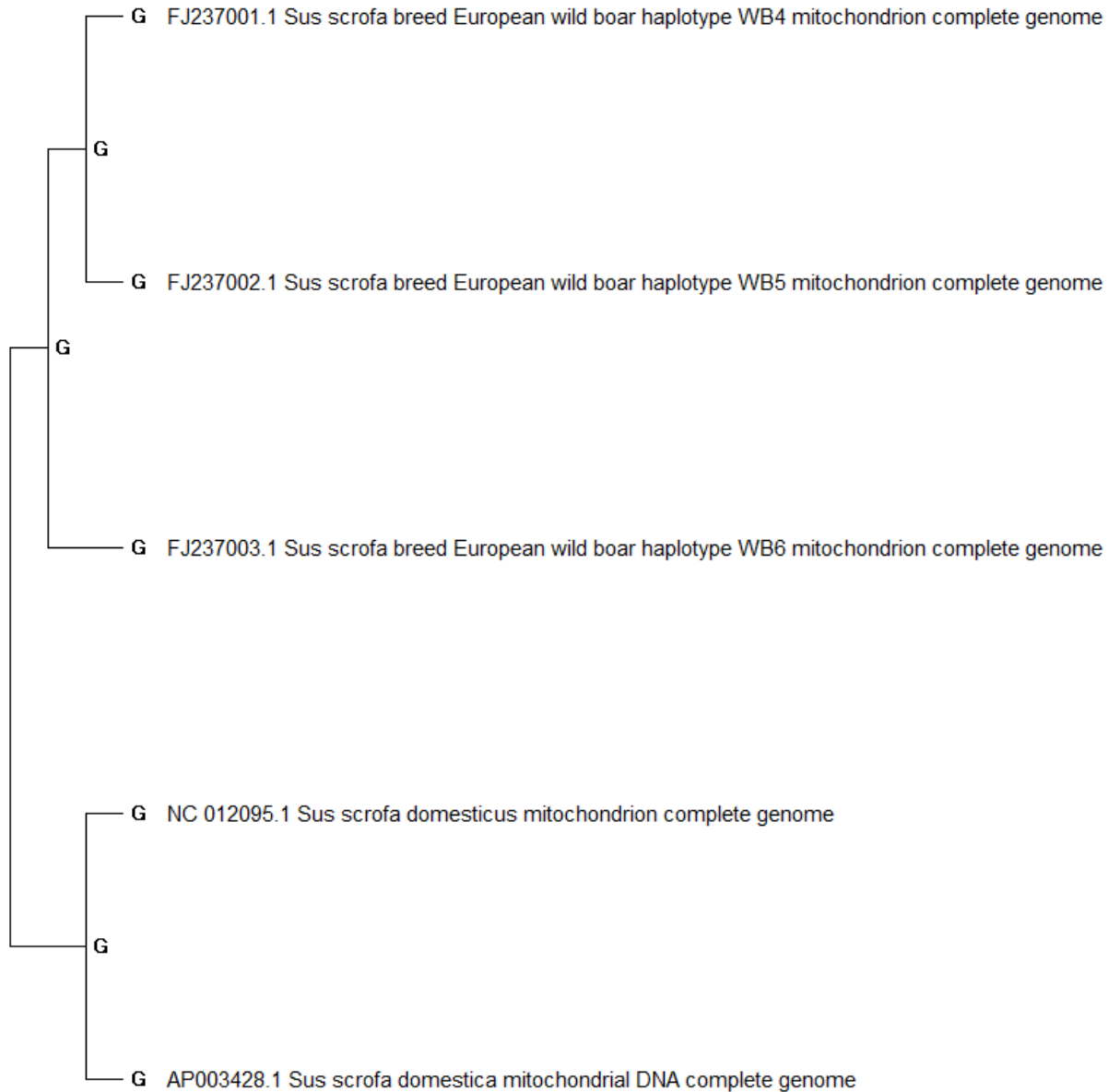


Figura 5: Árbol filogenético que muestra la relación evolutiva entre diferentes haplotipos de *Sus scrofa*. Los haplotipos WB4, WB5 y WB6 corresponden a cerdos salvajes europeos (*Sus scrofa* breed European wild boar), mientras que los otros dos corresponden a cerdos domésticos (*Sus scrofa* domesticus). La relación genética se basa en los genomas completos de mitocondrias

5. Discusión

Diferencias Genéticas Entre Jabalíes Salvajes y Cerdos Domésticos

El análisis de las variantes genéticas mostró diferencias palpables entre las poblaciones de jabalíes y cerdos domésticos. Las deleciones fueron predominantemente observadas en los cerdos domésticos, lo cual podría ser el resultado de la selección artificial y la cría controlada, las cuales tienden a eliminar ciertas secuencias genéticas no deseadas ([4]). Por otro lado, aunque no es muy significativa la diferencia entre sustituciones, puede que los cerdos domésticos, debido a la domesticación y la cría selectiva para características específicas de producción agrícola, muestren una ligera mayoría de sustituciones genéticas, que podrían estar relacionadas con características deseables como el tamaño, la producción de carne, entre otras.

Impacto de la Domesticación en la Variabilidad Genética

La domesticación ha tenido un impacto significativo en la variabilidad genética de los cerdos, como se ha observado en la diferencia en la diversidad haplotípica y nucleotídica entre los jabalíes y los cerdos domésticos. Los jabalíes europeos mostraron una alta diversidad haplotípica, lo que sugiere una mayor variabilidad genética y una capacidad de adaptación más robusta ([2]). En contraste, los cerdos domésticos exhibieron una diversidad haplotípica significativamente reducida, lo que es consistente con una historia de domesticación que favorece ciertos haplotipos específicos para características deseadas en la producción porcina ([7]).

Comparación con Estudios Previos

Los resultados obtenidos en este proyecto tienden a ser coherentes con las consultas que se han hecho en la literatura existente sobre la genética de la domesticación en cerdos. Estudios anteriores demuestran que la domesticación reduce la variabilidad genética y lleva a la fijación de ciertos haplotipos, como se observó en este estudio ([1], [3]). La alta diversidad genética en los jabalíes europeos es consistente con su naturaleza de una vida libre y la necesidad de adaptarse a cierta variedad de entornos naturales.

Implicaciones que se puede tener en la Conservación y la Cría

Los hallazgos que se han abordado tienen importantes implicaciones para la conservación y la cría de cerdos. La baja diversidad genética en los cerdos domésticos sugiere que estas poblaciones pueden ser más susceptibles a enfermedades y cambios ambientales ([6]). Por lo cual, se vuelve importante mantener y promover la variabilidad genética dentro de las poblaciones domésticas para así asegurar su salud y sostenibilidad a largo plazo ([5]).

6. Conclusiones

Este trabajo ha explorado las diferencias genéticas entre jabalíes (*Sus scrofa*) y cerdos domésticos (*Sus scrofa domesticus*) a nivel mitocondrial, proporcionando una visión inicial de la variabilidad genética entre estas especies. Los resultados indican diferencias significativas en la distribución de variantes genéticas, con los cerdos domésticos mostrando una mayor prevalencia de deleciones y una diversidad genética reducida en comparación con los jabalíes. Estos hallazgos subrayan el impacto de la domesticación en la estructura genética de los cerdos, aunque se necesita una investigación más extensa para una comprensión completa de estas diferencias.

Desafíos y futuras direcciones

A pesar de los hallazgos preliminares, este estudio enfrenta desafíos y limitaciones que deben abordarse en futuras investigaciones para obtener una comprensión más profunda y un resultado más robusto:

- Ampliación del Tamaño de Muestra: El estudio se basó en un número limitado de secuencias de ADN mitocondrial de tres jabalíes y dos cerdos domésticos. Es crucial ampliar el tamaño de la muestra para mejorar la representatividad y la robustez de los resultados.
- Datos Genómicos Adicionales: Este estudio se centró únicamente en el ADN mitocondrial. Incorporar

datos del ADN nuclear puede proporcionar una visión más completa de las diferencias genéticas y la variabilidad entre jabalíes y cerdos domésticos.

- Análisis Funcionales: Investigar las consecuencias funcionales de las variantes genéticas identificadas puede proporcionar información valiosa sobre cómo estas diferencias genéticas afectan las características fenotípicas y la adaptabilidad de ambas poblaciones.
- Factores Ambientales y de Cría: Es importante estudiar cómo el entorno en el que viven los animales y las formas en que son criados afectan su diversidad genética. Por ejemplo, diferentes climas, tipos de hábitats y prácticas de manejo pueden influir en cómo se desarrollan y se adaptan genéticamente los jabalíes y los cerdos domésticos. Integrar información sobre estos factores junto con datos genéticos puede ser de ayuda para tener una comprensión más completa de cómo estas especies han evolucionado y se han adaptado a lo largo del tiempo.

Referencias

- [1] M. Amills, O. Ramírez, O. Galman-Omitogun, and A. Tomàs. Mitochondrial dna diversity and origin of nigerian pigs. *Genetics Selection Evolution*, 42:29, 2010.
- [2] L. Frantz, J. Schraiber, O. Madsen, et al. Evidence of long-term gene flow and selection during domestication from analyses of eurasian wild and domestic pig genomes. *Nature Genetics*, 47(10):1141–1148, 2015.
- [3] E. Giuffra, J. Kijas, V. Amarger, O. Carlborg, J. Jeon, and L. Andersson. The origin of the domestic pig: Independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, 154(4):1785–1791, 2000.
- [4] M. A. Groenen, A. L. Archibald, H. Uenishi, et al. Analyses of pig genomes provide insight into porcine demography and evolution. *Nature*, 491(7424):393–398, 2012.
- [5] J. M. Herrero-Medrano, H.-J. Megens, M. A. Groenen, et al. Conservation genomic analysis of domestic and wild pig populations from the iberian peninsula. *BMC Genetics*, 14(1):106, 2013.
- [6] M. Li, S. Tian, L. Jin, et al. Genomic analyses identify distinct patterns of selection in domesticated pigs and tibetan wild boars. *Nature Genetics*, 45(12):1431–1438, 2013.
- [7] C.-J. Rubin, H.-J. Megens, A. Martinez Barrio, et al. Strong signatures of selection in the domestic pig genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(48):19529–19536, 2012.