



Acta Agronómica

ISSN: 0120-2812

Universidad Nacional de Colombia

Calero Quintero, David; Uribe Ceballos, José Reinel; Bartolomé Rodríguez,
Daniel José; Muñoz Flores, Jaime Eduardo; González Valencia, María Fernanda
Valoración genética de unidades comportamentales en una ganadería de lidia colombiana
Acta Agronómica, vol. 69, núm. 2, 2020, Abril-Junio, pp. 145-154
Universidad Nacional de Colombia

DOI: <https://doi.org/10.15446/acag.v69n2.57710>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=169968950009>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

UAEH  redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Valoración genética de unidades comportamentales en una ganadería de lidia colombiana

Genetic evaluation of behavioral units in a Colombian bullfighting cattle raising

David Calero Quintero ¹, José Reinel Uribe Ceballos ², Daniel José Bartolomé Rodríguez ³, Jaime Eduardo Muñoz Flores ⁴, María Fernanda González Valencia ⁵

¹Universidad Nacional de Colombia-sede Palmira. Colombia. ✉ ndcaleroq@unal.edu.co

²Universidad Nacional de Colombia-sede Palmira. Colombia. ✉ juribec@unal.edu.co

³Instituto Tecnológico Agrario. Junta de Castilla y León. Consejería de Agricultura y Ganadería. Finca Zamadueñas, Valladolid. España. ✉ dp2dbr@gmail.com

⁴Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. Colombia. ✉ jemunozf@unal.edu.co

⁵Ganadería "Ernesto González Caicedo". Popayán, Cauca, Colombia. ✉ nandagonzalezv@yahoo.com

Rec.: 07-06-2019 Acep.: 30-01-2020

Resumen

Se diseñó un etograma para desagregar el comportamiento del ganado de lidia, cuantificar la bravura y consolidar la selección. Se analizaron 933 hembras y 787 machos de la ganadería colombiana "Ernesto González Caicedo" (EGC), encaste Santa Coloma, en Popayán, Cauca, Colombia. Las unidades comportamentales (UC) identificadas fueron fijeza (FIJ), distancia de arrancada (DIS), prontitud (PRO), recargar (RGR), ausencia de dolor (DOL), grado de encelamiento (GEN), recorrido (RDO), humillar (HUM), repetir (REP), tipo de embestida (TEM), fondo (FON), fuerza (FZA) y ausencia de defectos (AUD). La información se analizó con el software DeLidia®, desarrollado para esta investigación. Las UC se ajustaron según el efecto de la edad, consanguinidad, peso, sexo, lugar, tipo de festejo, número de varas, torero y picador. Se estimaron índices de herencia, correlaciones fenotípicas y genéticas y valores de cría de sementales. Los valores resultantes de h^2 para la UC FZA y REP fueron de 0.06 ± 0.03 y 0.36 ± 0.026 , respectivamente, con un promedio de 0.21 ± 0.05 para todas las UC. Todas las rg fueron positivas a excepción de las involucradas con FZA. El valor positivo más bajo de rg fue de 0.1 para GEN y HUM, mientras el más alto fue de 0.79 para FIJ y RDO. Las tendencias de los VG fueron positivas y diferentes de cero ($P < 0.01$), excepto FZA (-0.004 ± 0.0004). Las ganancias por año, como parte porcentual de la media, estuvieron entre -0.191% para FZA y 1.024% para REP. Los resultados encontrados para h^2 y VG en este estudio sugieren su utilidad en programas de selección, favoreciendo un mayor progreso genético.

Palabras clave: Correlación genética; Etograma; Etología; Heredabilidad; Unidades comportamentales; Valores genéticos

Abstract

An ethogram was designed to disaggregate the behaviour of fighting cattle, quantify bravery and consolidate selection. 933 females and 787 males from the Colombian cattle ranch "Ernesto González Caicedo" (EGC), Santa Coloma lineage, at Popayán, Cauca, Colombia, were analysed. The behavioral units (UC) identified were fixity (FIJ), starting distance (DIS), readiness (PRO), reloading (RGR), absence of pain (DOL), degree of jealousy (GEN), distance (RDO), humiliating (HUM), repeat (REP), lunge type (TEM), bottom (FON), strength (FZA) and absence of defects (AUD). Information was analysed with DeLidia® software, developed for this research. The CU were adjusted according to the effect of age, consanguinity, weight, sex, place, type of celebration, number of rods, bullfighter and picador. Inheritance indices, phenotypic and genetic correlations, and breeding values of stallions were estimated. The resulting h^2 values for the UC FZA and REP were 0.06 ± 0.03 and 0.36 ± 0.026 , respectively, with an average of 0.21 ± 0.05 for all UC. All rg were positive except for those involved with FZA. The lowest positive value of rg was 0.1 for GEN and HUM, while the highest was 0.79 for FIJ and RDO. Trends of VG were positive and different from zero ($P < 0.01$), except FZA (-0.004 ± 0.0004). The gain per year, as a percentage part of the mean, was -0.191% for FZA and 1.024% for REP. Resultant h^2 and VG suggest their usefulness in selection programs, favouring greater genetic progress.

Key words: Behavior traits; Breeding values; Ethogram; Ethology; Heritability; Genetic correlation.

Introducción

Durante más de dos siglos la selección del ganado de lidia se ha basado en la respuesta de los animales frente a los diversos estímulos planteados a lo largo de las faenas de tienta y de lidia, considerando principalmente las posturas del animal observadas frente al caballo del picador y la muleta del torero. Los métodos empleados en la mayoría de fincas ganaderas de lidia continúan basando la selección en medidas conceptuales, apoyándose en las reseñas escritas tomadas por el ganadero al momento de torear las reses. En consecuencia, las calificaciones generadas tienen un alto componente subjetivo, debido a la dificultad de cuantificar los resultados del comportamiento de las reses (Calero Quintero, 2008).

La bravura, muchas veces no comprendida por el aficionado, no es una variable individual, sino, más bien, un concepto que debe ser desagregado para su correcta apreciación, ya que está compuesta por un número de características que, expresadas en diferentes grados, hacen de cada animal un ser único e irrepetible. La manifestación de estos fenotipos durante las faenas de tienta o de lidia no se debe solamente a los genes que porta el animal, existiendo otros factores no genéticos que afectan la expresión de estas variables, entre ellas: el sexo, el peso a la lidia, el coeficiente de consanguinidad, el lugar y tipo de espectáculo —tienta, corrida de toros, novillada picada o sin picar, el torero responsable de su lidia, el picador y número de varas recibidas, y un número considerable de otros factores—.

Cuando se observa el comportamiento del toro en plaza, surgen varios interrogantes sobre lo que hace el animal en el ruedo. Todos estos cuestionamientos, aunque parezcan sencillos, son de gran importancia y constituyen el primer paso para una investigación etológica en la especie. Existe una serie de reacciones sucesivas que ocurren de forma rápida y por tanto es posible pasar por alto detalles que son fundamentales, entre ellos: el arranque de largo, la prontitud, la manera de galopar, la forma de empujar en el peto y su grado de encelamiento en el caballo, la posición de la cabeza al embestir, la longitud del recorrido, la repetición de las embestidas, la ausencia de caídas, la manifestación de querencias, la transmisión o alegría de sus embestidas y su fondo de bravura.

La etología, rama de la biología que estudia el comportamiento animal, está cobrando cada vez más importancia en la ganadería brava, convirtiéndose en una valiosa herramienta para dar respuesta a los interrogantes relacionados con el comportamiento del toro en el ruedo. El

principal producto del toro de lidia es su bravura, por lo que el ganadero contemporáneo no debe desligarse del entorno en el que ésta se desarrolla (Zerda Ordoñez, 2004). Las explotaciones de carne y leche han ido perfeccionando los sistemas, no sólo en favor de un incremento en la producción, sino también en su calidad; de igual forma, es importante registrar el comportamiento de las reses de lidia de manera ordenada, de tal manera que permita una cuantificación de la bravura con mayor precisión, tanto en el incremento de cada una de las variables que la conforman, como en la expresión de la mejor versión de cada una de ellas.

Desde 1998 el Programa de Investigación del Toro de Lidia de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, ha realizado estudios sobre el comportamiento para evaluaciones genéticas, desagregando la bravura en sus diferentes unidades comportamentales. Este trabajo se realiza de manera sistemática en cuatro ganaderías colombianas y los resultados muestran la importancia de realizar nuevas investigaciones sobre el tema, involucrando diversos encastes, además de ajustar las metodologías empleadas en la valoración de los caracteres de comportamiento de los ejemplares.

Para aumentar la precisión de la valoración de los animales se desarrollaron varios etogramas que permiten medir con mayor exactitud las unidades de comportamiento observadas durante las faenas de tienta y de lidia, dando mayor confiabilidad en la estimación de las frecuencias fenotípicas, índices de herencia y correlaciones fenotípicas y genéticas entre las variables, mejorando la valoración genética tanto de hembras como de machos con el fin de seleccionar los individuos superiores y conseguir, de esta forma, avances genéticos dentro de la explotación ganadera.

Materiales y métodos

La información analizada para la ganadería de encaste Santacoloma fue recopilada en su totalidad de los registros de la propiedad de Ernesto González Caicedo (EGC). Para estimar los parámetros genéticos y los valores de cría se empleó la información recopilada en los libros de tientas y lidias de las ganaderías Las Mercedes, Sierra Morena y Ernesto González Caicedo. También se utilizaron 4409 folios duplicados fotográficamente con los registros de 789 vacas de vientre y 112 sementales.

Los animales evaluados comprendieron un período de 41 años, entre 1970 y 2011. Solo se emplearon individuos evaluados por el propietario, el último de ellos en diciembre de 2011, fecha a partir de la cual se cambió el

evaluador. Los registros utilizados incluyeron inicialmente 1720 animales, siendo 787 machos y 933 hembras.

La información básica de cada individuo incluyó: el sexo, la fecha de nacimiento, el número y el nombre del ejemplar de sus padres, la fecha de tienta o lidia, la edad a la lidia, el peso a la lidia en el caso de los machos y el coeficiente de consanguinidad.

Como efectos fijos se tuvieron aquellos propios de la tienta o lidia: lugar, tipo de evento o espectáculo, peso a la lidia en el caso de los machos, número de varas, matador y picador (solo en hembras), incluyendo ajustes en aquellos que resultaron significativos en cada variable. Toda la información fue almacenada y procesada en el software ganadero DeLidia (Calero Quintero y Uribe Ceballos, 2015) con el cual se evaluó el comportamiento de los animales mediante el uso de etogramas DL-EST y DL-ESL.

La estimación de los parámetros y valores genéticos se realizó sobre las observaciones de las unidades comportamentales para la tienta y la lidia, incluyendo los efectos fijos de sexo, varas, festejo, lugar, torero y las covariables edad, consanguinidad y peso, además del efecto aleatorio del animal. Los análisis se realizaron por el procedimiento de máxima verosimilitud restringida libre de derivadas mediante el software MTDFREML desarrollado por Boldman et al. (1995). El modelo propuesto (Ecuación 1), fue el siguiente:

$$y = X\beta + Z\alpha + \varepsilon \quad (\text{Ec. 1})$$

donde, y = vector de las unidades comportamentales observadas; X = es la matriz de incidencia que relacionan los efectos fijos con las características de comportamiento; β = vector de los efectos fijos de sexo, torero, picador, lugar, tipo de espectáculo, consanguinidad y edad a la tienta o lidia, para las unidades comportamentales; Z = es la matriz de incidencia que relaciona el efecto aleatorio de animal con los valores genéticos a ser calculados (Predichos); α = es el vector desconocido de efectos aleatorios; ε = es el vector de residuos.

Las heredabilidades se obtuvieron mediante análisis uni-característicos, empleando la Ecuación 2:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2} \quad (\text{Ec. 2})$$

donde, h^2 = heredabilidad de la unidad comportamental; σ_a^2 = varianza genética aditiva; σ_e^2 = varianza ambiental.

En la Tabla 1 se incluye la nomenclatura y la definición de las variables consideradas en el estudio y en la Tabla 2 la clasificación empleada para los índices de herencia de las características puntuales de comportamiento.

Las correlaciones fenotípicas, genéticas y ambientales para las unidades comportamentales observadas durante la tienta y la lidia fueron estimadas mediante análisis bi-característicos, utilizando para todos los mismos efectos fijos.

Para estimar las correlaciones fenotípicas se utilizó la Ecuación 3 propuesta por Falconer y Mackay (2001), de la forma siguiente.

$$r_{P(X,Y)} = \frac{Cov_P(X,Y)}{\sqrt{\sigma_P^2(X) \times \sigma_P^2(Y)}} \quad (\text{Ec. 3})$$

Donde: $r_P(X,Y)$ = correlación fenotípica entre las unidades comportamentales X y Y ; $Cov_P(X,Y)$ = covarianza fenotípica entre las unidades comportamentales X y Y ; $\sigma_P^2(X)$ = varianza fenotípica de la unidad comportamental X ; $\sigma_P^2(Y)$ = varianza fenotípica de la unidad comportamental Y .

Las correlaciones genéticas se estimaron mediante la Ecuación 4:

$$r_{G(X,Y)} = \frac{Cov_A(X,Y)}{\sqrt{\sigma_A^2(X) \times \sigma_A^2(Y)}} \quad (\text{Ec. 4})$$

Donde: $r_G(X,Y)$ = correlación genética entre las unidades comportamentales X y Y ; $Cov_A(X,Y)$ = covarianza genética aditiva entre las unidades comportamentales X y Y ; $\sigma_A^2(X)$ = varianza genética aditiva de la unidad comportamental X ; $\sigma_A^2(Y)$ = varianza genética aditiva de la unidad comportamental Y .

En el Tabla 3 se incluye la clasificación utilizada en los coeficientes de correlación para las unidades comportamentales.

Para la estimar los valores genéticos de los animales en las unidades comportamentales, la información fue analizada por el método del mejor predictor lineal insesgado (BLUP), ajustando los registros por aquellos efectos fijos que resultaron significativos ($P < 0.05$), como lo indican Saxton (2004), Searle (2012), Quass et al., (1984), Henderson (1963, 1973, 1974, 1975, 1990) y Littell et al. (1996).

Tabla 1. Definición de variables etológicas en unidades comportamentales comunes en la tiente y la lidia de reses bravas.

Variable	Definición
FIJ	Fijeza
DIS	Distancia arrancada
PRO	Prontitud
RGR	Recargar
DOL	Ausencia dolor
GEN	Grado encelamiento
RDO	Recorrido
HUM	Humillar
REP	Repetir
TEM	Tipo embestida
FON	Fondo
FZA	Fuerza
AUD	Ausencia defectos
GE	Global estudio
GG	Global ganadero

Tabla 2. Clasificación de los índices de herencia*. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

Clasificación	Heredabilidades (h^2)
Muy baja	< 0.05
Baja	0.05 a 0.2
Moderada	0.2 a 0.4
Alta	0.4 a 0.6
Muy alta	0.6 a 1.0

*Cardellino y Rovira (1987), Steel y Torrie (1997).

Tabla 3. Clasificación de los coeficientes para correlaciones fenotípicas y genéticas*. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

Clasificación	Correlación positiva (+)	Correlación negativa (-)
Muy baja	0 - 0.05	0 - 0.05
Baja	+0.05 a + 0.2	-0.05 - 0.2
Moderada	+0.2 a + 0.4	-0.2 - 0.4
Alta	+0.4 a + 0.6	-0.4 - 0.6
Muy alta	+0.6 a + 1	-0.6 - 1

*Cardellino y Rovira (1987), Steel y Torrie (1997).

Resultados y discusión

Heredabilidades de las unidades comportamentales

Los valores de h^2 encontrados en esta ganadería para las UC analizadas en las faenas de tiente y lidia estuvieron en el rango entre muy bajos a moderados, tanto para hembras como para machos separados y para la población total. Si se observan los resultados obtenidos en la tiente para las hembras, el mayor valor alcanzado fue para REP con 0.35, seguido de HUM y FIJ con

valores de 0.30 y 0.23, respectivamente. Los valores más bajos se obtuvieron en las variables DIS con 0.01, seguido por AUD con 0.09 y RGR, FON y FZA con valores iguales (0.12). Las notas del estudio y del ganadero presentaron valores de h^2 muy similares con 0.23 y 0.24 para GE y GG, respectivamente. En la Tabla 4 se incluyen todos los valores de h^2 y los errores estándar para las UC en esta ganadería.

Durante la lidia, las UC de los machos, al igual que en las hembras, presentaron valores entre muy bajos y moderados. El valor más alto fue de 0.39 para REP, considerado como moderado, seguido por valores de h^2 también moderados para PRO (0.35), RGR (0.30) y HUM (0.29). En la categoría muy baja aparecen AUD con 0.02 y FZA con 0.04, seguidas por DOL con 0.07, considerada como baja. Las notas del estudio y del ganadero, ambas moderadas, presentaron valores h^2 de 0.34 y 0.21. En la Tabla 4 también se incluyen todos los valores de h^2 y errores estándar para las UC de hembras y machos en esta ganadería. Al comparar los valores h^2 en las UC para ambos sexos, se observan diferencias muy bajas (<0.05) para FIJ, DOL, GEN, RDO, HUM, REP, TEM y GG; diferencias bajas (>0.05 a 0.10) en FON, AUD y FZA; diferencias moderadas (>0.10 a 0.15) para DIS y GE; y diferencias altas (>0.15 a 0.20) para PRO y RGR.

Resultados similares a los encontrados en este estudio fueron reportados por Calero et al. (2009 a y b) en la misma ganadería, empleando el método de evaluación por reseña (MER) y estimando la heredabilidad por hermanos medios paternos. Las UC evaluadas durante la tiente de hembras fueron RGR (0.13 y 0.12), DIS (0.02 y 0.01) y REP (0.34 y 0.35). En los machos lidiados las UC más parecidas fueron RGR (0.33 y 0.30), DIS (0.19 y 0.16), HUM (0.27 y 0.29) y GG (0.24 y 0.21). En la Tabla 5 se incluyen los valores h^2 para las variables etológicas comunes a machos y hembras, determinados de manera conjunta. Primero fueron calculados de manera independiente para determinar las tendencias de cada una de las variables aislando el efecto de sexo y el tipo de lidia que conlleva cada uno. Cuando se trabaja de esta manera, se observa claramente que los estimados tienden de alguna forma a normalizarse bajando en algunos casos o ubicándose en algún valor del rango de los índices de hembras y machos, excepto en los casos DIS, RDO y TEM, donde superan los valores de ambos sexos. Los valores encontrados estuvieron entre muy bajos a moderados, siendo los más altos REP (0.36), HUM (0.27) y RDO (0.26). Los valores de h^2 más bajos se presentaron en DOL (0.04), FZA (0.06) y RGR (0.09). Las notas finales tuvieron valores de h^2 aproximados con 0.27 para GE y 0.23 para GG. Al comparar estos resultados con

Tabla 4. Heredabilidades, errores estándar y diferencias entre sexos de unidades comportamentales comunes en la tienta y la lidia (n=1720)*. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

VAR.	Hembras (n=933)		Machos (n=787)		Diferencias	Sexo a favor
	h ²	EE	h ²	EE		
FIJ	0.23	0.069	0.27	0.092	0.04	M
DIS	0.01	0.027	0.16	0.086	0.15	M
PRO	0.17	0.061	0.35	0.109	0.18	M
RGR	0.12	0.062	0.30	0.108	0.12	M
DOL	0.09	0.053	0.07	0.053	0.02	H
GEN	0.15	0.056	0.20	0.097	0.05	M
RDO	0.22	0.070	0.22	0.090	0.00	A
HUM	0.30	0.072	0.29	0.099	0.01	H
REP	0.35	0.077	0.39	0.106	0.04	M
TEM	0.17	0.061	0.18	0.086	0.01	M
FON	0.12	0.053	0.20	0.087	0.08	M
FZA	0.12	0.057	0.04	0.042	0.08	H
AUD	0.09	0.056	0.02	0.041	0.07	H
GE	0.23	0.065	0.34	0.100	0.11	M
GG	0.24	0.071	0.21	0.084	0.04	H

Tabla 5. Heredabilidades, errores estándar y diferencias con alguno de los sexos de las unidades comportamentales en conjunto para hembras y machos de la ganadería EGC (n=1720). Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

VAR.	Conjunto (n=1720)		Dif. con sexos*
	h ²	EE	
FIJ	0.24	0.051	E
DIS	0.17	0.052	>
PRO	0.20	0.047	E
RGR	0.09	0.050	<
DOL	0.04	0.049	<
GEN	0.12	0.076	<
RDO	0.26	0.052	>
HUM	0.27	0.053	E
REP	0.36	0.056	E
TEM	0.22	0.051	>
FON	0.15	0.042	E
FZA	0.06	0.032	E
AUD	0.12	0.045	E
FZA	0.06	0.032	E
GE	0.27	0.051	E
GG	0.23	0.051	E

E: Entre alguno de los sexos; <: Menor que alguno de los sexos; >: Mayor que alguno de los sexos; I: Igual que alguno de los sexos.

los encontrados por Cañón (2009) se observan diferencias muy bajas ($P \leq 0.05$) en las unidades FIJ (0.22 y 0.24), RDO (0.28 y 0.26), HUM (0.32 y 0.27) y TEM (0.27 y 0.22).

Los diferentes factores del medioambiente propios de la tienta y de las diversas modalidades de lidia afectan, en mayor o menor grado, los valores de las varianzas ambientales, resultando

diferencias de h^2 clasificadas de moderadas a altas para algunas de las unidades comportamentales comunes a hembras y machos. No obstante, aunque se ha especulado que al reducir al máximo las diferencias existentes en las maneras de realizar la tienta y la lidia, es posible obtener resultados estimados de h^2 similares, aún la respuesta sigue siendo incierta, ya que en un ambiente tan ‘controlado’ como el de los tentaderos seguirán ejerciendo presión aquellos factores no genéticos propios del tipo de faena.

Aunque el ganadero puede tener una especie de guion establecido previamente sobre la forma de efectuar la tienta, tratando de reducir al máximo el ruido producido por los diferentes factores externos y en la mayoría de las veces ésta se realiza en un mismo lugar (generalmente la plaza de la ganadería), en algunas ocasiones en algunas zonas las condiciones externas han forzado a los ganaderos a salir de sus explotaciones y realizar la selección en ruedos de otras plazas, afectando aún más la variación en el factor plaza. En el caso de machos es imposible controlar esta situación especial, ya que la lidia puede ocurrir en cualquier lugar.

Otra forma de controlar el ambiente es proporcionando a los animales las mismas condiciones en el momento de la tienta, entre otras: en lo posible, tratar de emplear las mismas distancias en los cites al caballo y la muleta; suministrar igual número de varas; y propinar igual número de series y muletazos. Aun ejerciendo este tipo de control siempre existirá algún factor que dificulte realizar la faena lo más ceñida posible al guion propuesto. Las reacciones del animal, los efectos de clima como un exceso de calor o de lluvia, la nutrición del animal, el factor humano como la disposición del matador o el picador al momento de realizar la tienta y aún la dirección de la misma por el propio ganadero, están sujetos a ciertas variantes muy difíciles de controlar.

Es necesario señalar que valores bajos o altos en los índices de herencia no se traducen en estas mismas proporciones para las respectivas frecuencias fenotípicas. Por ejemplo, los pesos al destete en ganado de carne en rebaños especializados muchas veces alcanzan promedios de producción muy altos (270 kg, o superiores a los 9 meses de edad), sin embargo, el valor de h^2 de esta característica es aproximadamente de 0.25, considerada como moderada.

Correlaciones

La correlación fenotípica observada es aquella que se puede calcular directamente entre dos caracteres. Esta correlación no es necesariamente genética, lo cual quiere decir que, aunque haya una correlación fenotípica positiva entre dos

variables, la selección por una no resultará necesariamente en una respuesta o ganancia genética por la otra. Así mismo, una correlación fenotípica igual a cero no indica una total independencia genética entre las variables. La dependencia genética está dada por la correlación genética entre las dos variables (Elzo y Cerón Muñoz, 2008).

Correlaciones genéticas altas y positivas (rg) indican un alto grado de asociación de los genes responsables de ambas características comparadas, permitiendo que al seleccionar una de ellas se obtenga una respuesta favorable de la otra. Cuando estas correlaciones son negativas o cercanas a cero indican que al seleccionar una característica determinada no se está mejorando la otra; incluso, ésta puede desmejorarse dentro de la ganadería (Elzo y Cerón Muñoz, 2008).

Al analizar únicamente la información correspondiente a unidades comportamentales sin tener en cuenta las notas (GE y GG) se observa que, de las 78 parejas posibles 37 tienen valores de rg por encima de los considerados como muy altos, de los cuales 23 se encuentran por encima de 0.7, siendo el mayor para FIJ-RDO con 0.79. La fijeza (FIJ) se refiere a la ausencia de distracciones, permite al animal seguir el trazo que el torero va marcando con sus brazos al correr los engaños y se traduce en el recorrido del animal (RDO), siendo lo ideal que éste sea lo más largo posible, quizás uno o dos pasos más de lo que el brazo marca, para permitir al matador girar sobre su cuerpo y quedar listo para la siguiente embestida. Sin embargo, el valor de rp para este par de UC es de 0.55, lo que denota una alta influencia de factores ambientales en su expresión, como podrían ser el torero, o un exceso de peso que influye considerablemente en la capacidad para desplazarse. La FIJ presentó igualmente valores muy altos de rg (0.76) cuando se correlaciona con REP

El valor rg entre PRO-REP (0.74) fue muy alto, con cierta similitud entre ambas variables ya que denotan cierto grado de rapidez del animal. Esta rapidez, en el caso de PRO consiste en acudir sin demora al llamado y en el caso de REP consiste en embestir repetidamente, sin pausas ni demoras, una vez se le ha instrumentado el primer pase de cada serie tanto en el capote como en la muleta. La PRO presenta también valores altos con DIS, RDO, TEM y FON (0.60, 0.51, 0.57 y 0.60, respectivamente). El conjunto REP-TEM, por su parte, presentó un valor alto (0.73), ambas UC están relacionadas con cierta facilidad de movimiento del animal.

Es posible señalar que parte de los genes involucrados en las variables antes mencionadas son responsables del comportamiento del

animal para estar listo al ataque a la más mínima provocación, indicando también cierto grado de pleiotropía.

Las variables consideradas tradicionalmente como responsables en gran medida de la toreabilidad del animal son: FIJ, RDO y HUM. Esta última presenta valores moderados y altos de rg con las dos primeras (0.45 y 0.51, respectivamente) y valores de rp de 0.41 y 0.40. El valor de rg entre FIJ y RDO es alto (0.79) e igualmente alto el de rp (0.55). La FIJ presenta valores rg de moderados a muy altos con la mayoría de variables, excepto con fuerza ($rg = -0.44$) y ejerce una influencia grande en el recorrido, ya que individuos con un alto valor de esta característica generalmente se desplazan mejor que los distraídos. Argumentos similares pueden ser utilizados al correlacionar esta variable con FON, donde los valores de rg y rp presentaron valores de 0.77 y 0.59; de lo anterior se deduce que ejemplares con un alto grado de FIJ permiten a los toreros permanecer más tiempo delante de ellos.

El Fondo (FON), que hace referencia al tiempo que el animal permanece conservando la bravura y la toreabilidad, está fuertemente asociado también con RDO (0.74) y REP (0.73), siendo altos sus valores de rp (0.52 y 0.51, respectivamente). Estas unidades comportamentales son altamente trascendentales para que el individuo continúe embistiendo sin decaer el tiempo o duración de la faena.

En la Tabla 6 se incluyen las correlaciones fenotípicas (rp) bajo la diagonal, las genéticas (rg) sobre la diagonal y los valores de h^2 en la diagonal de las diferentes unidades comportamentales comunes en la tienta y la lidia, estimadas de manera conjunta para hembras y machos.

Las correlaciones de todo tipo con la variable FZA dieron en su mayoría valores negativos, alcanzando los valores de rg más altos con DOL (-0.53), seguidos por FIJ (0.44), GEN y FON (-0.40 ambas), todos dentro de rangos considerados negativamente altos y moderados. Los valores de rp para estos conjuntos fueron, respectivamente, de -0.08, -0.15, -0.02 y -0.07. El único valor positivo de FZA fue con TEM (0.04), considerado muy bajo.

Cuando se correlacionan genéticamente las variables GE y GG con las diferentes unidades comportamentales, se observa como todos los estimados presentaron valores entre altos y muy altos, a excepción de RGR (0.47 y 0.46), GEN (0.51 y 0.45) y HUM (0.56 y 0.53) que fueron moderados. La fuerza presentó valores negativos de -0.33 y -0.32. Estos resultados sugieren que posiblemente los genes responsables de la

Tabla 6. Correlaciones genéticas (sobre la diagonal), fenotípicas (bajo la diagonal) y heredabilidades (en la diagonal) de unidades comportamentales en conjunto para hembras y machos (n=1720)*. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

Var.	FIJ	DIS	PRO	RGR	DOL	GEN	RDO	HUM	REP	TEM	FON	FZA	AUD	GE	GG
FIJ	0.24	0.39	0.65	0.28	0.55	0.34	0.79	0.45	0.76	0.69	0.77	-0.44	0.55	0.78	0.75
DIS	0.42	0.17	0.60	0.32	0.55	0.49	0.34	0.32	0.55	0.39	0.60	-0.24	0.66	0.75	0.76
PRO	0.30	0.51	0.20	0.27	0.59	0.41	0.51	0.24	0.74	0.57	0.60	-0.34	0.48	0.78	0.73
RGR	0.22	0.24	0.17	0.09	0.35	0.26	0.28	0.17	0.30	0.23	0.44	-0.31	0.43	0.47	0.46
DOL	0.16	0.09	0.06	0.55	0.04	0.69	0.45	0.23	0.55	0.52	0.59	-0.53	0.49	0.67	0.64
GEN	0.22	0.19	0.11	0.55	0.52	0.12	0.19	0.10	0.38	0.31	0.35	-0.40	0.36	0.51	0.45
RDO	0.55	0.28	0.16	0.14	0.15	0.14	0.26	0.51	0.64	0.62	0.74	-0.31	0.55	0.69	0.68
HUM	0.41	0.23	0.14	0.22	0.13	0.13	0.40	0.27	0.43	0.48	0.53	-0.07	0.48	0.56	0.53
REP	0.52	0.55	0.54	0.31	0.15	0.26	0.30	0.27	0.36	0.73	0.73	-0.30	0.59	0.83	0.78
TEM	0.47	0.50	0.33	0.32	0.13	0.2	0.33	0.35	0.52	0.22	0.67	-0.15	0.53	0.75	0.71
FON	0.59	0.48	0.32	0.21	0.11	0.13	0.52	0.37	0.51	0.50	0.15	-0.40	0.74	0.83	0.83
FZA	-0.15	-0.06	-0.10	-0.03	-0.08	-0.02	-0.08	-0.06	-0.12	0.04	-0.07	0.06	-0.15	-0.33	-0.32
AUD	0.51	0.44	0.32	0.21	0.18	0.09	0.46	0.37	0.41	0.47	0.64	-0.05	0.12	0.74	0.76
GE	0.61	0.57	0.53	0.52	0.39	0.45	0.53	0.47	0.62	0.59	0.65	-0.01	0.61	0.27	0.95
GG	0.60	0.59	0.47	0.39	0.25	0.29	0.52	0.41	0.57	0.58	0.69	-0.05	0.67	0.87	0.23

toreabilidad y la clase en la embestida, no son los mismos que controlan la fuerza. Además, es posible deducir que las variables que conforman la toreadabilidad y la clase o el estilo del animal, respondan a efectos aditivos mientras que la fuerza responda a efectos no aditivos, lo cual se puede ratificar cuando se observan valores bajos de h^2 y coeficientes de regresión negativos con el coeficiente de consanguinidad. Resultados similares a los del presente trabajo fueron encontrados en un estudio realizado en las ganaderías españolas de Domecq-Solis (2010), con rg de -0.87 entre fuerza y nobleza (Cañón, 2010); mientras en otra investigación realizada en León, en España, se concluye que la falta de fuerza durante la lidia está estrechamente relacionada con acidosis ruminal (Bartolomé-Rodríguez, 2011). Las bajas h^2 encontradas para esta UC y la alta incidencia del síndrome de la caída o falta de fuerza en esta ganadería, sugieren que el manejo de la nutrición puede ser una de las principales causas de esta situación.

Los resultados de rg reportados por Calero en 2008 para los conjuntos de variables mencionados arriba, fueron de altos a muy altos, alcanzando valores de 0.63 (FIJ-RDO), 0.44 (FIJ-REP), 0.56 (PRO-REP), 0.52 (PRO-DIS), 0.37 (PRO-RDO), 0.11 (PRO-TEM) y 0.25 (PRO-FON), 0.46 (REP-TEM), 0.56 (FON-FIJ), 0.56 (FON-RDO) y 0.44 (FON-REP). Las diferencias existentes, al comparar estos valores con los del presente estudio, fueron bastante amplias y pueden deberse a que se utiliza la metodología de hermanos medios paternos, además de la evaluación por reseña (MER) y al tamaño de

la muestra. Las notas totales GE-GG tuvieron valores de rg y rp 0.95 y 0.87, respectivamente, lo que indica muy alto grado de confiabilidad de los procedimientos empleados.

Tendencias genéticas

Para estudiar la evolución en el tiempo de las UC consideradas en este estudio, se tomó un periodo de análisis de 40 años, comprendidos entre 1970 y 2010. En la Tabla 7 se presentan los intervalos de los VG predichos para las variables analizadas en la ganadería EGC durante las faenas de tienta y de lidia. Los valores medios de estas variables variaron entre -0.21 y 0.55 para TEM y DIS, respectivamente, con un promedio general de 0.093. Todas las tendencias de los VG fueron positivas y diferentes de cero, a excepción de FZA que presentó valores negativos (-0.004 ± 0.0004).

Las ganancias por año, estimadas por los coeficientes de regresión lineal (β , en la Tabla 7) presentaron valores entre -0.0040 y 0.0398 con un promedio de 0.0169, mientras las magnitudes de estas ganancias anuales, expresadas como porcentaje de la nota promedio de cada UC ($(\beta/y) \times 100$) estuvieron entre -0.191% para FZA y 1.024% para REP.

En la Figura 1 se observa que las tendencias de las variables PRO y DIS, con pendientes de 0.029 y 0.011, mantuvieron Valores Genéticos (VG) negativos hasta 1991 y 1995, respectivamente. La FIJ ($b = 0.031$), también en este grupo, presentó valores positivos durante todos los periodos, siendo la única variable con esta tendencia dentro de la ganadería. El valor más alto de VG (0.8493) lo presentó PRO en 2009.

Tabla 7. Soluciones BLUP de las UC observadas durante la tiente y la lidia*. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

UC*	VG predichos			Tend. gen.		Prom.	Gma (%)	R ²
	Min	Max	β ± EE	Pr				
FIJ	-0.11	-1.54	1.15	0.031 ± 0.002	<.0001	3.49	0.893	0.8509
DIS	0.55	-0.55	1.26	0.011 ± 0.001	<.0001	3.37	0.328	0.7286
PRO	0.20	-1.26	1.22	0.029 ± 0.002	<.0001	3.08	0.928	0.8832
RGR	0.10	-0.65	0.64	0.011 ± 0.001	<.0001	3.60	0.313	0.7201
DOL	0.10	-0.45	0.40	0.009 ± 0.001	<.0001	4.31	0.206	0.8858
GEN	0.11	-0.76	0.81	0.006 ± 0.001	<.0001	2.46	0.240	0.6702
RDO	-0.05	-1.60	1.23	0.027 ± 0.001	<.0001	3.85	0.696	0.8006
HUM	0.04	-1.91	1.03	0.007 ± 0.002	<.001	3.97	0.169	0.2015
REP	0.06	-1.92	1.20	0.040 ± 0.002	<.0001	3.88	1.024	0.9184
TEM	-0.21	-1.76	0.90	0.028 ± 0.002	<.0001	3.24	0.870	0.8752
FON	0.16	-0.79	1.35	0.019 ± 0.002	<.0001	2.61	0.742	0.8045
FZA	-0.04	-0.41	0.33	-0.004 ± 0.000	<.0001	2.10	-0.191	0.7262
AUD	0.17	-0.61	0.71	0.008 ± 0.001	<.0001	1.50	0.523	0.7761
GE	0.16	-0.75	0.81	0.019 ± 0.001	<.0001	3.16	0.597	0.9224
GG	0.15	-0.63	0.69	0.013 ± 0.001	<.0001	3.08	0.430	0.9205

Las variables RGR, DOL y GEN (Figura 2) corresponden al tercio de varas, muestran tendencia ascendente permanentemente, con valores negativos durante la primera década, momento en el que cambian los VG a positivos para todas ellas, siendo la serie de datos con valor más alto para RGR (2008, 0.3528). En el caso de RDO y REP (Figura 3) estos permanecen en negativo por un periodo aproximado de dos décadas (1991 y 1995), mientras HUM se mantiene con una tendencia muy plana, entre valores positivos y negativos muy cercanos a cero hasta 1999. Las tres UC alcanzaron sus VG más altos en 2009, con 0.7168 ($b = 0.027$), 0.6986 ($b = 0.040$) y 0.4331 ($b = 0.007$), respectivamente.

Las variables FON y FZA, con pendientes muy bajas (0.019 y -0.004) permanecen ambas con valores muy cercanos a cero, aproximadamente hasta 1990, cuando la primera inicia un notorio ascenso, llegando a su punto más alto en 2005, con 0.7132 de VG; mientras la segunda decrece de una forma casi imperceptible, llegando a valores bastante críticos (2008, -0.1288). La TEM es la UC que inicia con los VG negativos más bajos (1971, -0.7343) y aunque presenta una tendencia en ascenso bastante fuerte, solo pasa a valores positivos en 1995, llegando a su mejor VG en 2009 con 0.3980 (Figura 4). La GE y la GG, siempre con tendencias ascendentes, permanecieron con promedios negativos de VG hasta 1982 y 1984, con valores en b de 0.019 y 0.013, respectivamente, llegando en 2009 a sus valores máximos, con 0.5800 y 0.4716

Las diferencias existentes en las tendencias genéticas de las UC dentro de la ganadería en el presente estudio pueden ser atribuidas a diferencias en parámetros genéticos, objetivos de selección definidos por el propietario y

particularidades en la valoración aplicada a cada una de ellas. Como se observa en la Figura 5 la mayoría de ellas presentaron un comportamiento ascendente continuo durante todo el periodo analizado, con valores negativos inicialmente para todas, a excepción de FIJ que presentó valores positivos durante todos los periodos, siendo la única variable con esta tendencia dentro de la ganadería. Esta situación, que permaneció entre 10 y 15 años, puede tener explicación en dos momentos muy puntuales dentro de la explotación, en los que cambiaron los criterios de selección debido a nuevos manejos. El primero de ellos en 1970, correspondiente a la sucesión tras la muerte del fundador de la ganadería, poniendo fin a 24 años de manejo con otros esquemas de selección, momento en el que sus herederos asumen el control de la explotación, transición que dura 10 años. En 1979 se inicia una nueva etapa, dividiendo la ganadería en dos hierros: Salento (SAL) y Ernesto González (EGC). Durante esta fase, se realiza una migración de genes importantes, provenientes de hierros españoles, que será determinante en la estructura genética de la población.

Resultados similares a los encontrados en este estudio fueron reportados por Domínguez-Viveros et al. (2014) en un estudio realizado en cuatro ganaderías mexicanas, empleando pedigrís bien estructurados y completos que igualmente tuvieron origen en un reducido número de ancestros. Además, las evaluaciones del comportamiento no presentaban diferencias sustanciales en el tiempo debido a que fueron realizadas por la misma persona. El mismo autor manifiesta que las variables analizadas son controladas por loci autosómicos y que no se derivan de genes ligados al sexo.

Conclusiones

Dada su naturaleza, la evaluación del comportamiento siempre estará sometida a cierto grado de subjetividad. La evaluación del comportamiento en el ganado de lidia durante los tentaderos o en corridas de toros puede resultar una labor compleja, si se tiene en cuenta el alto número de características involucradas y sus diferentes matices.

Los múltiples factores ambientales que interactúan en las faenas de tienta y de lidia incrementan la dificultad en la selección, enmascarando en muchos casos la expresión fenotípica de algunas unidades comportamentales.

En el encaste estudiado se observaron heredabilidades de muy bajas a moderadas para las variables etológicas, y baja para fuerza debido a los efectos ambientales que ejercen gran influencia en los valores de sus varianzas.

Todos los valores de correlación genética entre la fuerza y las unidades comportamentales estudiadas fueron negativos. La fuerte presión de selección realizada sobre el resto de variables, especialmente sobre aquellas responsables de la toreabilidad y estilo, ha llevado a una reducción considerable en la fuerza de los animales. Esto se puede explicar si se considera que estas variables deben tener efecto aditivo, haciendo que su respuesta a la selección sea alta, lo que se confirma al observar sus frecuencias fenotípicas y los coeficientes de regresión respectivos, cuyos estimados fueron positivos y significativos.

El conocimiento de las tendencias genéticas en el tiempo es de vital importancia para el ganadero con el fin de valorar el progreso genético y el reajuste de criterios y objetivos de selección, permitiendo un cambio en la estructura genética de la población con el incremento esperado en las unidades comportamentales, basados en el uso de los VG predichos.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a la ganadería Ernesto González Caicedo y a su actual administradora, María Fernanda González Valencia, por el suministro de la información, colaboración y disposición para la realización de esta investigación.

Referencias

Bartolomé-Rodríguez, D. J. 2011. *Influencia de la acidosis ruminal en la caída y el comportamiento del toro bravo en la plaza*. Tesis doctoral. Universidad de León. León, España. 554p. <https://buleria.unileon.es/bitstream/handle/10612/1760/2008ON->

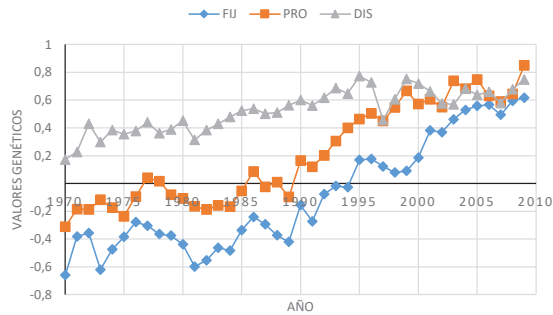


Figura 1. Tendencias genéticas de las UC fija, distancia y prontitud (Grupo 1). Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

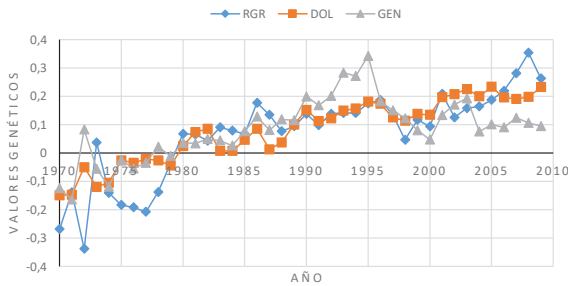


Figura 3. Tendencias genéticas de las UC recorrido, humillar y repetir (Grupo 3). Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

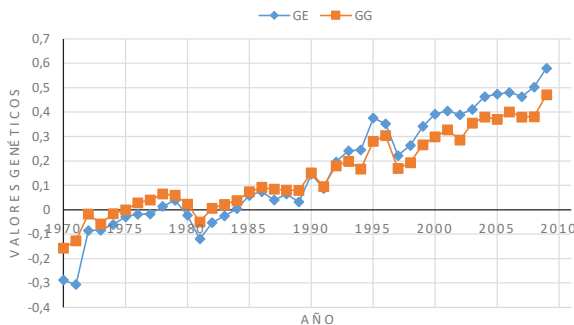


Figura 5. Tendencias genéticas de las notas globales del estudio y del ganadero. Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

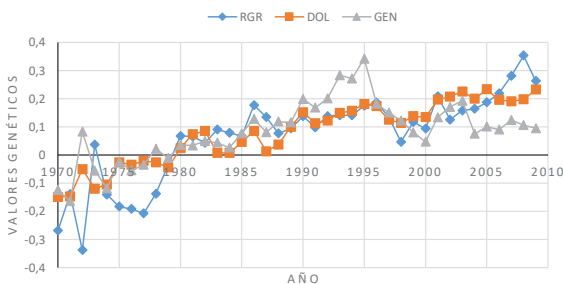


Figura 2. Tendencias genéticas de las UC recargar, ausencia de dolor y grado de encalamiento (Grupo 2). Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

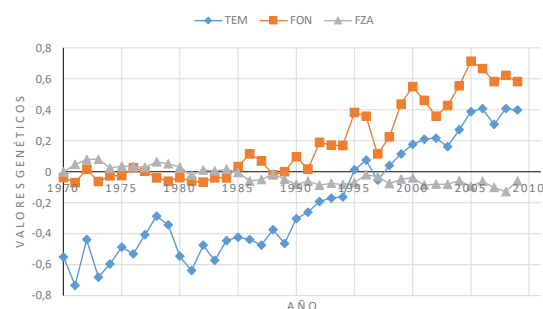


Figura 4. Tendencias genéticas de las UC tipo de embestida, fondo y fuerza (Grupo 4). Ganadería Ernesto González Caicedo, Popayán, Colombia.

- BARTOLOMÉ C 3 % 8 9 % 2 0
RODRÍGUEZ, %20DANIEL%20J..
pdf?sequence=1
- Boldman, K.; Kriese, L.; Van Vleck, D.; Van Tassell, C.; Kachman, S. 1995. *MTDFREML: Multiple-trait derivative-free restricted maximum likelihood*. USA: United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service. <https://aipl.arsusda.gov/software/mtdfreml/>
- Calero-Quintero, D. 2008. *Estimación de parámetros genéticos y valores de cría de variables etológicas expresadas durante las faenas de tiente y de lidia en dos ganaderías de reses bravas del sur-occidente colombiano*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia-sede Palmira. 268 p. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/2462>
- Calero Quintero, D., y Uribe Ceballos, J. R. 2015. DeLidia: Software para evaluación del comportamiento de ganado de lidia. Vol. 2.0.1508. P. d. Lidia, Ed. Universidad Nacional de Colombia.sede Palmira. Colombia.
- Calero Quintero, D., Durán Castro, C. V., y Uribe Ceballos José Reinel, J. R. 2009a. Estimación de heredabilidades en características etológicas expresadas durante la lidia en ganado de lidia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 22(3), 459. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-06902011000300028
- Calero Quintero, D., Durán Castro, C. V., y Uribe Ceballos, J. R. 2009b. Estimación de heredabilidades en características etológicas expresadas durante la tiente en ganado de lidia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22(3), 460. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-06902011000300028
- Cañon, J. 2010. *Relaciones entre los caracteres de comportamiento del toro de lidia en las ganaderías de Juan Pedro Domecq*. p 381-408 En: Domecq-Solís, J. P. *Del toreo a la bravura*. Editorial Alianza. Madrid. España. 448 p.
- Cardellino, R.; Rovira, J. 1987. *Mejoramiento genético animal*. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur. S.R.L. Montevideo, Uruguay. 392 p.
- Domecq Solis, J. P. 2010. *Del toreo a la bravura*. Editorial Alianza. Madrid. España. 448 p.
- Domínguez-Viveros, J.; Rodríguez-Almeida, F. A.; Nuñez-Domínguez, R.; Ramírez-Valverde, R.; Ruíz-Flores, A. 2014. Genetic parameters and genetic trends for behavior traits in Mexican bullfighting herds. *Rev. mex. de cienc. pecuarias*, 5(3), 261-271. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S2007-11242014000300001&lng=es&nrm=iso&tlng=en
- Elzo A, M.; Cerón-Muñoz, M. F. 2008. *Modelación aplicada a las ciencias animales: genética cuantitativa*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 188 p.
- Falconer, D. S.; Mackay, T. F. 2001. *Introduction to quantitative genetics*. 4° edición. Editorial Benjamin-Cummings Pub Co. Londres, Reino Unido. 464 p.
- Henderson, C. R. 1963. *Selection index and expected genetic advance*. Statistical genetics and plant breeding. Statistical genetics and plant breeding. 982, 141-163. <http://morotalab.org/literature/pdf/henderson1963.pdf>
- Henderson, C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *Journal of Animal Science*. 1973 (Issue Symposium), 10-41. <https://doi.org/10.1093/ansci/1973.Symposium.10>
- Henderson, C. R. 1974. General flexibility of linear model techniques for sire evaluation. *Journal of Dairy Science*. 57(8), 963-972. [https://doi.org.ezproxy.unal.edu.co/10.3168/jds.S0022-0302\(74\)84993-3](https://doi.org.ezproxy.unal.edu.co/10.3168/jds.S0022-0302(74)84993-3)
- Henderson, C. R. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*. 31(2), 423-447. <https://doi.org/10.2307/2529430>
- Henderson, C. R. 1990. *Statistical method in animal improvement: historical overview*. P 2-14. En: Gianola, D.; Hammond, K. *Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock*. 534 p. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-74487-7>
- Littell, R. C.; Milliken, G. A.; Stroup, W. W.; Wolfinger, R. D. 1996. *SAS System for Mixed Models*. Editorial SAS Institute, Incorporated. Cary, NC, USA. 663 p.
- Quass, R. L.; Anderson, R. D. 1984. *BLUP School Handbook: Use of Mixed Models for Prediction and for Estimation of Co Variance Components*. Editorial Animal Genetics and Breeding Unit, University of New England. NSW, Australia. 158 p. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19850186676>
- Saxton, A. M. 2004. *Genetic Analysis of Complex Traits Using SAS*. Editorial SAS Institute. Cary, NC, USA. 312 p.
- Searle, S. R. 2012. *Linear Models: Wiley Series in Probability and Statistics - Applied Probability and Statistics Section*. Editorial Wiley-Interscience. New York, US. 739 p.
- Steel, R. G.; Torrie, J. H. 1997. *Principles and procedures of statistics: a biometrical approach*. 3ra edición. Editorial McGraw-Hill College. New York. 672 p.
- Zerda Ordoñez, E. 2004. *Comportamiento animal: Introducción, métodos y prácticas*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 389 p.