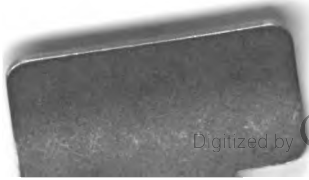


reproducción y genética animal

Jorge de Alba

A325r 1964



U. J. R. 50 (6 06) - 89.40 J

C. 21A 591.15A325Y 1964
000282

reproducción y genética animal

reproducción y genética animal

Jorge de Alba

*Instituto Interamericano
de Mercado Agrícola (IIMIA)*

B. H. Torres

**INSTITUTO INTERAMERICANO DE CIENCIAS AGRICOLAS DE LA O.E.A.
Turrialba, Costa Rica
1964**

PRIMERA EDICION

Las ilustraciones que contiene esta obra son dibujos originales de la Sra. Consuelo A. de De Alba. La portada fue diseñada por el Sr. Luis Daell y ejecutada por el Sr. Guillermo Combariza.

EDITORIAL SIC



1964

116A
59A-15
A 51
c: 2

Serie: Textos y Materiales de Enseñanza No. 15

Este libro ha sido publicado por el Servicio Interamericano de Comunicación del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Organización de los Estados Americanos. Es parte del Programa de publicación de Textos y Materiales de Enseñanza para las Facultades de Agronomía de América Latina, financiado con una donación de la Fundación Kellogg.

Junio de 1964

Turrialba, Costa Rica

Contenido

Primera Parte

Las bases fisiológicas de la reproducción animal

Capítulo 1.—Mecanismos reguladores de la reproducción

Introducción. Organización del sistema reproductivo	3
La regulación hormonal	4
1. Qué son las hormonas y cómo operan	4
2. La glándula maestra: la pituitaria	7
3. Las hormonas de la pituitaria anterior	8
4. La hormona folículo estimuladora	11
5. La hormona luteinizante	11
6. Las hormonas de la pituitaria posterior	14
7. Las hormonas esteroides	14
8. Dónde y cuándo se producen los estrógenos	18
9. El cuerpo amarillo y la progesterona	18
10. Los andrógenos	20
11. La glándula tiroidea y la reproducción	21
El mecanismo reproductivo visto a través del sistema nervioso	22
1. Esquema general del sistema nervioso	22
2. La conciencia, los reflejos condicionados y el aprendizaje	23
3. El sistema nervioso autónomo o simpático	24
4. El sistema nervioso como receptor de influencias ambientales sobre el individuo. Los sentidos	24

5. El hipotálamo y las secreciones hormonales	25
Referencias	26

Capítulo 2.—Funcionamiento del sistema reproductivo en el macho

Estructura del testículo en los animales domésticos. Función endocrina y espermatogénica	28
La estructura celular de los tubos seminíferos	30
Cuándo empiezan a funcionar los tubos seminíferos. La pubertad en el macho	31
El proceso de la espermatogénesis	32
Los espermatogonios	35
Los espermatocitos	36
Las espermátidas	36
Las células de Sertoli	37
Morfología del espermatozoide maduro	37
El epidídimo	40
El conducto deferente	41
Las glándulas accesorias	41
El pene y la eyaculación	42
Referencias	43

Capítulo 3.—Funcionamiento del sistema reproductivo en la hembra

El ovario	45
Las trompas de Falopio	46
El útero	48

El cuello de la matriz	49
La vagina y órganos genitales externos	49
El ciclo estrual	50
Iniciación de actividad de los ovarios. La pubertad	51
Maduración de las foliculas	53
Maduración del óvulo	56
Ovulación	58
Estro o celo	60
Formación del cuerpo amarillo	61
Referencias	62

Capítulo 4.—Fertilización gestación y parto

La reunión de espermatozoides y óvulos	64
Penetración del espermatozoide en el óvulo	65
Activación del óvulo y partenogénesis	66
Unión de las dos entidades cromosómicas	66
Segmentación: formación de la mórula	67
Formación del blastocisto e iniciación de la diferenciación celular	67
Implantación y desarrollo placentario	68
Los tipos de placentas	69
Nutrición del feto	71
Endocrinología de la preñez	73
Cómo y por qué termina la gestación	74
El parto normal	75
Prolongación excesiva de la gestación	75
Involución puerperal	76
Referencias	77

Capítulo 5.—Influencia del medio ambiente sobre la fisiología de la reproducción

El ritmo sexual estacional	80
Experimentos con variaciones de luz	81
Modo de actuar de la luz	83
Ritmo reproductivo en animales tropicales. Adaptación del periodo de cría a épocas más favorables	85
Efectos nutritivos (Energía total)	86
1. Sobre la iniciación de la pubertad	87
2. Sobre la vida reproductiva en la hembra	88
3. Sobre la vida reproductiva en el macho	91
Deficiencias nutritivas específicas	91
1. Proteína	92

2. Minerales	92
3. Vitaminas	93
Efectos de la temperatura ambiente sobre la fisiología de la reproducción	93
1. Efectos sobre el macho	94
2. Efectos sobre la hembra	95
Efectos de la altitud sobre el nivel del mar	98
Referencias	100

Capítulo 6.—El desarrollo del sexo y la fertilidad

Clasificación general de los problemas de infertilidad	103
La fertilidad y el desarrollo sexual	104
Sexo genético y sexo aparente	105
Origen normal de las estructuras genitales	106
Proporciones normales y anormales entre los sexos	107
Fertilidad afectada por malformación de los órganos genitales	109
Fertilidad afectada por dimorfismo o intersexualidad	110
Eficiencia reproductiva afectada por malformación de los gametos	111
Fertilidad afectada por la ovulación	112
La eficiencia reproductiva afectada por la fertilización	114
Sobrevivencia de los gametos libres después de la ovulación o la eyaculación	114
La eficiencia reproductiva después de la fertilización. Mortalidad embrionaria	117
Eficiencia reproductiva afectada por trastornos hormonales	118
Eficiencia reproductiva afectada por la edad de los padres	120
Tratamientos contra la infertilidad	122
La eficiencia reproductiva afectada por las enfermedades infecciosas	124
1. Brucelosis	124
2. Leptospirosis	125
3. Vibriosis	126
4. Trichomoniasis	126
Referencias	127

Segunda Parte

Bases genéticas de la cría animal

Capítulo 7.—Ideas genéticas en el desarrollo de la ganadería

Preocupaciones genéticas en la mentalidad del ganadero	131
La teoría evolutiva y la ganadería	132
Estado de la zootecnia cuando se formuló la teoría de la evolución	134
Las leyes de la herencia y los problemas zootécnicos	135
Actitud de los criadores ante la nueva genética	135
Qué es lo que observa el ganadero y qué es lo que heredan los animales	137
Cómo distinguir las diferencias genotípicas de las fenotípicas	138
Referencias	139

Capítulo 8.—La genética mendeliana

La ley de segregación y la recombinación	140
La ley de la dominancia y la recesividad	142
La ley de asociación independiente	142
Epistasia y modificaciones de las proporciones dihíbridas	144
Importancia de la epistasia en la ganadería	148
Peligros para el ganadero en la interpretación de la genética mendeliana	149
Limitaciones a la ley de asociación independiente	150
Referencias	151

Capítulo 9.—Las bases citológicas de la herencia

Características de los cromosomas	152
El proceso de la meiosis	153
Asociación independiente de genes y de cromosomas	155
Ligamiento y mapas cromosómicos	155

Cambios en los cromosomas como fuentes de evolución y variación de las especies	156
1. Ploidia	156
2. Pérdida o duplicación de los genes de algún cromosoma	156
3. Alteración del orden usual de los genes	156
Cambios cromosómicos y el aislamiento de las especies	157
Mutaciones	157
Mutaciones letales	158
Herencia ligada al sexo	160
Herencia influenciada o limitada por el sexo	162
Referencias	164

Capítulo 10.—Los alelos múltiples y la naturaleza de los genes

Alelos múltiples	166
1. Grupos sanguíneos en el hombre ..	166
2. El factor Rh	166
3. Tipos sanguíneos de los animales ..	168
Pseudoalelos	169
La naturaleza química del material hereditario	169
Modo de actuar de los genes	171
Referencias	172

Capítulo 11.—Genética de poblaciones

Factores múltiples o herencia poligénica ..	174
Variación continua y discontinua	175
Probabilidad	177
1. Influencia de un evento sobre los eventos subsecuentes	177
2. Desviaciones sobre las predicciones teóricas	178
3. La prueba de X^2 (chi-cuadrada) ..	178
4. La Desviación Estandar y la variancia	179
Frecuencia de genes	181
La Ley de Hardy-Weinberg	183

Las ideas sobre pureza de razas ante el concepto de frecuencia de genes	184	Capacidad de la selección para transformar las características de las poblaciones	208
El concepto de la variancia	186	El concepto de conglomerado de genes (genepool)	210
Variancia fenotípica y variancia genotípica	187	Limitaciones prácticas sobre la teoría de la selección	212
El concepto de índices de herencia	189	1. Limitaciones impuestas por la naturaleza biológica de la población	212
1. Definición	189	2. Limitaciones de orden genético	213
2. Cruzamientos planificados para obtener índices de herencia	190	3. Limitaciones de orden ambiental	214
3. Índices de herencia obtenibles sin análisis estadístico	192	4. Limitaciones debidas al tamaño de la población	215
4. Exactitud y variabilidad de los índices de herencia	194	La presión de selección y el adelanto genético	216
5. Aplicación práctica de los índices de herencia	195	Selección masal y sus limitaciones	218
El índice de constancia	196	Selección individual	218
La consanguinidad y la herencia	198	Selección basada en información sobre parientes	219
Cómo medir el grado de consanguinidad	199	Pruebas de progenie	219
El verdadero significado del coeficiente de consanguinidad	200	Selección para efectos máximos no aditivos	221
El coeficiente de parentesco	201	1. Superdominancia o sobredominancia	221
Referencias	202	2. Vigor híbrido o heterosis	221
Capítulo 12.—Selección		3. Habilidad combinatoria	223
El tipo y la selección	203	La interacción del genotipo con el ambiente	224
La selección y la frecuencia de genes	205	Los índices de selección	226
1. Migración	205	Homeostasis genética	228
2. Mutación	206	Referencias	230
3. Selección	206		
4. Desvíos al azar	207		

Tercera Parte

Cría práctica de animales de explotación pecuaria

Capítulo 13.—Sistemas de cría

La consanguinidad o endocría	233	3. Qué beneficio espera obtenerse mediante la consanguinidad	236
1. Depresión fenotípica debida a consanguinidad	234	4. Conclusiones sobre el valor y limitaciones de la consanguinidad	237
2. Capacidad de la selección para contrarrestar los efectos de la consanguinidad	236	El encaste	238
		1. Mecanismo del sistema	238
		2. Limitaciones y problemas del método de encaste	239

3. Problemas de encaste en caracteres susceptibles de expresar vigor híbrido	241	2. La explotación intensiva en praderas mejoradas	270
4. Deben o no registrarse los animales de alto encaste	242	3. Producción de carne en sistemas de doble propósito	271
5. El encaste en ambientes desfavorables	243	4. La ceba de novillos	272
6. Uso de toros encastados en un sistema de mejoramiento	244	Eficiencia reproductiva	273
7. Conclusiones sobre el valor y limitaciones del sistema de encaste	245	1. La vaquilla de repuesto	273
Los sistemas de exocria y la hibridación	245	2. El ciclo estrual de la vaca de carne	274
1. La hibridación entre especies	245	3. Apareamiento y fertilidad de la vaca de carne	275
2. La hibridación entre razas	246	4. Número de vacas por toro	276
3. Qué razas producen el máximo de vigor híbrido?	247	5. Largo del período de monta	277
4. Deben de conservarse las hembras de un cruzamiento híbrido?	250	6. Influencia del toro en la fertilidad del hato	277
5. Sistemas para explotación continua del vigor híbrido	250	7. Largo de la gestación en ganado de carne	278
6. Terminología de los cruzamientos e hibridaciones	254	8. Constantes fisiológicas después del parto	280
7. Conclusiones sobre valor y limitaciones de cruzamientos no consanguíneos o hibridación	254	9. Abortos en el hato de carne	281
La cría de razas puras	254	La fertilidad neta en el ganado de carne	282
1. El proceso histórico de la formación de razas	255	Selección en el hato de carne para aumentar la fertilidad	286
2. La relatividad de la "pureza" de razas	257	Resumen de prácticas aconsejables para aumentar la fertilidad del hato de carne	287
3. El proceso de diferenciación de las razas	257	Medidas de peso vivo del bovino de carne	288
4. Los sistemas de registro	258	1. Peso al nacer	289
5. El registro de animales puros por cruce	261	2. Crecimiento del nacimiento al destete	292
6. Influencia de las exposiciones sobre el mejoramiento de las razas	262	3. Selección para obtener mayor peso al destete	296
7. Futuro de la cría de razas puras	263	4. Características hereditarias después del destete	296
8. Formación de nuevas razas	264	Recomendaciones y precauciones para llevar a cabo selección por pruebas de comportamiento	298
9. Conclusiones sobre el valor y limitaciones de la cría de razas puras	264	1. La eficiencia de los aumentos de peso	298
Referencias	265	2. Importancia del crecimiento compensatorio	298
Capítulo 14.—Reproducción y selección del bovino de carne		3. Longitud óptima de las pruebas de comportamiento	299
La organización del hato	268	4. Cómo juzgar el mérito de los animales sometidos a pruebas de comportamiento por peso	299
1. Explotación extensiva con venta de becerros al destete	269	Bajo qué nivel nutritivo deben de efectuarse las pruebas de aumentos de peso	299
		Medidas sobre la res en canal	300

Influencia del sexo sobre la productividad de carne	301	3. Efectos de la edad y vida productiva del toro de lechería	336
Relaciones entre el tipo y la producción de carne	302	Relación entre la productividad lechera y la fertilidad	337
1. Tipo y aumento de peso	302	Es heredable la fertilidad en el ganado lechero?	338
2. Variaciones extremas en tipo	303	Normas para juzgar la eficiencia reproductiva y la fertilidad del hato lechero	339
3. Conformación y rendimiento en carne	303	Medidas de la productividad en ganado lechero	339
Otras características hereditarias de importancia económica	304	1. Medida y herencia de la producción de leche y grasa	340
1. Enanismo	304	2. Persistencia de la lactancia	342
2. Tolerancia al calor y aumentos de peso	304	3. Composición de la leche	343
3. Susceptibilidad al cáncer del ojo	306	4. Características del ordeño	344
Ejemplos de productividad de carne en diferentes métodos de cría	306	5. Mastitis	345
1. Progreso por selección en pruebas de comportamiento	306	El tipo y la producción	346
2. Pruebas de aumento de peso en ganado tropical	307	1. El tamaño de la vaca	346
3. Pruebas experimentales de productividad de carne mediante cruza- mientos entre razas	309	2. La conformación de la ubre y el temperamento lechero	348
Referencias	311	Selección del ganado lechero	351

Capítulo 15.—Reproducción y genética de bovinos lecheros

Problemas de fertilidad y producción ..	316
La organización del hato	316
Ciclo estrual en la vaca lechera	317
Edad de cubrir la vaquilla primeriza ..	320
La gestación, pérdidas embrionarias ..	321
Intervalo entre parto y primer celo o servicio	323
Número de servicios por preñez	327
El retorno al celo después del servicio ..	328
Incidencia de partos múltiples en el ganado lechero	329
Duración de la vida productiva en la vaca de lechería	330
1. Pérdidas de terneros después del nacimiento	330
2. Longevidad y razones de desecho ..	331
Problemas de la fertilidad en el toro lechero	333
1. Nutrición y producción de semen ..	334
2. Efectos de la frecuencia de eyaculación sobre la fertilidad	336

Por qué es tan importante el toro en la cría de ganado lechero	351
Formas de probar los toros	351
1. Prueba de comparación de hijas con sus madres	352
2. Método de comparación por medio de hijas contemporáneas	353
3. Estaciones centrales para pruebas de progenie	354
4. Magnitud de la interacción genética ambiental en pruebas de toros ..	356
Progreso teórico y real de la selección en ganado lechero	357
Tamaño del hato e intensidad de selección por progenie	359
Potencialidad del adelanto genético mediante la inseminación artificial	360
Referencias	363

Capítulo 16.—Reproducción y selección de suinos

Reproducción	369
Ciclo estrual	369
1. Iniciación de ciclos estruales, la pubertad	369
2. Duración del ciclo estrual	371
3. Duración del período de celo	371
4. El celo después del parto	371

Ovulación	373
Apareamiento	374
Gestación	375
El parto	377
1. Mortalidad de lechones en el momento del parto	378
2. Mortalidad después del nacimiento y hasta el destete	379
La lactancia en la cerda	381
Normas para juzgar la eficiencia reproductiva en la explotación de suinos	383
Selección de suinos	383
Indices de herencia en ganado porcino	383
1. Índice de herencia para prolificidad	384
2. Indices de herencia para caracteres de crecimiento	385
3. Índice de herencia para caracteres de conformación en vivo	388
4. Indices de herencia para características de la canal	389
Programas nacionales de cría	389
1. Pruebas de progenie en cerdos	389
2. Sistemas de formación de razas consanguíneas para cruzamientos	390
3. ¿Qué tipo de programa conviene adoptar a América Latina?	393
Referencias	394

Capítulo 17.—Reproducción y selección de ovinos

Reproducción	397
El ciclo estrual	397
1. Iniciación de los ciclos estruales, la pubertad	398
2. Longitud del período de celo	399
3. Ovulación	400
4. Localización de ovejas en celo	401
¿Hay gemelos idénticos en ovinos?	401

Gestación	401
Manejo del rebaño de cría	402
1. Número de ovejas por morueco	402
2. Modificaciones a la época de cría	403
3. Modificaciones del número de ovulaciones	404
4. La fertilidad en el rebaño de cría	407
5. Mortalidad en el rebaño de cría	410
6. Número de hembras de repuesto	412
7. Normas para juzgar fertilidad y manejo del rebaño ovino	413
Selección de ovinos	413
Medidas de producción de carne	413
1. Peso al nacer	413
2. Peso al destete	414
3. Selección al año de edad	416
Selección de ovinos para producción de carne	417
Selección de ovinos para producción de lana	421
1. Selección por peso del vellón	422
2. Selección para calidad de la lana	423
3. Herencia de fibras meduladas, lana negra	425
Otros caracteres hereditarios de importancia económica	425
1. Arrugas de la piel	425
2. Lana en la cara	426
3. Piel de Karakul	427
4. Herencia de cuernos	427
5. Criptorquidismo, hermafroditismo	427
6. Ovejas Ancón y ovejas con cuatro tetas	428
Pruebas de comportamiento y progenie en la selección de ovinos	428
Referencias	429

Índice de materias	433
---------------------------------	-----

Índice de autores	437
--------------------------------	-----

Introducción

Este libro es el resultado de diez años de dictar un *Curso de Cría Animal* para asistentes graduados del Departamento de *Industria Animal*, del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, en Turrialba, Costa Rica, y en una ocasión en *La Estanzuela, Uruguay*. Parte del material de esta asignatura fue también usado en cursos dictados en *Chapingo, México* y *Tandil, Argentina*. Ninguno de los cursos mencionados fueron iguales, ni este texto es copia de ellos. En cada ocasión el autor adaptó sus clases a los problemas y capacidad de los participantes. De las preguntas y dudas de ellos sobre el material y su forma de presentación obtuvo grandes enseñanzas que ahora espera sean útiles a un mayor público.

Recientemente han aparecido excelentes textos sobre reproducción y genética animal escritos por personas con gran experiencia y conocimientos científicos muy al día, pero todos ellos tienen la limitación de estar escritos en lenguas ajenas al Castellano o Portugués. Las traducciones son siempre tardías y defectuosas. Por esas circunstancias este texto ambiciona ser, no el mejor, sino el más útil al público de América Latina. Va dirigido principalmente a estudiantes de zootecnia y espera contribuir a que se establezca firmemente en las Facultades de Agronomía un *Curso de Cría Animal* y ayude a eliminar la tendencia del siglo pasado de cubrir la zootecnia bajo los antiguos encabezados de *General* y *Especial* sin penetrar profundamente en ninguno de los aspectos que interesan a la producción moderna. Se espera que también sea de utilidad a algunos criadores prácticos, y que sea base de consulta para quienes quieran profundizar en todos los temas tratados. Por esa razón se ha puesto especial cuidado en dar citas bibliográficas extensas y en presentar al final de cada capítulo un índice de autores citados.

El autor debe su gratitud a la *Fundación Kellogg* por el subsidio que le proporcionó a través del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, en su *Programa de Textos y Materiales de Enseñanza*, para la financiación y publicación de esta obra.

Muy particularmente, el autor desea dejar constancia de su agradecimiento para todos sus alumnos por la colaboración y el interés que siempre le demostraron en la materia.

Este trabajo se inició en la *Biblioteca del Animal Breeding Abstracts*, en Edinburgo, Escocia, y se terminó en la *Biblioteca 'Commemorativa Orton* del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, en Turrialba, Costa Rica. También fueron usados los servicios de las Bibliotecas del Centro de Investigaciones Agrícolas *Alberto Boerger*, de *La Estanzuela, Uruguay*, y de la *Fundación Rockefeller*, de *México, D. F., México*. Para todo el personal que trabaja en dichos centros, el autor desea hacer público reconocimiento de las atenciones recibidas, y en particular, para el Señor *J. P. Maule*, Director del *Animal Breeding Abstracts*, de quien le es grato recordar sus gentilezas.

En forma muy especial lleva este volumen el agradecimiento del autor para todos sus colegas de trabajo en Turrialba, Costa Rica, y en La Estanzuela, Uruguay, con quienes se discutieron aspectos del texto. Queda en deuda con aquellos que leyeron el manuscrito, como el Ing. Armando Cardozo, a quien agradece sus valiosas sugerencias, con el Dr. J. C. Cartwright, quien revisó la parte relativa a genética de poblaciones, y con los Ingenieros Héctor Muñoz y Joel Maltos, quienes lo ayudaron en la revisión de algunas partes del manuscrito. Especial mención debe hacerse de agradecimiento para la Señorita Matilde de la Cruz, por la revisión editorial y de imprenta de este libro, hecho en un ambiente en que los libros técnicos no son comunes.

Finalmente, el autor desea agradecer a su familia, su paciencia en sobrellevar las innumerables horas que no dedicó a ella, por estar atento a la preparación de este texto.

Jorge de Alba

México, D.F., Junio de 1964

Al Dr. Sidney A. Asdell

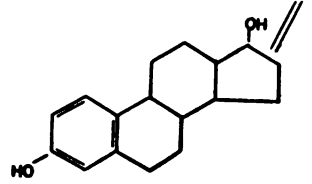
quien me transmitió sus conocimientos
sobre las mejores tradiciones de las ciencias
biológicas británicas y americanas.



PRIMERA PARTE

Las bases fisiológicas de la reproducción animal

Mecanismos reguladores de la reproducción



Introducción. Organización del sistema reproductivo

Los animales superiores están constituidos por diferentes órganos y sistemas especializados. La reproducción requiere de la concurrencia y trabajo armonioso de varios órganos y sistemas.

Las principales estructuras involucradas en la reproducción pertenecen al sistema genito urinario. Se requiere también de la concurrencia del sistema nervioso y muy especialmente de la regulación hormonal y de otros sistemas para llevar a buen término una reproducción efectiva. En su expresión biológica más simple, la reproducción es efectiva cuando permite la perpetuación de la especie. Desde el punto de vista de la zootecnia, la perpetuación de la especie no es sino un aspecto del proceso reproductivo. En la explotación de los animales la reproducción debe ser numerosa y rápida para permitir al hombre utilizar al máximo los individuos, además de perpetuar la especie. El hombre necesita dar a estos animales ciertas características que aumenten su valor económico. Algunas de las que más le interesan a él, son

superfluas desde el punto de vista simplista de la perpetuación de la especie.

La reproducción animal gira alrededor de la existencia de individuos de sexos diferentes: masculino y femenino, cuya participación independiente se requiere para la producción de nuevos individuos de cualquiera de esos dos sexos. Se necesita la producción de células especiales, representativas de su sexo y capaces de unirse y empezar la formación de un nuevo ser. Si a este nuevo ser se le presentan circunstancias favorables, crecerá hasta convertirse en un individuo representativo de su especie y sexo.

Es lógico pensar por lo tanto, que la estructura fundamental de la reproducción radica en el órgano capaz de producir esas células especializadas que al unirse dan origen al nuevo ser. Estos órganos son generalmente pares y se denominan *testículos* en el macho y *ovarios* en la hembra. Las células especializadas que ellos producen y que al unirse dan comienzo a una nueva vida se llaman *espermatozoides* si son producto de los testículos y *óvulos* si son producto de los ovarios.

La similitud de función entre los dos sexos solo se mantiene en una forma general. Al

estudiarlos por separado y en detalle, aparecen estructuras peculiares de cada sexo y estas estructuras contribuyen a que los espermatozoides y óvulos se reúnan y finalmente a que se desarrolle el nuevo ser. Estructuralmente hay diferencias entre los dos sexos debido a que de los ovarios solo se necesita la producción de muy pocos óvulos, mientras que del testículo se requieren millones de espermatozoides. Por lo tanto en el testículo se necesita un sistema de canales con millones de células capaces de dar origen a espermatozoides. Estas células (*epitelio germinal*) se encuentran en los *canales seminíferos*, que terminan en un sistema colector de espermatozoides los *vasos aferentes* y posteriormente de una estructura capaz de completar la formación de los espermatozoides. Esta estructura es el *epidídimo*. Se requiere además un canal que los conduzca hacia el exterior del organismo masculino: el *vaso deferente* (uno para cada testículo). En su paso hacia el exterior los espermatozoides requieren de secreciones que los activen y estimulen. Estas provienen de las *vesículas seminales* y las *glándulas de Cowper*. Al producto de las glándulas accesorias, reunido con los espermatozoides es a lo que se le denomina *semen*. Finalmente se necesita una estructura capaz de depositar el semen tan cerca de los óvulos como sea conveniente a la especie. Este órgano se denomina *pene*, y el canal final por el que viaja el semen dentro del pene se le llama *uretra*, canal que también sirve para conducir la orina. Esta íntima asociación anatómica del sistema reproductivo y del sistema urinario, da origen a la denominación conjunta de sistema genitourinario.

Debido a que en el ovario, se requieren en un momento dado muy pocos óvulos, la estructura que da origen a estos es apenas una capa del grosor de una célula en el exterior del ovario y que recibe el nombre de *epitelio germinal*.

En el sexo femenino las estructuras genitales tienden a cuidar el óvulo u óvulos producidos para que: primero, puedan ser fecundados (reunidos con un espermatozoide, y entonces ser capaces de multiplicarse para producir un nuevo ser) y que después, ese ser que se inicia cuenta con un ambiente

favorable para su desarrollo. La estructura que recoge el óvulo es el *infundíbulo*, el canal que lo conduce inicialmente en su viaje al exterior es el *oviducto*, el órgano que protege al ser que inicia su desarrollo es el *útero* y finalmente este nuevo ser sale a vivir su vida independiente por un canal que conecta el útero con el exterior y que recibe el nombre de *vagina*.

Es obvio que para su funcionamiento perfecto, esas estructuras que se han mencionado deben pertenecer a un ser sano y fuerte en que exista el deseo de la reproducción, llamado *libido* y que este libido se manifieste a la edad y en la época que más conviene a la especie. Esta regulación de edad y de época o ciclos la efectúa el sistema regulador hormonal o de las *glándulas endocrinas*, las cuales también reciben el nombre de *glándulas de secreción interna*.

Si bien esta regulación cíclica u hormonal da ritmo y razón de tiempo a la reproducción, se requiere una regulación más rápida o de acción inmediata, que solo puede efectuar el sistema nervioso.

Es evidente que para estudiar íntimamente la reproducción es necesario conocer más en detalle las estructuras anatómicas y sus procesos. Pero antes de pasar a estudiarlas minuciosamente es conveniente estar seguro del significado de los nombres con que se designan las estructuras fundamentales y sus productos, los cuales aparecen en bastardilla en los párrafos anteriores. Para ayudar a comprender mejor la posición relativa de estas estructuras mayores y sus diferencias entre algunas especies, se sugiere estudiar los dibujos esquemáticos de las Figuras Nos. 1 y 2.

La regulación hormonal

El complicado juego de los diferentes factores que deben operar en forma armoniosa para efectuar la reproducción animal se descubre con claridad a través del estudio de las relaciones hormonales de todo el organismo.

1. **Qué son las hormonas y cómo operan.** Las hormonas son sustancias químicas reguladoras del funcionamiento del organismo animal. Estas sustancias son producidas

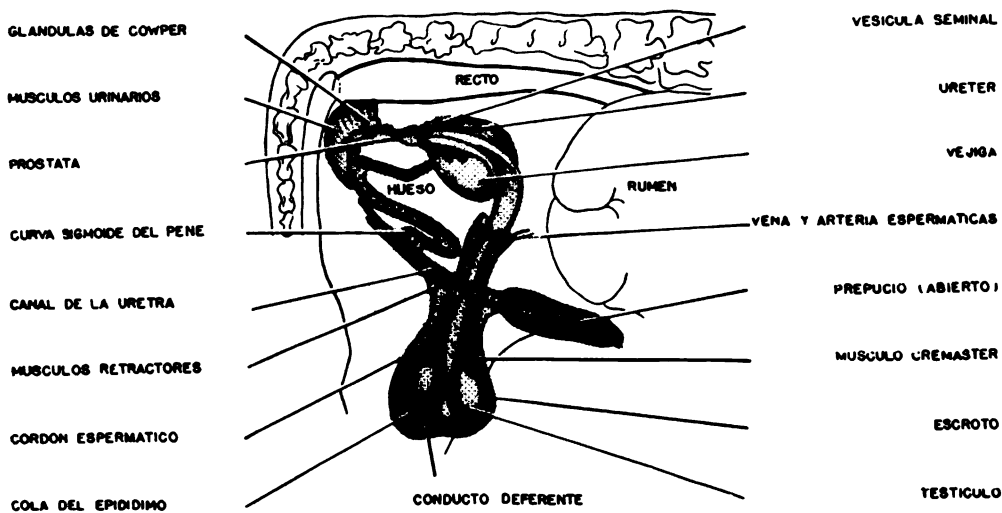


Fig. 1. Representación esquemática de las principales estructuras de los órganos de la reproducción en el toro.

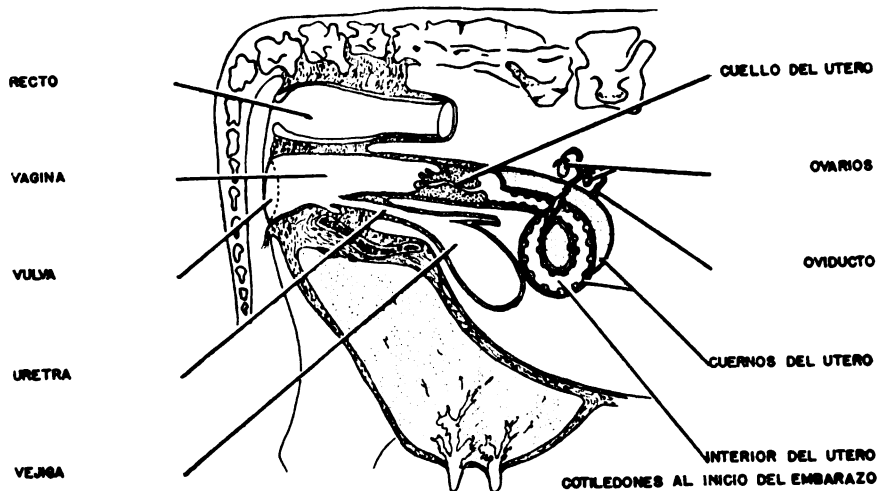


Fig. 2. Representación esquemática de las principales estructuras de los órganos de la reproducción en la vaca.

por glándulas especializadas. Su especialización consiste en que son capaces de secretar hormonas que no pueden producir ninguna otra glándula. Estas hormonas tienen la peculiaridad de ejercer su influencia reguladora lejos de la glándula que las produjo. De la glándula productora a la glándula receptora, las hormonas son transportadas por la sangre. Es decir, los reguladores químicos no requieren canales especiales para llegar a su destino sino que son transportados por el torrente sanguíneo; por no salir de la glándula productora en canales especiales, a dichas glándulas se les llama de *secreción interna* o *glándulas sin conductos*.

Algunos ejemplos ilustran la diferencia entre glándulas de secreción interna y glándulas de secreción externa (estas últimas sí tienen conductos). Las glándulas sudoríparas, tienen un conducto por el cual el sudor sale al exterior. La glándula mamaria, filtra y sintetiza los componentes de la leche utilizando la sangre. La leche misma sale al exterior por conductos especiales que terminan en la teta. Ambas son glándulas de secreción externa, y asimismo lo son el riñón que produce la orina o las glándulas salivares. Nótese que sus productos no ejercen ninguna influencia reguladora sobre otras partes del organismo.

Por el contrario, la *tiroides* no tiene ningún conducto que lleve la hormona que ella produce. Esta glándula, como muchas otras de secreción interna, es en realidad una pareja de glándulas *homólogas* y se encuentran a ambos lados de la traquea, un poco adelante de la mitad del cuello. Si se desecan minuciosamente se encontrará que no entra ni sale de ellas ningún conducto excepto las arterias y venas que llevan o traen la sangre. Aun examinando bajo el microscopio sus células individuales, no se descubrirá ningún conducto especial. Sin embargo, si se extirpan las dos tiroides a un animal, se descubrirá poco tiempo después que ese animal ha sufrido una alteración completa en su funcionamiento: será mucho menos activo, o somnoliento y letárgico. Si fuera una vaca lechera, su producción disminuiría hasta casi suprimirse. Si fuera gallina, dejaría de producir huevos.

Es decir, se pone de manifiesto que a un animal sin tiroides, le falta un regulador de su funcionamiento o *metabolismo*: una sustancia capaz de dar el nivel de actividad que requiere el animal para su óptimo funcionamiento. Se puede sospechar, con razón, que la glándula tiroides produce una sustancia estimulante que no posee el animal privado de esta glándula. Si se alimenta un animal con tiroides desecadas de otros animales (de matadero) se podrá comprobar la existencia de esa sustancia. En este caso, se observará que la actividad del animal experimental se acelera conforme se le proporciona la glándula seca en su alimento. Además se puede probar más a fondo que esa sustancia que se encuentra en la tiroides puede ejercer su influencia a través de conexiones sanguíneas, ya sea trasplantando la tiroides a otra parte del cuerpo o uniendo el torrente sanguíneo de un animal intacto con el del tiroprivo. En ambos casos se restablece la estimulación del organismo a través de la sangre, y resulta evidente que la sustancia que produce la tiroides es transportada por la propia sangre. Esta sustancia, que no es sino la hormona *tiroxina* se ha podido aislar y determinar su constitución química, y ha sido posible sintetizarla en el laboratorio. Posee al elemento yodo en su estructura química y su fórmula está representada en la Figura 8.

Los procedimientos descritos anteriormente constituyen las técnicas fundamentales de la ciencia que estudia las glándulas de secreción interna y sus productos, las hormonas. Esta ciencia es la *endocrinología*.

Además se estudian las funciones de las hormonas por medio de observaciones de lo que acontece al organismo cuando dichas glándulas se enferman, por ataques de microorganismos que disminuyan su actividad o por tumores que aumentan su volumen y actividad. En el caso de la tiroides, la tumefacción de la glándula se llama *bocio* (coto). Generalmente ocurre como resultado de un esfuerzo de la glándula por trabajar con exceso cuando hay escasez de yodo en la dieta, pero también puede presentarse por otras razones. En medicina humana es común encontrar personas con exceso de actividad tiroidea (excitables, nerviosas) que mejoran su

condición con la extirpación de parte de la glándula, o bien personas cuyo bienestar y capacidad de trabajo se aumentan mediante el suministro de tiroxina en exceso de la que están produciendo.

A pesar de requerirse una glándula tan especializada para producir la tiroxina, es una ironía de la naturaleza que otras sustancias de elaboración sencilla puedan ejercer una función casi igual a la de la original. Así se ha descubierto que la caseína yodada, tiene una función que imita casi perfectamente a la de la tiroxina. (La caseína yodada se produce esencialmente con solo agregar yodo al "cuajo" de leche descremada).

La extirpación de ciertas glándulas de secreción interna ocasiona la muerte. Tal ocurre con la extirpación de las *paratiroides*, glándulas reguladoras del metabolismo del calcio. Sin embargo el hecho de que se ocasione o no la muerte con la extirpación de la glándula, no es indicativo de su importancia en el sentido de la reproducción, o de la adaptación del animal al medio que lo rodea. El crecimiento, la reproducción y la lactancia, que son las funciones más importantes en la producción animal, son reguladas por una glándula cuya extirpación no ocasiona la muerte. Esta es la *hipófisis* o *pituitaria*, glándula sumamente pequeña, (del tamaño de una alverja en la vaca) que tiene funciones múltiples y que ejerce influencia reguladora sobre todas las demás secreciones internas. Por esta razón se le puede llamar la glándula maestra. Es tan importante que para entender las funciones reproductivas debe ser estudiada más detenidamente.

2. La glándula maestra: la pituitaria. Se encuentra en la base del cerebro, en una depresión que hay en el asiento óseo donde descansa la masa cerebral. Esta depresión o pequeña cavidad, recibe el nombre de *silla turca*. Con técnicas delicadas de cirugía, se puede tener acceso a la silla turca mediante la trepanación de la bóveda del paladar, y así extirpar la hipófisis sin perturbar el cerebro. Una sección transversal de esta glándula muestra que está compuesta de tres partes, denominadas: anterior, media y posterior, y que se encuentra unida a la base del cerebro mediante un tallo. Del examen mi-

croscópico de la glándula se descubre que hay diferencias celulares importantes en los componentes de las tres partes. Es más, mediante tinciones se distinguen todavía dentro de la parte anterior diferentes tipos de células: unas que no se tiñen, llamadas (*chromofobas*), otras que se tiñen con sustancias ácidas (*acidofilas*) y aún un tercer grupo que se tiñe mejor con sustancias alcalinas (*basófilas*). Hay evidencia de que estas células de diferentes características de tinción, tienen diversas funciones y secretan distintas hormonas. En el pequeñísimo espacio de la parte anterior de la pituitaria, se secretan más hormonas que en ningún otro tejido del organismo animal.

Estas hormonas de la pituitaria son de naturaleza química muy compleja, protéicas, de peso molecular muy grande y de muy difícil sintetización. Su estudio y reconocimiento proviene principalmente de las técnicas de privación y sustitución. Para la sustitución se han utilizado extractos de la pituitaria misma, tratando de purificar las múltiples hormonas que se encuentran ahí a través de sus propiedades de disolverse o precipitarse con facilidad o dificultad en diferentes medios líquidos. Se ha comprobado que estas hormonas pituitarias tienen influencia reguladora sobre otras glándulas de secreción interna como las suprarrenales, el páncreas, la tiroides, así como los ovarios, los testículos y la glándula mamaria. Estas funciones de sostenimiento y estímulo reciben el nombre de *tróficas* o *tropicas*. Por lo tanto las hormonas que sostienen o nutren las funciones de las glándulas sexuales o gónadas, reciben el nombre de *gonadotróficas*, la que sostiene la función de la tiroides se llama *tirotrófica* y en forma similar se derivan los nombres de otras hormonas pituitarias.

El hecho de que la extirpación de la hipófisis no resulte en la muerte, es prueba de que muchas de las glándulas que están bajo la influencia reguladora de la pituitaria pueden continuar su funcionamiento en un nivel mínimo necesario para sostener la vida, pero entonces los cambios de actividad que ayudan a dar adaptabilidad al individuo son difíciles de efectuar. En el proceso reproductivo, el

animal hipofisoprivo es completamente estéril. El Cuadro N° 1 presenta una síntesis de la mayoría de las hormonas reconocidas actualmente, su lugar de origen, actividad y naturaleza, sin comentar sobre aquellas cuya identidad independiente está en duda o sobre las que hay mucha controversia científica. La Fig. N° 3 presenta un esquema simple sobre las posiciones de las glándulas de secreción interna en el cuerpo de un toro y de una vaca.

3. Las hormonas de la pituitaria anterior. De las hormonas de la pituitaria anterior que aparecen en el Cuadro N° 1, las que más interesan a la producción animal son la *somatotrófica* u hormona del crecimiento, la prolactina y las gonodotróficas. La primera ha sido objeto de estudio como posible estimulante de la rapidez de crecimiento de animales productores de carne, pero los resultados no han llegado a un nivel práctico. Esto se debe en primer lugar al costo de la hormona, y en segundo a que el crecimiento es un proceso tan complejo, que involucra otras hormonas que deben de estar en balance y parece evidente que la hormona del crecimiento no ejerce su influencia en una forma directa sobre los órganos que al hombre le interesa que crezcan rápidamente (los músculos).

La evidencia sobre la existencia de una hormona del crecimiento, originaria de la pituitaria anterior se deriva de que su extirpación en el animal joven resulta en enanismo. Por otra parte el exceso de funcionamiento de la pituitaria anterior va acompañado de gigantismo. La secreción de la hormona del crecimiento tiene influencia directa sobre el tamaño y forma final del animal. Las grandes diferencias en tamaño de las razas caninas fueron estudiadas en un trabajo clásico por Stockard (1941) y muchas de estas diferencias se atribuyeron a mayor o menor secreción de hormona del crecimiento en la pituitaria anterior. En la producción pecuaria es de gran importancia el hecho de que la hormona de crecimiento sea mayor en animales de más rápido desarrollo.

Esto fue probado por Baird y asociados (1952) al demostrar que las pituitarias de una línea de cerdos que había sido seleccio-

nada para aumentos rápidos de peso contenían mayor cantidad de hormona del crecimiento que las pituitarias de una línea de cerdos seleccionada para un desarrollo más lento.

También es de importancia para la industria pecuaria la posibilidad de modificar la eficiencia de crecimiento de los animales mediante el uso de esta hormona. Turman y Andrews (1955) hicieron un experimento con cerdos que recibían un preparado de hormona del crecimiento purificada en comparación con otros que recibían inyecciones de agua de sal. Los que recibieron hormona, no aumentaron más rápidamente de peso, pero requirieron menos alimento por incremento obtenido, y ese peso consistía de mayor porcentaje de proteína que la que había en los cuerpos de los cerdos testigos. Sin embargo de once cerdos inyectados, cuatro sufrieron trastornos profundos en su metabolismo y murieron con convulsiones y daño aparente en los riñones y el hígado. Por lo tanto, no se puede decir que sea posible utilizar la hormona del crecimiento en la práctica pecuaria. Esta misma duda aparece en un trabajo más reciente (Henricson y Ullberg, 1960).

Es de importancia práctica para la zootecnia también la hormona de la pituitaria anterior llamada *Prolactina*. La prolactina es la hormona necesaria para iniciar y sostener la producción lactea. Es curioso notar que esta hormona tiene funciones aun en animales inferiores a los mamíferos. En realidad la medida de potencia de la prolactina es la Unidad Pichón. Su determinación se basa en que en las palomas, al terminar la incubación viene una proliferación de las paredes interiores del buche (tanto en la hembra como en el macho) principalmente de carácter grasoso y protéico con desprendimiento de estas células para formar la leche de pichón que proporcionan los padres al recién nacido por regurgitación. Esta proliferación del buche proviene de aumento de la cantidad de prolactina en circulación, de origen pituitario. En la gallina, la prolactina es responsable del desarrollo de la cluequera.

Por otra parte el conocimiento de las hormonas gonadotróficas y sus efectos han llega-

CUADRO No. 1
Las principales hormonas en los mamíferos, su lugar de origen, naturaleza química y modo de actuar (excluyendo las hormonas gastrointestinales).

Nombre	Glándula que la produce	Naturaleza química	Si ha sido sintetizada o no	Acciones principales
Hormona del crecimiento o somatotrófica	Pituitaria anterior (<i>Parsdistalis</i>)	Proteína	NO	Crecimiento óseo y muscular, retención de nitrógeno y cantidad de glucógeno muscular.
Adrenotrófica	Idem	Proteína	NO	Estímulo de actividad de la corteza suprarrenal
Tirotrófica	Idem	Proteína	NO	Estimula la producción de hormonas de la tiroides.
Prolactina	Idem	Proteína	NO	Crecimiento de la glándula mamaria, y sostenimiento de las funciones del cuerpo lúteo.
Gonadotrofinas: Luteinizante, H.L. o H.E.C.I.	Idem	Proteína	NO	En el ovario provoca ovulación y formación de cuerpo lúteo. En testículo: estimula la función de las células intersticiales o de Leydig, que secretan andrógenos.
Foliculo estimuladora H.F.S.	Idem	Proteína	NO	En ovario: crecimiento de foliculas y producción de estrógenos.
Vasopresina	Neurohipófisis, lóbulo posterior	Proteína	SI (1953)	En testículo: estimula la espermatogénesis.
Oxitocina	Idem	Proteína	SI (1953)	Eleva la presión arterial, reabsorbe agua en los riñones (antidiurética).
Intermedina	Pars intermedia	Proteína	NO	Contracción de músculos del útero, y "apoyo" de la leche.
Tiroxina y sustancias similares	Tiroides	Acido aminado yodado	SI (1936)	Expansión de las células melanóforas. Oscurecimiento de la piel. Acelera el metabolismo total y consumo de oxígeno por los tejidos.
Paratiroidina	Paratiroides	Proteína	NO	Regula metabolismo de calcio y fósforo.
Esteroides corticales	Corteza suprarrenal	Esteroides	(Purificada 1960) SI	Metabolismo de los electrolitos y el agua, intercambio de fluidos entre los tejidos.
Epinefrina y norepinefrina	Médula suprarrenal	Acido aminado	SI	Hormona de emergencia, acelera corazón, eleva la presión sanguínea.
Insulina	Pancreas	Proteína	Secuencia de ácidos aminados obtenida (1954)	Regula la utilización de azúcar y reduce su nivel en la sangre.
Glucagon	Idem	Proteína	NO	Acción opuesta a la insulina.
Andrógenos	Testículos	Esteroides	SI (1935)	Maduración y mantenimiento de las funciones de reproducción en el macho.
Estrógenos	Ovario (foliculas)	Esteroides	SI (1936)	Maduración y mantenimiento de funciones cíclicas de la reproducción de la hembra. Crecimiento mamario.
Progestógenos	Ovario (cuerpo amarillo)	Esteroides	SI (1959)	Preparación del útero e implantación del blastocito. Crecimiento glandular de la mama.
Relaxina	Ovario (cuerpo amarillo)	Péptido	NO	Relajación del sínfisis del pubis, cerviz y vagina al término de la gestación.
Conadotrofina corionica (Prolan)	Placenta humana	Proteína	NO	Acción similar a las gonadotrofinas de la pituitaria (luteinizante).
Conadotropina equina	Utero de yegua	Proteína	NO	Acción similar a las gonadotrofinas de la pituitaria (foliculo estimuladora).

La placenta también produce estrógenos, progesterona y relaxina.

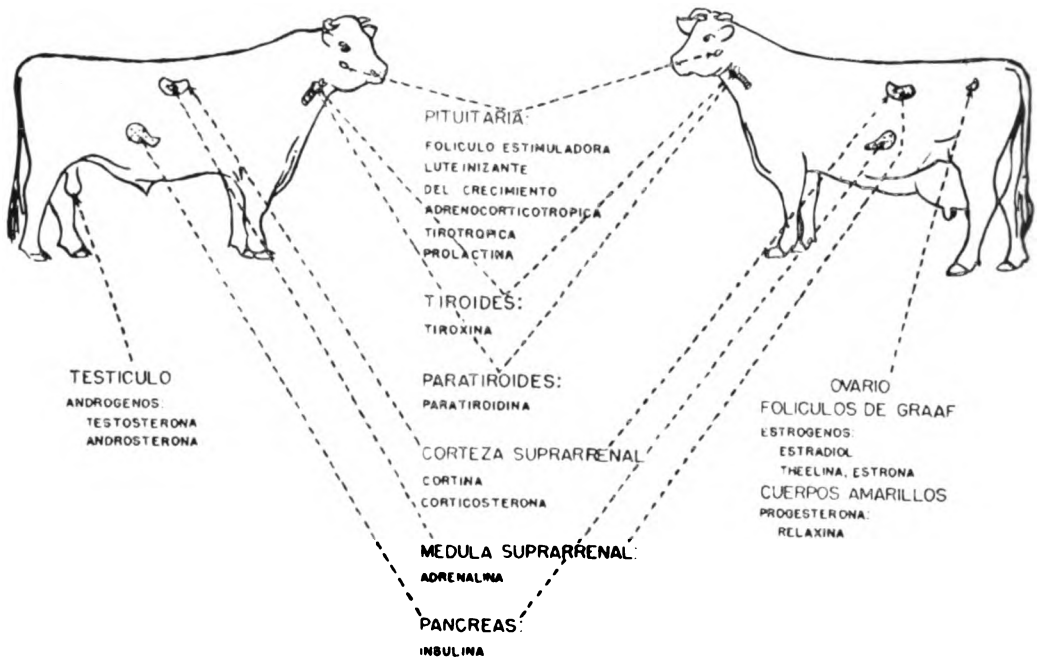


Fig. 3. Posición de las glándulas de secreción interna en el toro y en la vaca, y sus hormonas correspondientes.

do a una perfección de conocimiento que prometen tener aplicación práctica. De esta naturaleza son los estudios sobre la estimulación de los ovarios de animales, para que produzcan muchos óvulos. Esta estimulación se logra con hormonas gonadotróficas, y con ellas también se puede preparar el aparato genital de otras hembras menos valiosas que pueden servir de incubadoras de las crías de un animal superior.

La pituitaria anterior produce dos hormonas gonadotróficas: *foliculo estimuladora* y *luteinizante*, que se conocen por las abreviaturas HFE y HL. Ambas son de naturaleza proteica y se pueden obtener por extracción de la pituitaria anterior de animales de matadero. Sin embargo, hormonas con efectos casi idénticos se pueden también obtener con menor costo de dos fuentes muy peculiares: la orina de mujeres embarazadas y la sangre (suero) de yeguas preñadas. Estas últimas

hormonas no se originan en la pituitaria sino en la placenta y sólo en estas dos especies existen en cantidades suficientes para ser extraídas con facilidad. La gonadotrofina del suero de yegua preñada es esencialmente foliculo estimuladora, mientras que la de la orina del embarazo es fundamentalmente luteinizante.

La evidencia más reciente indica que las dos hormonas gonadotróficas siempre son secretadas al mismo tiempo y que el carácter cíclico de los fenómenos reproductivos obedecen a cambios en las proporciones de las dos hormonas. Se cree que la HFE es secretada en forma casi continua y que las variaciones ocurren en la cantidad de HL.

Las gonadotrofinas de origen pituitario se pueden dividir por medios químicos y físicos en sus dos componentes. Sin embargo la gonadotrofina de suero de yegua preñada nunca se ha podido fraccionar.

4. La hormona folículo estimuladora.

La función primordial de la HFE es estimular ciertas estructuras en la superficie de los ovarios que se desarrollan alrededor de cada óvulo en maduración. Estas estructuras se llaman *Folículos de Graaf*. Varios folículos se forman continuamente en cada ovario, pero conforme aumenta la cantidad de hormona folículo estimuladora y se aproxima el momento de liberación del óvulo maduro, sólo reciben estímulo los folículos más desarrollados y en número característico de cada especie. En el hombre y en la vaca o caballo el estímulo final se concentra en un solo folículo y rara vez en dos, o aun más raramente en tres o más. En estos últimos casos los nacimientos son de gemelos o trillizos. Otras especies concentran la maduración final en varios folículos (8 a 15), como en la cerda o en la perra. Este es en esencia el efecto estimulador de la HFE sobre la función de los ovarios. Puesto que el número de folículos en desarrollo final depende de la cantidad de HFE en la circulación de la sangre, aumentando esta cantidad se puede obtener un mayor número de ovulaciones. A esto se le llama la superovulación. En este principio se basan los intentos de obtener muchos hijos de una hembra valiosa que normalmente no daría sino una cría al año.

Es también de importancia práctica reconocer las relaciones de la superovulación con la nutrición. En aquellas especies que tienen un número variable, pero múltiple de ovulaciones (oveja, cerda) el nivel de hormona folículo estimuladora se puede elevar ligeramente haciendo subir el nivel nutritivo del animal (ver Capítulo XVI). Así es posible aumentar con facilidad el número de gemelos o trillizos en las ovejas alimentándolas de modo que aumenten de peso durante el período que precede la monta.

Cabe aclarar aquí que los gemelos resultantes de esta superovulación (natural o inducida) no son idénticos, porque para ello se requiere que provengan de un solo óvulo (univitelinos) que por un accidente de desarrollo se divide en dos después de la fertilización; cuando esto sucede, cada parte forma un ser independiente pero con la misma o idéntica dotación genética. Por el contra-

rio, los gemelos obtenidos por superovulación son llamados fraternos. Es decir, son iguales que hermanos de diferentes edades y sexos, pero que se gestaron y nacieron al mismo tiempo. Es obvio que los hermanos idénticos tienen por fuerza que ser del mismo sexo, los fraternales pueden ser o no del mismo sexo y esta eventualidad está regida por el azar.

La potencia de la HFE se mide por su capacidad de estimular el crecimiento de ovarios y canal reproductivo de hembras prepúberas ya sea intactas o desprovistas de su propia pituitaria (Hipofisoprivas). Se usa como criterio de potencia de la hormona ya sea el aumento de foliculas en el ovario de ratas o el peso del ovario, o el peso total del ovario, tubos de Falopio y útero.

Si la hormona folículo estimuladora tiene funciones específicas de regulación del ovario, cabe preguntarse qué oficio desempeña en el macho. La situación es completamente homóloga, pero aquí la estimulación es sobre los testículos. Más específicamente, la función de la HFE se ejerce sobre el proceso de la *espermatogénesis* o la maduración y producción de espermatozoides. Se comprueba fácilmente si se observa que el animal hipofisoprivo pierde su capacidad de producir espermatozoides, y que esta función se puede restaurar mediante el suministro de HFE. Si bien en la hembra la función de la HFE tiene un carácter cíclico relacionado con el crecimiento de los folículos a manera de ondas de actividad ovárica, en el macho no ocurre lo mismo. Después de la pubertad, la producción de espermatozoides es relativamente continua en algunos animales, o por lo menos es continua durante la estación de celo en otros.

5. La hormona luteinizante. Según la teoría clásica sobre las gonadotropinas de origen pituitario, el crecimiento de foliculas se debe a la acción de la hormona folículo estimuladora. Cantidades mayores de esta hormona traen como consecuencia el crecimiento y maduración de folículos y eventualmente la selección de aquellos que van a liberar óvulos maduros. Dicha liberación, según la teoría, no debe ocurrir por más que aumente la cantidad de HFE. Se hace necesario que entre en

actividad otra hormona, también producida por la pituitaria, para que ocurra la ovulación. Esta hormona es la luteinizante, o inductora de la ovulación. El nombre de luteinizante, obedece a que después de la ovulación, en el lugar ocupado por el folículo se forma el *cuerpo amarillo* o *cuerpo lúteo*.

Esta teoría sigue siendo esencialmente correcta, en el sentido de que hay dos principios gonadotróficos fundamentales en la pituitaria anterior, pero cada día se acumula más evidencia en el sentido de que dichas hormonas no actúan nunca en forma aislada. Por ejemplo, las dosis mínimas de HFE para producir un efecto deseado en los órganos sexuales, se aumentan a cantidades muy grandes conforme se han hecho preparaciones más puras o libres de hormona luteinizante. Por otra parte, por más que se han perfeccionado los medios químicos y enzimáticos para dividir estas dos hormonas, no se han podido obtener con absoluta pureza. Esto hace pensar a algunos investigadores que en realidad es un sola entidad química con variaciones de composición que le dan más o menos potencia de HFE o HL. En el caso del macho, el principio establecido es que la espermatogénesis es estimulada y sostenida por HFE. Sin embargo, las preparaciones más puras de esta hormona, en vez de aumentar, pierden su efecto espermatogénico, a medida que contienen menos hormona luteinizante. Una pequeña adición de esta última aumenta grandemente el efecto de la HFE. Todo esto hace pensar que en la naturaleza ambas hormonas son secretadas siempre en combinación. Lo que varía es la proporción entre las dos. Esta variación de proporciones ocasiona la naturaleza cíclica a los fenómenos de la reproducción. Se cree además que la producción de HFE es casi constante y la que varía en cantidad es la luteinizante. (Ver revisión sobre este tema hecha por Simpson, 1959).

Como en el caso de la HFE, cabe la interrogación de cuál es la función de la HL en el macho. Se ha visto que en la hembra la hormona luteinizante ejerce su influencia sobre las mismas estructuras que recibieron la influencia de la HFE, provocando la ovulación y la transformación del folículo de Graaf en una nueva glándula, el cuerpo ama-

rillo. En el macho no existe esta sucesión de efectos sobre la misma estructura. La espermatogénesis es una función continua, y no cíclica como la ovogénesis. Los tubos seminíferos están ocupados continuamente en la producción de espermatozoides. Cabe hacer notar que el verdadero carácter femenino de la hembra lo dan los productos del ovario, no de la pituitaria. Estos, llamados caracteres secundarios de la hembra, son estimulados por las hormonas que secretan los folículos y el cuerpo amarillo (*Foliculina* y *Luteína*). En el macho se debe buscar por analogía una estructura que dé origen a hormonas que provocan el desarrollo de caracteres masculinos. Estas estructuras existen en las células intermedias entre los tubos seminíferos y son las llamadas *células intersticiales* de los testículos cuya posición esquematizada aparece en la Fig. N° 10. Para su funcionamiento, las células intersticiales reciben el estímulo de la hormona luteinizante, y las hormonas que ellas producen se denominan *andrógenos*.

De esta división de funciones del testículo nace la independencia entre fertilidad y deseo sexual en el macho. Es frecuente en inseminación artificial encontrar toros o moruecos que saltan con gran facilidad pero no producen semen de buena calidad y también ocurren casos de machos que producen magnífico semen pero montan con gran pereza y dificultad. En el primer caso la función intersticial es perfecta, pero no la espermatogénica, y viceversa en el segundo.

En realidad la hormona luteinizante, debido a su acción sobre las células intersticiales tanto del testículo como del ovario se ha considerado que es correcto llamarla *hormona estimuladora de las células intersticiales* (HECI), y esto es sinónimo de HL.

El problema de las proporciones entre las dos hormonas gonadotróficas es también resaltado por peculiaridades de diferentes especies. Los bovinos, ovejas y cerdos poseen en sus pituitarias una proporción mucho mayor de HL, con respecto a HFE, que los conejos, ratas y caballos. Las gonadotrofinas de origen extrapituitario, o sean suero de yegua preñada u orina de mujer embarazada son producidas en mayor cantidad en el primer tercio de la preñez y ha sido imposible fraccio-

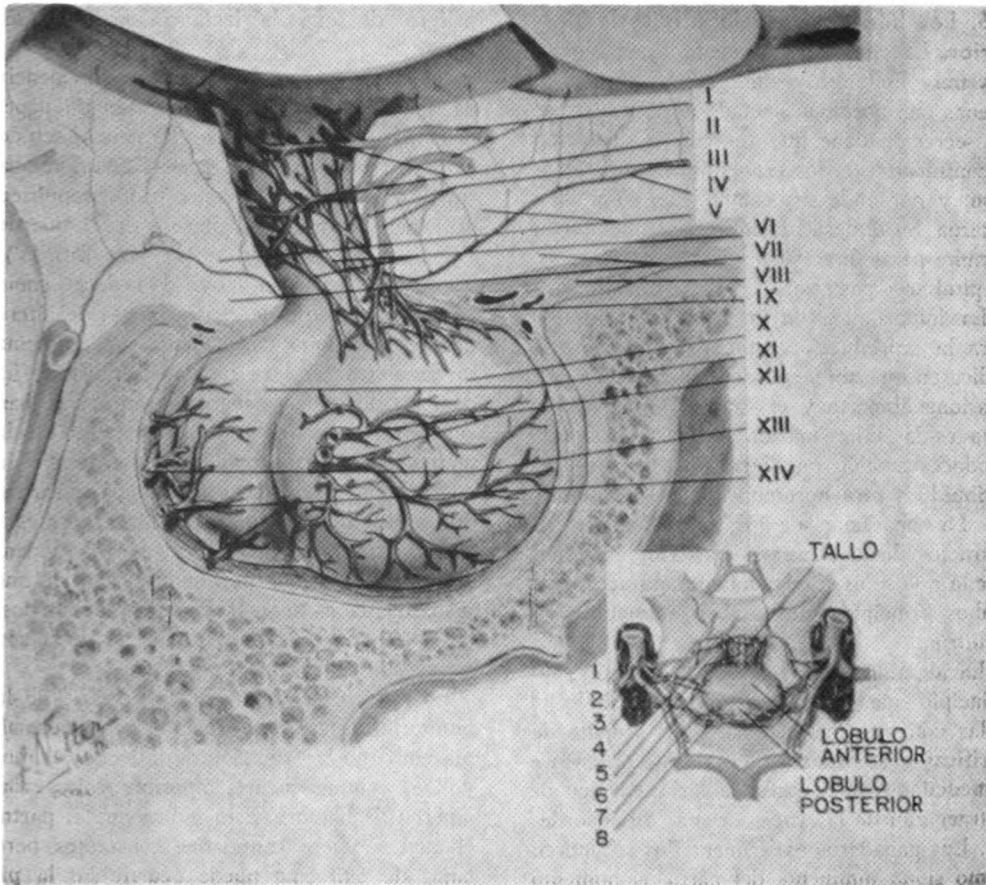


Fig. 4. POSICION DE LA PITUITARIA EN LA SILLA TURCA E IRRIGACION DE LA GLANDULA. (El diagrama muestra una vista esquemática desde el fondo de la Silla Turca). Reproducido de Clinical Symposia 8:4, 1956, con autorización de Ciba, Inc.

- | | |
|---|---|
| I.—Arteria superior de la hipófisis. | XII.—Venas laterales. |
| II.—Ramificaciones al tallo. | XIII.—Arteria inferior de la hipófisis. |
| III.—Ramificaciones al lóbulo anterior. | XIV.—Venas del lóbulo posterior. |
| IV.—Aracnoides. | 1.—Seno cavernoso. |
| V.—Espacio subaracnoides. | 2.—Carótida interna. |
| VI.—Venas del sistema porta. | 3.—Arteria comunicante posterior. |
| VII.—Espacio subdural. | 4.—Arteria superior de la hipófisis. |
| VIII.—Dura. | 5.—Vena porta. |
| IX.—Techo de la silla turca. | 6.—Venas laterales de la hipófisis. |
| X.—Lóbulo anterior. | 7.—Arteria inferior de la hipófisis. |
| XI.—Lóbulo posterior. | 8.—Venas del lóbulo posterior. |

nar dichas hormonas en sus dos componentes HFE y HL por medios químicos. En la orina del hombre y la mujer se encuentran pequeñas cantidades de hormonas gonadotróficas, (principalmente HFE) y su contenido aumenta después de la castración en ambos

sexos, o después de la menopausia en la mujer.

El ensayo biológico de la HL (o HECI) se basa en la determinación de la cantidad mínima de la preparación necesaria para reparar el daño ocasionado a las células intersticiales por la hipofisectomía.

6. Las hormonas de la pituitaria posterior. La pituitaria intermedia tiene funciones muy limitadas o dudosas. Se reconocen apenas una hormona llamada *intermedina* cuya secreción tiene que ver con la dilatación o contracción de los cromatóforos del camaleón, y por ende sus cambios de coloración externa. Su dudosa función en los mamíferos, permite pasar directamente a las funciones de la pituitaria posterior.

La importancia de la pituitaria posterior para la reproducción animal y la zootecnia radica en que ahí se produce la hormona que ocasiona el parto y el "apoyo" de la leche. Esta es la *oxitocina*. La pituitaria posterior produce también un efecto vaso constrictor, atribuido a otra hormona llamada *vasopresina*. La separación de los dos principios en extractos de la pituitaria posterior es difícil por lo que se usan comúnmente extractos con ambos principios que reciben el nombre de *pituirina*.

La identidad de la oxitocina como un solo principio que ocasiona el apoyo de la leche y las contracciones del parto, es sencillo de verificar si se observa que durante el parto e inmediatamente después, la leche es fácil de extraer aún de las vacas de más difícil ordeño. Los ganaderos experimentados reconocen como signo inminente del parto, el aumento de tensión en las tetas o aún la expulsión de leche, momentos antes de empezar el parto.

Al terminar la gestación, aumenta la sensibilidad de la musculatura del útero a la oxitocina. De esto se vale la medicina humana para realizar los llamados partos inducidos. Al término de la preñez la inyección gradual de pituitrina acarrea la iniciación del parto, en forma completamente normal. La sensibilidad del útero persiste durante el puerperio o período inmediatamente posterior al parto. De aquí nace la recomendación clínica de que el amamantamiento es benéfico al puerperio. Al amamantar a la cría, se provoca una secreción de oxitocina que ayuda a expulsar los residuos que puedan quedar en el útero. Sin embargo, la sensibilidad del útero disminuye gradualmente y el apoyo de la leche en fechas posteriores al puerperio ya no ocasiona ninguna contracción uterina. Así se puede iniciar una nueva preñez, sin

peligro de que la lactancia ocasione un aborto.

Recientemente se ha acumulado evidencia de que la oxitocina también juega un papel primordial en el transporte del semen, debido a que el útero bajo la acción de oxitocina sufre mayores contracciones y da propulsión al semen a través del útero y los tubos de Falopio (Van Demark, 1958) (ver Cap. IV). Tanto en el caso del apoyo de la leche como en el del aumento de contracciones del útero después del coito, la secreción de oxitocina es de una naturaleza rápida. También se ha demostrado que la sangre de vacas que han sido estimuladas en la vulva y cuello de la matriz, posee la propiedad de estimular la contracción del útero de otra vaca, mientras que sangre de la misma vaca antes de la estimulación no tiene tal propiedad. Esta evidencia y otras más han postulado la idea de que la oxitocina es acumulada en el lóbulo posterior de la pituitaria, pero que su secreción ocurre en el hipotálamo.

En efecto, en la rata la extirpación de la pituitaria posterior no afecta el parto normal. Sin embargo la expulsión de la leche o "apoyo" es completamente imposible y las crías mueren de hambre. Esto indica que el parto, el cual requiere cantidades constantes pero bajas de oxitocina puede ocurrir sin la pituitaria posterior, pero no el apoyo de la leche, para el que se necesitan cantidades elevadas de oxitocina vertidas rápidamente en la circulación. Esto hace creer que la pituitaria posterior actúa como un depósito de oxitocina, que puede ser liberada en la sangre con rapidez. Esta liberación de oxitocina no ocurre aún en la glándula intacta si se ha roto la conexión con el hipotálamo. El esquema diagramático de estas relaciones entre el hipotálamo y ambos lóbulos de la pituitaria aparecen en la Fig. 5.

7. Las hormonas esteroideas. El ovario tiene dos funciones endocrinas bien diferenciadas: la de producción de hormonas del folículo de Graaf, y la de la producción de hormonas del cuerpo luteo. Las primeras reciben el nombre de *estrógenos* y las segundas se denominan *progestógenos*. La propiedad primordial de los estrógenos es la producción del estado psicológico del celo. Los

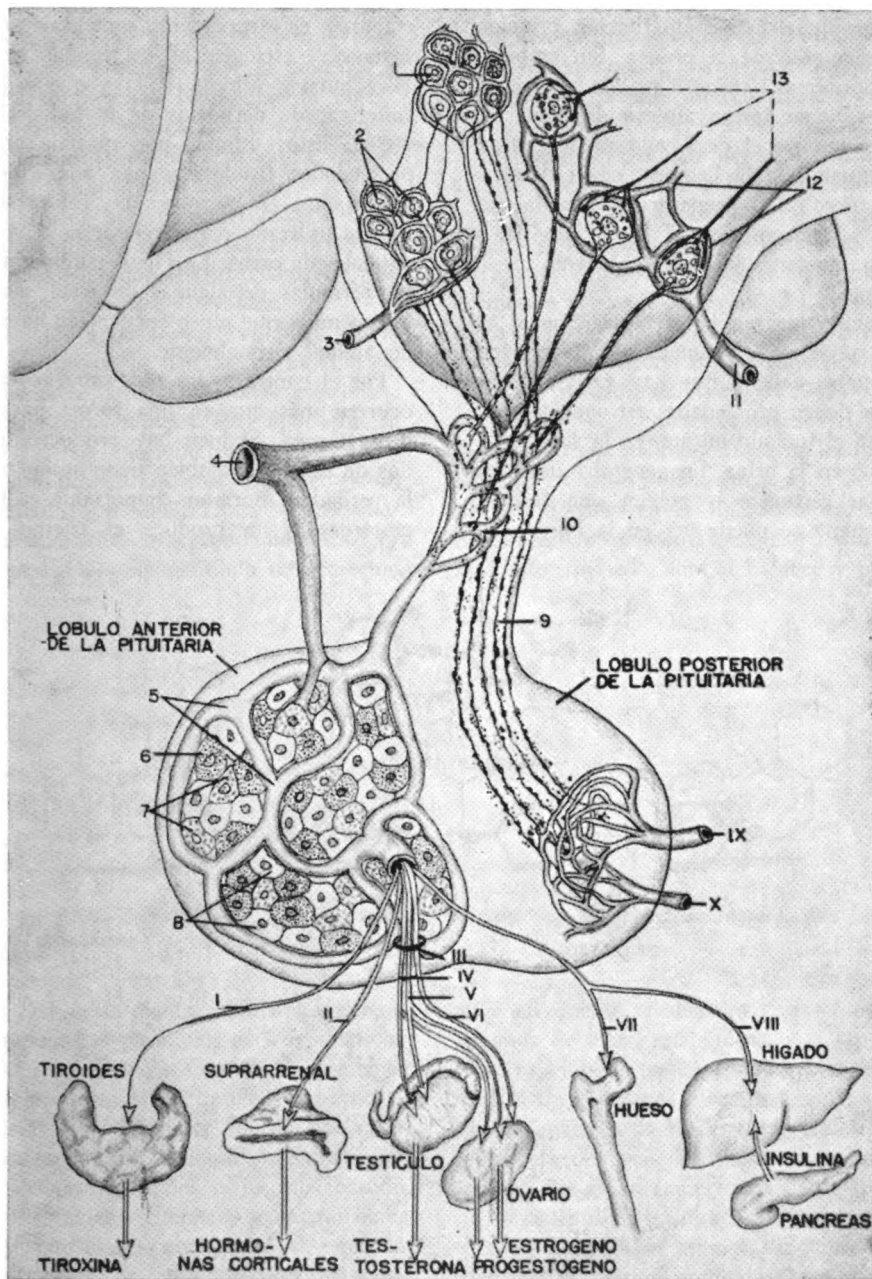


Fig. 5. DIAGRAMA QUE MUESTRA LAS CONEXIONES NERVIOSAS ENTRE EL HIPOTALAMO Y EL LOBULO POSTERIOR DE LA PITUITARIA Y LA AUSENCIA DE ESTAS CONEXIONES AL LOBULO ANTERIOR. IRRIGACION SANGUINEA INTERNA DEL LOBULO ANTERIOR Y DIAGRAMA DE LAS HORMONAS QUE SALEN POR EL SISTEMA VENOSO DE ESTE LOBULO. (Nótese las conexiones nerviosas del hipotálamo y el sistema porta en el tallo de la pituitaria). Basado en dos dibujos de Clinical Symposia 8:4, 1956, con permiso de Ciba, Inc.

- I.—Tiroxina.
- II.—Adrenocorticotropina.
- III.—Gonadotropina.
- IV.—Foliculo estimuladora.
- V.—Luteinizante.
- VI.—Prolactina.
- VII.—Somatotropina.
- VIII.—Diabiotogénica.
- IX.—Vena del lóbulo posterior.
- X.—Arteria hipofisiaria inferior.
- 1.—Núcleo paraventricular del hipotálamo.

- 2.—Núcleo supraóptico del hipotálamo.
- 3.—Arteria supraóptica.
- 4.—Arteria superior de la hipófisis.
- 5.—Sinusoides.
- 6.—Células alfa o acidófilas.
- 7.—Células beta y delta, basófilas.
- 8.—Cromofobas.
- 9.—Ruta neurosecretora del hipotálamo al lóbulo posterior.
- 10.—Sistema porta de la pituitaria.
- 11.—Arteria hipotalámica.
- 12.—Capilares alrededor de células neurosecretoras del hipotálamo.
- 13.—Fibras nerviosas aferente.

progestógenos tienen como función principal el sostenimiento de la preñez. Sin embargo ambas hormonas tienen en realidad funciones múltiples, y su forma alterna de actuar se complementa en el desarrollo de los caracteres sexuales de la hembra, en el desarrollo del útero y su preparación para la gestación, y asimismo en el desarrollo de la glándula mamaria y el sostenimiento de la lactancia.

Es común leer en la literatura que al estrógeno se le da el número plural: estrógenos. Esto se debe a que hay varias sustancias que tienen propiedades estrogénicas presentes en el folículo mismo, en la sangre circulante o en la orina. En general todas estas sustancias estrogénicas poseen una fórmula similar como se puede ver en la Fig. 6. Sin

embargo, es sorprendente encontrar que haya sustancias estrogénicas en tejidos vegetales (Bradbury y White, 1954) y que se puedan sintetizar de derivados de la hulla (Dodds, 1938). Estos últimos por su bajo precio y propiedades fisiológicas han adquirido gran importancia en la zootecnia. Tal es el *Estilbestrol* utilizado para acelerar la ceba de los animales de carne. La Fig. 6 también muestra las fórmulas de algunas de estas sustancias estrogénicas que no se encuentran en el cuerpo animal normalmente.

Por el contrario los progestógenos casi no ocurren más que en una forma natural, la progesterona. Si bien hay productos derivados de ésta que también tiene acción similar, la verdadera hormona importante es la progesterona y la produce el cuerpo amari-

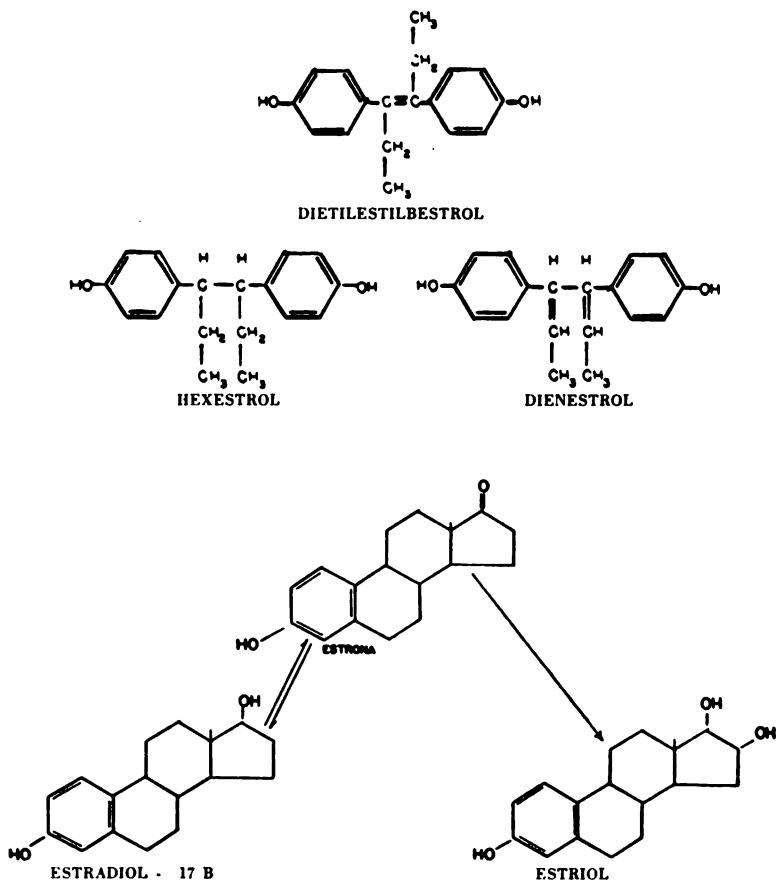


Fig. 6. Fórmulas empíricas de sustancias estrogénicas. Las tres inferiores corresponden a estrógenos naturales. Las tres superiores representan estrógenos sintéticos.

llo del ovario. Hay evidencia de que también puede ser producida por la placenta y la corteza suprarrenal. Nótese en la Fig. 7 que las hormonas testiculares o andrógenos, también tienen la misma estructura fundamental que las hormonas del ovario. A todo este conjunto de hormonas derivadas del núcleo básico, que en química orgánica se denomina ciclopentanoperhidrofenantreno, se les denomina *hormonas esteroides*.

Una de las épocas más brillantes de la endocrinología fue la del descubrimiento de las propiedades de las hormonas esteroides, y su composición química. Esta época fue la de 1929 y 1933. Con anterioridad ya se habían hecho descubrimientos importantes en forma aislada que según Doisy (1939) habían probado tres cosas fundamentales: 1) Que el ovario era un glándula de secreción

y Equilenina, provenientes de la orina de yeguas, poseían poder estrogénico aunque con fórmulas ligeramente diferentes a las ya descubiertas. (ver Doisy, 1939).

Un desarrollo similar tuvo lugar con relación al descubrimiento de la composición química de los andrógenos y en algunos casos por los mismos autores que descubrieron los estrógenos (1930-35) y desde luego hicieron extractos primero de orina del hombre y otros animales machos, pero en 1937 se descubrió un andrógeno en la orina de la mujer. (ver revisión de Koch, 1939).

Estos y otros descubrimientos similares dieron el carácter moderno a la endocrinología y se estableció firmemente que las acciones hormonales en el individuo normal no obedecen a presencia o ausencia de una hormona determinada, sino al balance y propor-

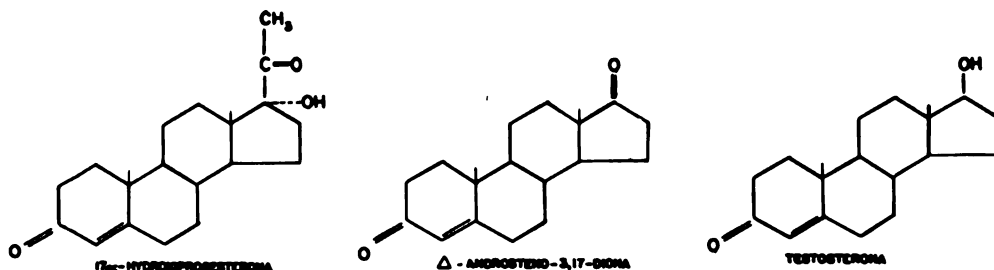


Fig. 7. Tres fórmulas que muestran pasos probables de conversión natural de progesterona a testosterona.

interna; 2) Que la placenta humana contiene una sustancia con principios activos idénticos a los del ovario; y 3) Que dicho principio era soluble en solventes lipoides y termoestable. Estas investigaciones fueron adelantadas enormemente por el descubrimiento de un método de ensayo de los estrógenos basado en el frotis vaginal (Stockard y Papanicolaou, 1917) y por el descubrimiento de que la orina de mujeres en cinta (Aschheim y Zondek, 1927) era una mejor fuente del principio estrogénico que el propio ovario o la placenta. La primera cristalización de estrógenos fue hecha en 1929 por Doisy en E.E.U.U. y por Butenandt en Alemania. Posteriormente Marrian en 1930 descubrió la fórmula del estríol, y Girard en 1933 presentó evidencia de que otras tres sustancias: Equilina, Hippulina

ción en que se encuentran varias hormonas, algunas de ellas antagónicas.

Otra glándula que produce una gran variedad de hormonas esteroides es la corteza suprarrenal. Es fácil de comprender la importancia de estas hormonas si se toma en cuenta que la adrenalectomía causa la muerte en pocos días. La terapia de reposición que permita la vida al animal sin suprarrenales depende de varias hormonas esteroides, entre las cuales las dos más importantes son aldosterona y desoxycorticosterona.

Desde el punto de vista de la reproducción, la importancia de la corteza suprarrenal radica en que dicha glándula secreta normalmente estrógenos, andrógenos y progesterona. Por lo tanto, la corteza suprarrenal tiene funciones de cooperación con las gónadas, y

en algunos casos de funcionamiento alterado pueden entorpecerse las funciones reproductivas. Ciertos casos de pseudohermafroditismos se deben a secreción excesiva de hormonas por parte de la corteza suprarrenal.

8. Dónde y cuándo se producen los estrógenos. Al líquido contenido en el interior del folículo de Graaf se le denomina líquido folicular. Este líquido es sumamente rico en propiedades estrogénicas. No cabe duda que las foliculas de Graaf actúan como glándulas endocrinas productoras de estrógenos; su máximo crecimiento coincide con el de mayor cantidad de estrógenos circulantes y culmina esta elevación de estrógenos con el estado de celo.

En la estructura microscópica del folículo de Graaf (ver Fig. 13) se distinguen unas células que rodean al óvulo y que se proliferan conforme crece el folículo. Esta capa de células recibe el nombre de granulosa y se cree que ellas son específicamente las que elaboran los estrógenos. Sin embargo, no debe de pensarse que solo ahí se pueden formar. En primer lugar la placenta de casi todos los mamíferos produce grandes cantidades de estrógenos durante la preñez, y también las glándulas suprarrenales secretan algo de estrógenos.

Los estrógenos producidos por los ovarios son esencialmente los responsables del carácter cíclico de las funciones sexuales en la hembra. El crecimiento de los primeros folículos aún sin ovulación completa, es responsable de algunos de los cambios de la pubertad, y el establecimiento gradual de los ciclos estruales es responsable del desarrollo mamario, antes de la preñez. En forma experimental, el suministro continuo de estrógenos puede llegar a producir secreción considerable de leche, sin necesidad de recurrir a la preñez.

Del conocimiento actual sobre las funciones de los estrógenos, se pueden resumir los siguientes efectos:

a. Producen el estado de celo o receptividad sexual en la hembra. Sin embargo esta no es una acción simple y se sabe que se requiere la concurrencia de algo de progesterona.

- b. Provocan crecimiento celular o mitosis. Este efecto es general pero más específico para el canal genital y es estimulante al ovario mismo, así como al útero, glándula mamaria, tetas, vagina y vulva. Esta inducción de mitosis provoca cornificación del epitelio vaginal debido a que las células más profundas empujan rápidamente a las de la superficie y las alejan de los capilares. Esta misma estimulación de la mitosis conecta a los estrógenos con ciertos efectos de multiplicación patológica de células, como ocurre en el cáncer.
- c. Aumentan la motilidad espontánea del útero, así como su mayor sensibilidad a contracciones provocadas por la oxitocina. Acrecientan en el útero la cantidad de sangre circulante, la retención de agua y el contenido de ácido ribonucleico y proteína.
- d. Detienen el crecimiento óseo, y provocan el endurecimiento de los puntos de crecimiento de los huesos.
- e. Tienen un efecto deprimente sobre las secreciones de la pituitaria. El exceso de estrógenos puede provocar un estado similar a la hipofisectomía.

Debe anotarse que no todos los estrógenos naturales tienen exactamente las mismas funciones. Así por ejemplo, el estriol es más efectivo en lograr retención de agua en el útero que la estrona, pero la activación de ciertas enzimas se logra mejor con estradiol. Se cree que en el embarazo el que abunda es el estriol (mujer) o equilina (yegua). Los efectos logrados son peculiares al exceso de estos estrógenos con respecto a otros que pueden ocurrir durante el celo. El dietilestilbestrol, probablemente tiene un efecto benéfico peculiar sobre el aumento de peso, provocando una retención de nitrógeno y agua, en grado mayor que el que se logra con los estrógenos naturales.

9. El cuerpo amarillo y la progesterona. La naturaleza del folículo de Graaf se transforma por completo después de la liberación del óvulo. Con la ruptura del folículo, se expulsa no solo el óvulo maduro sino el líquido folicular, y algunas de las células de la granulosa, pero las que quedan

en el interior se reorganizan y adquieren un carácter lipóide muy distintivo y llegan a ocupar el espacio que ocupaba el folículo. Todo esto ocurre bajo la influencia de la hormona luteinizante y la nueva estructura es el cuerpo amarillo que secreta la hormona progesterona.

Al contrario de los estrógenos, la progesterona aunque de composición química similar, no fue fácil de sintetizar en el laboratorio. Su costo para experimentación ha sido generalmente elevado y no fue sino hasta 1956 que se lograron sintetizar compuestos con propiedades progesteronales.

La bioquímica de los progestógenos es sumamente interesante. Para que tengan actividad o propiedades de formar glándulas en el útero, es necesario que haya una cadena doble entre los carbonos 4 y 5 del primer benceno. En la orina se encuentra el pregnandiól que ya no tiene esta cadena doble, sin embargo la testosterona sí la tiene. Los progestógenos están por lo tanto íntimamente relacionados con los andrógenos y algunas de sus funciones son intercambiables. Por ejemplo la progesterona puede mantener la espermatogénesis de ratas sin hipófisis. Algunos progestógenos sintéticos son efectivos por vía oral y uno de ellos, derivado de la testosterona, llamado 17-ethiniltestosterona es cinco veces más efectivo que la propia progesterona (Fig. 7). Su uso por vía oral se ha intentado como contraceptivo, capaz de suprimir la maduración de folículos y la ovulación por períodos prolongados.

Los progestógenos también están relacionados con las hormonas esteroideas de la corteza suprarrenal, y algunas de éstas producen las mismas sustancias de descomposición de la progesterona, las cuales aparecen en la orina.

La progesterona ejerce sobre varios órganos funciones complementarias a las del estrógeno. En el útero especialmente, sus funciones son preparatorias para recibir la implantación del óvulo. Donde el estrógeno provocó una mayor vascularización y secreción de líquidos, que facilitan el transporte de los espermatozoides, la progesterona organiza el epitelio uterino en verdaderas glándulas capaces de nutrir al feto, y sensibles a la im-

plantación de éste para ayudar a la formación de la placenta. En la glándula mamaria, el estrógeno provoca el crecimiento de ductos y canales y la progesterona termina por organizar, en el interior de estos canales, los alvéolos que serán capaces de secretar leche.

Las anteriores son las funciones de la progesterona examinadas superficialmente con relación al ciclo estrual. Es decir, sus funciones temporales mientras sube el nivel de HFE y se desarrollan nuevas folículas. Entonces el cuerpo amarillo pierde sus cualidades funcionales, disminuye de tamaño y es reabsorbido gradualmente. En ciertos casos no se reabsorbe y tiene una función prolongada. Normalmente esta continuación de funciones está asociada con la preñez o pseudopreñez y con la lactancia. En forma anormal, puede persistir el cuerpo amarillo sin razón aparente, y suprimir la formación de nuevos folículos. Este es el caso de los cuerpos amarillos retenidos que reducen la fertilidad en ciertas especies domésticas, (vaca, yegua). Por ello una de las leyes más importantes del ciclo ovárico dice: "el funcionamiento máximo de una de las glándulas ováricas precluye el desarrollo máximo de la otra".

Hay contrastes interesantes entre especies con respecto a las funciones del cuerpo amarillo. En un extremo de organización se encuentran los primates y la especie humana. En la mujer la función del cuerpo amarillo es sumamente pronunciada en cada ciclo estrual. Después de la ovulación ejerce una función estimuladora de crecimiento y organización vascular. Se forman glándulas en las paredes interiores del útero. Si no sobreviene la preñez, esta organización uterina se deshace al desaparecer la función glandular del cuerpo amarillo y empezar a ser reabsorbido éste. Entonces sobreviene la menstruación. Debe notarse que es la disminución de progesterona circulante la que provoca la menstruación. También se puede provocar ésta si se suprimen repentinamente inyecciones diarias de cantidades elevadas de estrógenos.

Debido a que la progesterona ejerce tanta influencia sobre la fisiología del útero, es curioso observar lo que ocurre en especies que

no poseen útero o en las cuales es rudimentario: las ovíparas o bien las ovovivíparas. En la gallina, no se organiza ningún cuerpo amarillo después de la ovulación. Sin embargo, no se puede decir que no exista una función natural de la progesterona aunque su lugar de origen sea dudoso. A la terminación de la influencia estrogénica, el suministro de progesterona provoca la muda de la pluma. El estado de cluequera en la gallina se ha logrado suprimir mediante inyecciones de progesterona, pero esta función no es específica puesto que también se puede suprimir con inyecciones de estrógenos. En la cluequera de la pava, las inyecciones de estrógenos no surten el mismo efecto que en la gallina (ver Van Tienhoven, 1959).

En la rata existe una situación peculiar con respecto al funcionamiento del cuerpo amarillo. La ovulación es espontánea, es decir no se requiere el apareamiento para que ocurra, pero en cambio en la formación de cuerpos amarillos funcionales sí se requiere. Ratas apareadas con machos estériles (con libido pero sin espermatozoides) desarrollan cuerpos amarillos funcionales y un estado de pseudopreñez, y lo mismo se logra con la estimulación mecánica o eléctrica del cuello de la matriz (ver Emmens, 1959).

En la mayoría de las especies de explotación pecuaria, existe una situación intermedia entre los primates y los animales inferiores. El cuerpo amarillo es funcional espontáneamente después de la ovulación pero sin llegar a los extremos de actividad que ocasionan la menstruación o la pseudopreñez.

El cuerpo amarillo de la preñez y la lactancia parece ser simplemente un órgano de vida prolongada que permite la secreción de progesterona necesaria para sostener la preñez. Sin embargo no en todas las especies se provoca el aborto con la extirpación de los cuerpos amarillos (o la castración) probablemente debido a la formación de progesterona por la placenta (ver Cap. III).

10. **Los andrógenos.** *Andrógenos* es el nombre genérico que se dá a las hormonas características del sexo masculino y generalmente secretadas por los testículos, específicamente en las células intersticiales o de Leydig. Los otros órganos que producen andró-

genos son la corteza suprarrenal, el ovario y posiblemente, la placenta.

Ciertos tumores de estos órganos son capaces de producir grandes cantidades de andrógenos. Los andrógenos se encuentran normalmente en la orina de hembras, machos y castrados, siendo peculiar el hecho de que en las heces de las vacas preñadas se encuentran en abundancia.

En la orina del hombre el principal andrógeno es androsterona, que fue aislada en 1931, pero en casi todos los mamíferos, la principal hormona producida por el testículo está en la forma de testosterona (Fig. 7). Puede producirse en testículos aislados a partir de acetatos, en presencia de hormona gonadotrópica. Hay evidencia de que el testículo también secreta estrógenos, probablemente en las mismas células de Leydig.

Las acciones fundamentales de los andrógenos se pueden sintetizar en la siguiente forma:

- a) Causan desarrollo específico de las estructuras accesorias al sexo masculino: crecimiento de la cresta del gallo, aumento de peso y tamaño de las vesículas seminales, próstata y glándulas de Cowper.
- b) Estimulan y sostienen la espermatogénesis, así como la producción de ácido cítrico y fructosa de las glándulas accesorias.
- c) Ocasionalmente ocasionan una retención general de nitrógeno y particularmente en músculos que dan la forma distintiva al macho de ciertas especies: cervigillo del toro, musculatura de los hombros, etc., así como retención de nitrógeno en las glándulas accesorias mismas.
- d) Producen el comportamiento sexual distintivo del macho (libido) así como secreciones sebáceas y voz diferente a la de la hembra o castrado.
- e) También tienen influencia sobre el metabolismo de los hidratos de carbono, sosteniendo niveles elevados de glucógeno, y algunas características sanguíneas (mayor cantidad de eosinófilos y de eritrocitos que en el animal castrado).

El ensayo biológico de los andrógenos se basa en la restauración del peso de glándulas accesorias después de la castración o el desarrollo prematuro de ellas en el animal prepuber. Una de las pruebas más comunes se basa en el crecimiento de la cresta de pollos antes de la pubertad. Sin embargo, las pruebas más sensitivas y que no requieren el sacrificio del animal experimental se basan en la medida del ácido cítrico o fructosa en el semen obtenido por electroeyaculación.

11. La glándula tiroides y la reproducción. La relación que existe entre las funciones de la tiroides y la reproducción está evidenciada por el hecho de que la acción de las gonadotrofinas es modificada por los estados de exceso o de deficiencia de función de la tiroides. Puesto que las hormonas de la tiroides contienen yodo, (Fig. 8) la deficiencia de este mineral en la dieta, se traduce en deficiencia de tiroxina. Los animales deficientes aumentan el tamaño de su tiroides dando ocasión al llamado *bocio simple*. En áreas en que es endémico el bocio, son comunes las pérdidas reproductivas por nacimiento de animales muertos o muy débiles.

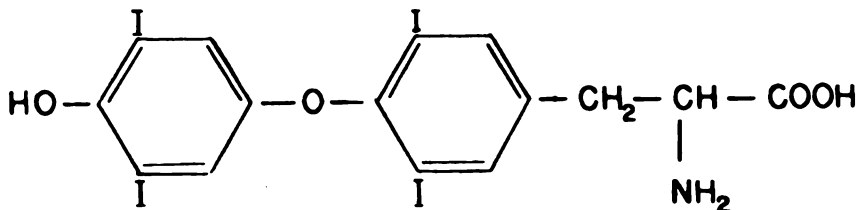
También es de interés para la reproducción el hecho de que la función de la tiroides es necesaria para la metamorfosis de ciertos anfibios, del estado larval al estado adulto. Es posible acelerar o detener dicha metamorfosis con inyecciones de tiroxina o con extirpación de la tiroides. En el Ajolote mexicano (*Ambystoma mexicanum*) el funcionamiento normal de su tiroides nunca es suficiente para provocar la metamorfosis y se reproduce siempre en forma de larva. Sin embargo cuando se le trasplantan hipófisis de otro ajolote (*A. tigrinum*) se transforma en un estado adulto, aparentemente desconocido en la naturaleza. (Blount, 1950). Esto prueba que en el ajolote mexicano hay una deficiencia de hormona tirotrófica pituitaria.

El interés de la producción animal en la glándula tiroides radica en que la lactancia y producción de huevos son influenciados por el nivel de secreción de la tiroides. Así se ha comprobado que la vaca en la lactan-

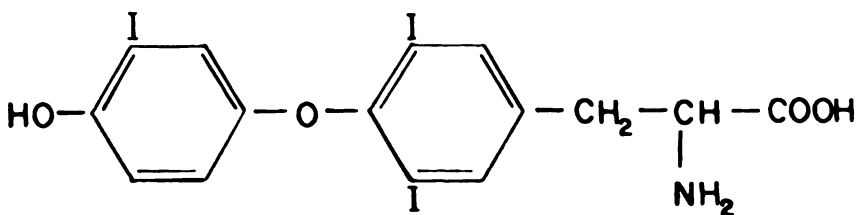
cia secreta mayor cantidad de tiroxina que la vaca seca y cosa, similar ocurre con la gallina en producción. También ha sido importante el descubrimiento de que el yodo se combina con facilidad con la caseína de la leche para producir una tiroproteína de acción similar a la de la tiroxina. Se ha especulado mucho sobre la posibilidad de deprimir la función de la tiroides mediante sustancias que entorpecen la secreción de la tiroxina (thiouracil, thiourea) y que, deprimiendo el metabolismo total del animal, podrían acelerar el proceso de ceba. El uso de estas sustancias no se ha generalizado, debido a los resultados erráticos que se obtienen en la práctica (Blaxter et al. 1949). En realidad en todas las relaciones hormonales de la tiroides se obtienen experimentalmente resultados muy variables, no solo entre especies sino entre variedades e individuos. Así, por ejemplo, el suministro de tiroproteína aumenta la actividad sexual en gallos de ciertas razas, y la deprime en otras. La misma tiroproteína deprime el desarrollo de los testículos de la rata pero los estimula en el ratón. Turner et al. (1959), quien ha trabajado sobre estos problemas asegura que estas diferencias se deben a estados óptimos y subóptimos de funcionamiento de la tiroides con relaciones a las demás glándulas de secreción interna. Donde el animal tiene una secreción óptima, el suministro de tiroproteína puede ser contraproducente.

A continuación se presenta una lista compendiada de efectos principales del subfuncionamiento de la tiroides (hipotiroidismo) sobre la reproducción.

- a) El bocio endémico ocasiona abortos y muerte de fetos con deformaciones de huesos, falta de pelo y cuello inflamado.
- b) Bajo hipotiroidismo se altera el ritmo de los ciclos estruales en la hembra, se reduce o pierde el deseo sexual en el macho.
- c) Siempre que no haya deficiencia de yodo la gestación puede continuar en forma normal, aún en ausencia de la tiroides de la madre, y hay evidencia de que



3, 5, 3', 5' - TETRAIODOTIRONINA
TIROXINA



3, 5, 3' - TRI- IODOTIRONINA

Fig. 8. Fórmula empírica de la tiroxina y otro ácido aminado yodado de la tiroides.

ésta se beneficia tan pronto entra en operación la tiroides del feto, sin embargo, el número de crías es reducido, y el número de fetos que no llegan a término, es elevado.

- d) En estados de hipotiroidismo las gónadas disminuyen su tamaño, sobre todo en aves, y el volumen de semen producido es reducido. También se altera el tamaño de las glándulas accesorias.

El mecanismo reproductivo visto a través del sistema nervioso

Desde el punto de vista de la evolución de las especies, el sistema nervioso es considerado como un mecanismo biológico más reciente que el del sistema hormonal. El sistema nervioso permite un ajuste más rápido y más delicado entre el individuo y

el ambiente que lo rodea. Sin embargo existe una cooperación continua y directa entre el sistema nervioso y los mecanismos hormonales. Para poder estudiar las relaciones es necesario tener una idea de la organización del sistema nervioso.

1. **Esquema general del sistema nervioso.** El sistema nervioso de los animales superiores puede equipararse a un sistema de comunicaciones telefónicas de una gran ciudad. Existen hilos para recibir mensajes, los nervios receptores y asimismo hilos para enviar mensajes, los nervios efectores. Además una central en que se hacen toda clase de conexiones, el sistema nervioso central.

Este último está compuesto de los hemisferios cerebrales, el cerebelo, el bulbo raquídeo y la médula espinal. Estos tienen conexiones con todas las partes del cuerpo. El mecanismo fundamental de reacción del individuo con respecto a las sensaciones que

recibe es el reflejo nervioso o el arco reflejo. El arco reflejo más sencillo requiere un mínimo de dos unidades nerviosas o neuronas y una conexión entre ellas. Esta conexión que recibe el nombre de *synapsis* es de singular importancia. Del estudio detallado de esta *synapsis* o unión entre dos unidades nerviosas se descubre que no hay continuidad física para efectuar el contacto entre los dos nervios. Se ha descubierto que este mecanismo es químico o humoral. Es decir, entre una neurona y otra juegan el papel de puente, sustancias químicas que se han considerado como hormonas en este texto. Asimismo entre las terminaciones nerviosas y los órganos que se pretende influenciar hay un puente de naturaleza química o humoral. Resulta entonces que los mismos mecanismos de ajuste y regulación que usa el sistema endocrino son utilizados por el mecanismo nervioso, solamente que se abrevia el tiempo que tarda en llegar la influencia por medio de la sangre, utilizando conexiones eléctricas. Es importante recalcar que en la *synapsis* una terminación nerviosa es capaz de descargar las sustancias químicas que pasan a influenciar la otra terminación, pero esta última es incapaz de secretar las mismas sustancias para influenciar a la primera neurona. El resultado práctico es que las sensaciones nerviosas caminan en un solo sentido y por lo tanto se necesitan distintos caminos nerviosos para recibir y para enviar mensajes. La *synapsis* tiene singular importancia también en muchos problemas agrícolas y ganaderos. Es en la *synapsis* donde actúan los insecticidas modernos (DDT, Toxafeno, etc.) provocando una superexcitación nerviosa que termina en parálisis. Los insectos son más susceptibles a esta superexcitación, que los mamíferos. En los casos de envenenamiento con insecticidas sistémicos, los animales superiores han sufrido una superexcitación de sus nervios a través de las *synapsis* nerviosas. El antídoto es precisamente una droga que adormece las conexiones *synápticas* (la atropina es efectiva en este sentido).

2. La conciencia, los reflejos condicionados y el aprendizaje. El sistema nervioso central de los mamíferos superio-

res tiene el poder de registrar sensaciones antes de reaccionar a ellas. Este registro de sensaciones se efectúa a través de la conciencia, y ésta tiene después influencia sobre la voluntad. En estos mecanismos de la conciencia y la voluntad radican los llamados *reflejos condicionados* o adquiridos. Estos reflejos se distinguen porque han sido adquiridos por el animal después del nacimiento, a través de la experiencia. No son instintivos, sino adquiridos.

El becerro recién nacido posee un acopio de reflejos específicos de la especie, reflejos de postura que lo hacen extender una mano o una pata hacia adelante o hacia atrás para mantener su balance, reflejos instintivos de mamar y succionar de la teta. No necesita aprender a succionar y actuar los músculos de la lengua y quijadas para obtener su sustento, pero suponiendo que su madre tiene mastitis en la teta delantera derecha, y cada vez que el becerro toca esa teta recibe una patada, al segundo o tercer día de vida el becerro aprende a no tocarla. Ese ya es un reflejo condicionado o adquirido. El entrenamiento y educación de los animales, no es sino la implantación de reflejos condicionados para beneficio del hombre. La vaca que toca por primera vez un cerco eléctrico se retira automáticamente. Este es un reflejo instintivo, pero a los pocos días aprende a mantener una distancia prudente entre ella y el alambre, y este sigue siendo efectivo aún sin electricidad. Ese es un reflejo condicionado. La capacidad de aprender con el establecimiento de reflejos es una expresión sencilla de inteligencia.

Entre las múltiples actividades inherentes a la reproducción, hay expresiones de reflejos instintivos y de reflejos condicionados. Quienes han manejado toros jóvenes saben que si estos se crían en confinamiento muestran deseos de servir a cualquier hembra de su especie. Sin embargo, viviendo en libertad, el toro joven aprende a distinguir las vacas que están en celo y sólo en éstas se interesa. Aquí resalta también la importancia de una sensación nerviosa sobre el proceso reproductivo, ya que es a través del olfato que

el toro aprende a distinguir la presencia del celo o disponibilidad de la vaca para aceptar el macho.

3. El sistema nervioso autónomo o simpático. Existe un sistema de nervios con reflejos en el sistema nervioso central, y que tiene gran importancia reguladora o de adaptación, pero en el cual no participa la conciencia; este sistema se denomina el gran simpático. Es peculiar porque casi todos los órganos conectados con él tienen una inervación doble de la misma organización simpática, siendo una de estas inervaciones estimuladora y la otra deprimente. Estos dos sistemas de regulación se llaman simpático propiamente dicho (o torácico lumbar), y parasimpático (o craneosacro).

Es importante reconocer que la unidad del sistema simpático da origen a estados nerviosos generales del animal, debido a que muchos de sus órganos están servidos por las mismas conexiones. Así una sensación general de miedo o pavor puede traer efectos específicos en varios órganos a la vez, atribuibles a la estimulación simultánea que reciben de la inervación simpática. Se ha identificado la hormona secretada por las terminaciones del simpático o simpatina, como la norepinefrina. Esta es idéntica a la que produce la médula suprarrenal. Por lo tanto, la droga *epinefrina* o *adrenalina* tiene efectos sistémicos simpáticos. La sustancia liberada por las terminaciones del parasimpático se ha identificado como la *acetilcolina*. La farmacología conoce varias drogas que tienen efecto similar al de estas dos sustancias del gran simpático. Las que imitan la acción de los nervios simpáticos se denominan *simpaticomiméticas*, y a este grupo pertenecen la epinefrina y la adrenalina. Aquellas que resultan en una imitación de la acción de los nervios parasimpáticos se denominan *parasimpaticomiméticas* y a dicho grupo pertenecen: atropina, eserina y acetilcolina.

La existencia de ciertas conexiones neurohormonales se ha descubierto por medio del uso de estas drogas. Así, Hansel y Trimberger, (1951) han podido probar que la

ovulación en la vaca se entorpece o "bloquea" si se pone al animal bajo la influencia de la atropina. Esto quiere decir que el mecanismo de liberación de la hormona luteinizante está influenciado por una conexión nerviosa de la pituitaria. Este mecanismo nervioso es anestesiado por la atropina.

El mecanismo del apoyo de la leche es también neurohumoral. La sensación nerviosa se recibe en las tetas, mediante el contacto del hocico del ternero o el manipuleo previo al ordeño. Dicha sensación es transmitida a la pituitaria la cual secreta en forma refleja la hormona *oxitocina*. Esta entra en la circulación y al llegar a la ubre causa la contracción de fibras musculares del interior y la leche es expulsada de los alvéolos hacia los canales, la cisterna y la teta. La simpatina tiene efecto contrario al de la oxitocina. Por lo tanto la vaca en ordeño, si sufre una excitación nerviosa extraña puede relajar los musculillos del interior de la ubre, y se suspende el apoyo. Esto sucede cuando se dice que la vaca "sube" la leche.

4. El sistema nervioso como receptor de influencias ambientales sobre el individuo. Los sentidos. El individuo constituye una entidad fisiológica completa e independiente, pero esta independencia tiene limitaciones importantes. En primer lugar su funcionamiento está limitado por el ambiente. En los animales de sangre fría esta limitación adquiere forma dramática, si se observa que el grado de actividad del animal varía en relación directa con la temperatura ambiental. Los mamíferos (homeotérmicos), han desarrollado un cierto grado de independencia sobre la temperatura. Cuando el frío es excesivo aumentan su metabolismo para compensar las pérdidas de calor animal y cuando hace calor ponen en juego mecanismos para acelerar la pérdida de calor (sudor, respiración acelerada, cambio de pelo, etc.). Algunos de los mamíferos todavía se ven obligados a disminuir sus actividades cuando el frío es excesivo (invernan). No corresponde a este capítulo internarse en los problemas de la climatología, pero estos ejemplos hacen pensar claramente que el me-

canismo interior del animal funciona de acuerdo con los cambios del ambiente, el cual es percibido por el animal a través del sistema nervioso. Muchos de los ajustes hormonales que conciernen a la reproducción se ven afectados por los cambios ambientales. La conexión neurohumoral resalta inmediatamente.

Otra limitación sobre la independencia del individuo, la ejercen los otros que lo rodean, sean éstos de su misma especie y cuya convivencia sea buscada por él deliberadamente o de especies que signifiquen amenaza o peligro para su bienestar. Estas reacciones, de asociación o de dispersión de individuos tienen que ser efectuadas por medio de sensaciones nerviosas.

Los sentidos son los principales agentes de contacto entre el individuo y el ambiente. A través de la vista, el tacto, el olfato y el oído, el individuo se percata de su propia situación con respecto al mundo que lo rodea. Algunas sensaciones se traducen en secreciones humorales reflejas. Por ejemplo, las sensaciones de frío o calor causan mayor o menor secreción de la hormona tiroxina, que regula el nivel metabólico del animal. La mayoría de los reflejos de adaptación rápida son puramente nerviosos: el corazón, que se acelera con la sensación de miedo y la respiración acelerada por el calor. En el perro y el gato, el pelo en el lomo se eriza cuando se enojan, etc.

Algunas de las sensaciones nerviosas tienen gran importancia para la reproducción. Dentro de éstas se encuentra especialmente el efecto de la luz sobre los procesos reproductivos, y de los cuales se conocen algunos hechos fundamentales. Por otra parte, el conocimiento de las relaciones entre el estado nervioso o emocional del animal y la reproducción, lleva al dominio de la psicología animal. Sobre estos problemas hay pocos hechos conocidos. Los aspectos ambientales y psicológicos de la reproducción serán analizados en secciones subsecuentes.

5. El hipotálamo y las secreciones hormonales. Del análisis anterior se desprende que hay una íntima conexión entre el sistema nervioso y el sistema endocrino.

Las sensaciones que percibe el sistema nervioso pueden ser conscientes, a través de los sentidos o inconscientes, a través del simpático. Sin embargo falta establecer un mecanismo de contacto sobre todo el sistema nervioso y la pituitaria. La importancia de esta conexión es obvia si se piensa que es la pituitaria la que gobierna a casi todas las secreciones internas, y muy especialmente las que afectan la reproducción. En otras palabras, sería importante saber por medio de qué mecanismos puede el sistema nervioso hacer variar la calidad o la cantidad de las secreciones de la pituitaria.

Se han avanzado dos teorías fundamentales para explicar este mecanismo y hay abundante literatura al respecto en favor de una y de la otra (Ganong, 1959). Primero, que la influencia nerviosa llega por estimulación directa de fibras nerviosas que van hasta la pituitaria posterior, pero no a la anterior. Segundo, que el estímulo nervioso se efectúa a través de hormonas de origen nervioso que son secretadas por el hipotálamo y llegan a la pituitaria por conexiones sanguíneas directas con la pituitaria anterior. Estas conexiones sanguíneas se han demostrado y su estructura aparece en el diagrama de las Figs. 4 y 5.

En todas las investigaciones realizadas, resalta la importancia del hipotálamo como centro nervioso regulador en íntima relación con la hipófisis. El hipotálamo es una parte del diencéfalo y está situado en el centro del tronco cerebral. Algunos autores consideran a la hipófisis misma como parte del hipotálamo. La parte puramente nerviosa de este órgano está inmediatamente arriba del tallo de la hipófisis. Se ha probado que ahí radican los centros de integración parasimpática y los centros termo reguladores, y que sirve de punto de relevo para impulsos que van a la corteza cerebral.

La prueba más concluyente de que la pituitaria depende de un estímulo nervioso para su funcionamiento normal radica en que, pituitarias cambiadas de su posición normal a la cámara anterior del ojo o a la cápsula renal, no poseen las mismas funciones que con sus conexiones intactas

con el hipotálamo. La secreción de hormonas adrenocorticotróficas, foliculo estimuladora y luteinizante casi se suprime. No así las de hormona tirotrófica o luteotrófica (prolactina). Sin embargo, no se ha podido demostrar satisfactoriamente la existencia de conexiones nerviosas entre el hipotálamo y la pituitaria anterior que secreta estas hormonas pero sí existen conexiones sanguíneas. Se asume que el estímulo del hipotálamo a la pituitaria anterior es humoral.

Uno de los investigadores que más ha trabajado sobre este problema es Harris, quien pudo probar que la liberación de la hormona luteinizante y la ovulación en el conejo se podía lograr mediante estimulación directa del hipotálamo con una corriente eléctrica. El mismo autor sostiene que el hipotálamo libera una sustancia humoral, pues si hubiera una conexión nerviosa, se obtendría el mismo efecto aplicando la corriente eléctrica a la pituitaria y esto no ocurre (Harris, 1955).

Por otra parte, las conexiones nerviosas entre el hipotálamo y la pituitaria posterior son demostrables. La presencia de células secretoras en el hipotálamo conectadas directamente con los canales nerviosos hacen pensar a algunos autores que las hormonas de la pituitaria posterior son secretadas en realidad por el hipotálamo. La pituitaria posterior

en este caso sólo serviría de depósito y para facilitar la liberación rápida de cantidades elevadas de oxitocina. Sostiene esta teoría el hecho de que cortando el tallo de la pituitaria, es decir destruyendo las conexiones entre el hipotálamo y la pituitaria, la ovulación no se entorpece (porque el estímulo nervioso se traduce en humoral a la pituitaria anterior), tampoco se entorpece la oviposición en la gallina. Esta aunque requiere oxitocina, probablemente solo necesita un nivel bajo constante. Por otra parte el apoyo de la leche, que sí requiere una cantidad alta de oxitocina liberada de improviso, se vuelve imposible en animales son sección del tallo hipofisiario.

Otro grupo de evidencia sobre conexiones neuro humorales, se ha obtenido de la existencia de tumores en el hipotálamo. Algunos de estos tumores resultan en atrofia de las glándulas sexuales. Estas lesiones se han repetido traumáticamente en animales de laboratorio (ver revisión de Ganong, 1959). La coordinación neuro humoral necesaria para provocar el estado de celo, también se ha establecido por medio de lesiones en el hipotálamo. Se ha probado que en la oveja como en animales de laboratorio ciertas lesiones del hipotálamo suprimen por completo el celo a pesar de que algunas de las ovejas experimentales continuaron teniendo ciclos ováricos normales (Clegg, et. al. 1958).

Referencias

- ASCHHEIM, S. y ZONDEK, B. 1927. Hypophysenvorderlappen Hormon und Ovarienhormon im Ham von Schwangeren. *Klin. Wschr.* 6:1322.
- BAIRD, D. M., NALBANDOV, A. V., y NORTEN, H. W. 1952. Some physiological causes of genetically different rates of growth in swine. *J. Anim. Sci.* 11:292.
- BLAXTER, K. L., REINEKE, E. P., CRAMPTON, E. W., y PETERSEN, W. E. 1949. The role of thyroidal materials and of synthetic goitrogens in animal production and appraisal of their practical use. *J. Anim. Ind.* 8:307.
- BLOUNT, R. F. 1950. Effects of heteroplastic hypophyseal grafts upon the Axolotl *Ambystoma mexicanum*. *J. Exp. Zool.* 113:317.
- BRADBURY, R. B., y WHITE, D. E. 1954. Estrogens and related substances in plants. *Vitam. & Horm. Advances in Res. and Applic.* 12:207.
- CLEGG, M. T., SANTOLUCITO J. A., SMITH, J. D., y GANONG, W. F. 1958. The effect of hypothalamic lesions on sexual behavior and estrus cycles in the ewe. *Endocrinology* 62:790.

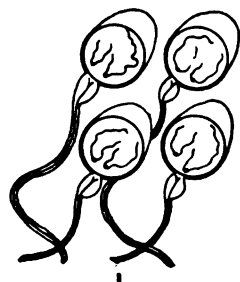
- DODDS, E. C. 1938. The ovarian and testicular hormones. En: Les hormones sexuelles. Paris, Singer Polignac Symposium.
- DOISY, E. A. 1939. Biochemistry of the estrogenic compounds. En: Allen, E., ed. Sex and internal secretions. Baltimore, Williams and Wilkins. Cap. 13.
- EMMENS, C. W. 1959. Role of gonadal hormones in reproductive processes. En: Cole, H. H. y P. T. Cupps, eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 4.
- GANONG, W. F. 1959. Role of the nervous system in reproductive processes. En: Cole, H. H. y Cupp, P. T. eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 6.
- HANSEL, H. y TRIMBERGER, G. W. 1951. Atropine blockage of ovulation in the cow and its possible significance. *J. Anim. Sci.* 10:719.
- HARRIS, G. W. 1955. Neural control of the pituitary gland. Baltimore, Williams and Wilkins.
- _____ 1961. The pituitary stalk and ovulation. En: Vilee, C. A., ed. Control of ovulation; proceedings of the Conference held at Endicott House, Dedham, Mass. 1960. New York, Pergamon. pp. 56-74.
- HENRICSON, B., y ULLBERG, S. 1960. Effect of pig growth hormone on pigs. *J. Anim. Sci.* 19:1002.
- KOCH, F. C. 1939. The biochemistry of the androgens. En: Allen, E. ed. Sex and internal secretions. Baltimore, Williams and Wilkins. Cap. 12.
- SIMPSON, M. E. 1959. Role of anterior pituitary gonadotropins in reproductive processes. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press, v. I, cap. 3.
- STOCKARD, C. R. 1941. The genetic and endocrinic basis for differences in form and behavior as elucidated by studies of contrasted pureline dog breeds and their hybrids. *Amer. Anat. Mem.* 19:1.
- _____ y PAPANICOLAU, G. N. 1917. The existence of a typical oestrus cycle in the guinea-pig with a study of its histological and physiological changes. *Amer. J. Anat.* 22:225.
- TURMAN, E. J., y ANDREWS, F. N. 1955. Some effects of purified anterior pituitary growth hormone on swine. *J. Anim. Sci.* 14:7.
- TURNER, C. W., PIPES, G. W., y PREMACHANDRA, B. N. 1959. A critique of indices of thyroid gland function. Conference on Isotopes in Agriculture. Stillwater, Oklahoma.
- VAN DEMARK, N. L. 1958. Spermatozoa in the female genital tract. *Int. J. Fertil.* 3:220.
- VAN TIENHOVEN, A. 1959. Reproduction in the domestic fowl: physiology of the female. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. II, cap. 10.

Referencias adicionales

Además de las citas específicas hechas en este capítulo, se sugiere:

- DODD, J. J. 1960. Gonadal and gonadotrophic hormones. En: F. H. A. Marshall. Physiology of reproduction. London, Longmans. v. I, 2ª parte, cap. 11.
- DUKES, H. H. 1960. Fisiología de los animales domésticos. 7ª edición. Trad. al Castellano por Francisco J. Castejón Calderón. Madrid, Aguilar. Partes 8ª y 9ª.
- MANN, T. 1954. The biochemistry of semen. New York, Wiley.
- NALBANDOV, A. V. 1958. Reproductive physiology. San Francisco, Calif., Freeman. Caps. 2, 3 y 6.
- TURNER, D. C. 1960. General Endocrinology. Philadelphia, Saunders. Caps. 2, 3, 9 y 10.

Funcionamiento del sistema reproductivo en el macho



Estructura del testículo en los animales domésticos. Función endócrina y espermatogénica

Los testículos de los animales que interesan a la industria animal, se encuentran fuera de la cavidad abdominal, protegidos por una extensión de la piel que forma la bolsa comúnmente llamada escroto. La pared interior del escroto posee una capa serosa y de musculatura lisa que se denomina *túnica dartos*. Esta situación sin embargo no es igual en todos los animales mamíferos. En el elefante por ejemplo, no existe escroto, y los testículos están dentro de la cavidad abdominal; en el venado y algunos roedores descienden al escroto solamente en los períodos de celo o “brama”, y en otras épocas vuelven a la cavidad abdominal. En los animales de granja: toro, morueco, verraco, siempre están en el escroto, aunque estas especies tengan estaciones definidas de cría como el morueco o el cabro. En estas especies el macho nace con los testículos en el escroto, pero en la formación embrionaria, se encontraban originalmente en la cavidad abdominal. El descenso de testículos al escroto se efectúa por el *canal inguinal*. El tamaño de este ca-

nal puede permitir el retorno de los testículos a la cavidad abdominal en algunas ocasiones, en el momento de la castración. En otros casos el descenso de uno o ambos testículos no ocurre del todo. Esto pasa con frecuencia en el caballo y la castración se dificulta. Al animal con los testículos retenidos en la cavidad abdominal se le denomina criptórquido o “chiclán”, o medio criptórquido (monórquido) si solo un testículo es afectado.

Los testículos retenidos en la cavidad abdominal o criptórquidos, son incapaces de producir espermatozoides viables, en los machos que poseen normalmente un escroto. Esta esterilidad está asociada a la mayor temperatura del testículo abdominal con relación a su posición normal en el escroto. En efecto, el escroto posee un mecanismo para alargarse y encogerse de acuerdo con la temperatura ambiente y permitir que el testículo mismo tenga una temperatura interior de 2 a 4 grados centígrados menos que el cuerpo. Este enfriamiento se efectúa no solo mediante la regulación de la distancia que guarda del cuerpo sino mediante el enfriamiento superficial de la sangre que irriga al testículo. La distensión y encogimiento del escroto se efectúa

túa por medio de la sensibilidad de la *túnica dartos* a la temperatura ambiente. La testosterona es capaz de desarrollar esta sensibilidad (Phillips y Andrews, 1936). El testículo también se puede elevar hacia la vecindad del abdomen por medio de un músculo voluntario que se origina en el canal inguinal y va a la *túnica vaginalis*, el llamado *cremaster externo*.

Al descender el testículo al escroto, conserva una capa de la pared peritoneal. Esta capa serosa lo envuelve completamente a manera de un segundo escroto, excepto en la región del llamado mediastino (parte posterior del testículo). Esta capa se denomina *túnica vaginalis*. En el animal muy joven esta túnica es delgada y se puede castrar al animal cortando el testículo con su túnica. Esto es práctica común en la castración del becerro. No así en el toro, ni en el cerdo o en el caballo en que es conveniente librar al testículo de la túnica antes de cortar la cuerda espermiática.

En la parte posterior del testículo la *túnica vaginalis* es continua con la pared de éste. Esta pared es de naturaleza conjuntiva y se denomina *túnica albuginea*. Inmediatamente abajo está una capa de tejido conjuntivo rico en vasos sanguíneos, que recibe el nombre de *túnica vasculosa*.

La *túnica albuginea* tiene unas proyecciones conjuntivas hacia el interior del testículo que forman una serie de lóbulos piramidales con el ápice hacia una zona de reunión común denominada *red testicular (rete testis)*.

El interior de estos lóbulos piramidales formados por tejido de sostén o conjuntivo está ocupado por los *tubos seminíferos*, los cuales en su iniciación se denominan *tubos contorneados*.

Los tubos contorneados en la base de los lóbulos piramidales, se van enderezando hacia el ápice de los lóbulos, (parte posterior del testículo), donde terminan en tubos rectos que se reúnen en la red testicular. Esta red testicular es una serie de canales entrelazados (anastomosados) que desembocan en los *conductos eferentes*. Los conductos eferentes se reúnen en un tubo más grueso, el *epidídimo*.

Es conveniente notar que los tubos contorneados, no son ciegos en su iniciación basal, sino que se comunican entre un lóbulo piramidal y otro. Por lo tanto las divisiones conjuntivas del interior del testículo, no son paredes continuas y algunos tubos contorneados tienen arcos que se prolongan hacia uno o más lóbulos. La naturaleza contorneada permite al testículo poseer una enorme red de tubos seminíferos con una longitud calculada de tres a seis mil metros en el cerdo, cuatro mil en el borrego, cinco mil en el toro (Bascam y Osterud, 1925). En cambio los conductos eferentes, relativamente rectos solo suman unos diez centímetros. Estos desembocan en el epidídimo que posee también grandes contorneaduras en su iniciación o cabeza. Continúa el cuerpo, una parte relativamente recta que viaja hacia abajo del testículo, después viene otra zona contorneada en la base de éste, la cola del epidídimo. Finalmente una vuelta brusca hacia arriba y el tubo seminífero se endereza y sigue ya despegado del testículo para formar el *conducto deferente* (ver Fig. 9).

Todo el conjunto de tubos desde el comienzo contorneado hasta el conducto deferente se encuentra tapizado en su interior por células epiteliales. El sostén o tubo propiamente dicho es muy débil al principio, pero se va haciendo más grueso hasta formar un fuerte tubo conjuntivo en el conducto deferente. En el final o cola del epidídimo también se encuentran células elásticas, o musculares alrededor de los tubillos. La ocurrencia de estas células elásticas en la cola del epidídimo tiene gran importancia en la función de la eyaculación.

Todas las estructuras que se han descrito anteriormente y que se encuentran esquematizadas en la Fig. 9, están involucradas en la formación, maduración y transporte de los espermatozoides. Sin embargo, el testículo tiene otra función muy importante que no radica en estas estructuras, sino en células relativamente independientes. Estas se encuentran entre los tubos seminíferos a manera de relleno de los espacios que dejan los tubos redondos. Son las *células intersticiales* o *de Leydig*. Estas son grandes (solas o en grupos o cadenas) y su función es endocrina

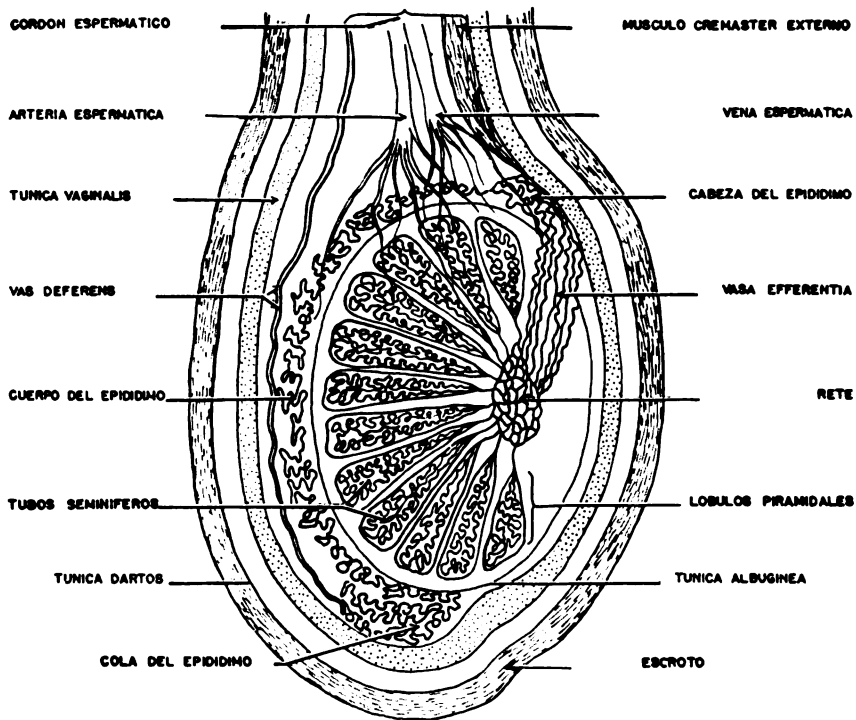


Fig. 9. Dibujo esquemático de un corte longitudinal de un testículo, mostrando las estructuras principales.

siendo aquí donde son secretados los andrógenos (ver Fig. 10).

La estructura celular de los tubos seminíferos

Se ha dicho que los tubos seminíferos desde su iniciación contorneada hasta su desembocadura en los tubos rectos, se encuentran tapizados en su interior por células epiteliales. Sin embargo estas células no son de naturaleza uniforme a través de todo el tubo y estos cambios celulares están relacionados con la producción de espermatozoides en el principio de los tubos y con la conducción y canalización de los espermatozoides ya formados, al final de éstos.

En un tubo contorneado, de su exterior a su interior, se encuentran tres capas: 1) una cápsula externa, *túnica propia*, formada por células fibroelásticas conjuntivas, 2) una membrana básica y 3) un epitelio complejo.

El epitelio está a su vez compuesto de dos tipos de células. Unas alargadas columnares que se extienden en forma piramidal de la membrana básica hacia el lumen. Estas células son de forma cambiante y poseen paredes débiles que se acomodan a los espacios que dejan las adyacentes, llamadas *germinales*. Las primeras son poco numerosas y se conocen como *células de Sertoli*, y antiguamente fueron llamadas *espermatoblastos*, células de pie o de sostén.

Entre una célula de Sertoli y otra hay un espacio alrededor del interior del tubo, en que se encuentran de 4 a 15 células redondas o poliédricas. De la membrana básica hacia el lumen estas células forman de cuatro a ocho capas concéntricas. Antes de la pubertad todas son del tipo germinal primitivo o *espermatogonios* de unas 12 micras (diam). Al entrar la actividad sexual se encuentran también los *espermatoцитos* primarios, origi-

nados de los primeros, pero más grandes, como de 17 a 19 micras, y los espermatocitos secundarios, originados de los primarios, pero más pequeños (12 a 14 micras). Finalmente de los espermatocitos secundarios se originan las espermatidas todavía más pequeñas (alrededor de 9 micras). Estas espermatidas ya no sufren mayor subdivisión pero sí una profunda transformación para convertirse en espermatozoides. Esta transformación o metamorfosis la realizan las espermatidas adheridas a las células de Sertoli (ver Fig. 10).

Cuándo empiezan a funcionar los tubos seminíferos. La pubertad en el macho

Todo hace suponer que antes de la pubertad, los testículos no están activos. El momento preciso en que empiezan a actuar es de

importancia práctica, debido a la influencia que los andrógenos tienen sobre el crecimiento y la explotación de animales de carne. Las cantidades de andrógenos que aparecen en la orina del hombre antes de los 12 años son insignificantes (Dorfman y Shipley, 1956) y después de esta edad el contenido se eleva rápidamente. Sin embargo, en la producción animal estas bajas cantidades de andrógenos pueden ser estimulantes del crecimiento, dado que el toro joven crece más aprisa que el castrado (ver Capítulo XIV Cría práctica del bovino de carne). Sin embargo, cuando el toro llega a su madurez sexual, puede aventajarle en crecimiento el castrado, como lo evidencia la existencia de bueyes mucho más grandes que toros de la misma raza. Faltan experimentos críticos para confirmar si estas diferencias se deben exclusivamente a andrógenos. Asegurar que los testículos tienen poca o ninguna secreción antes de la pubertad es

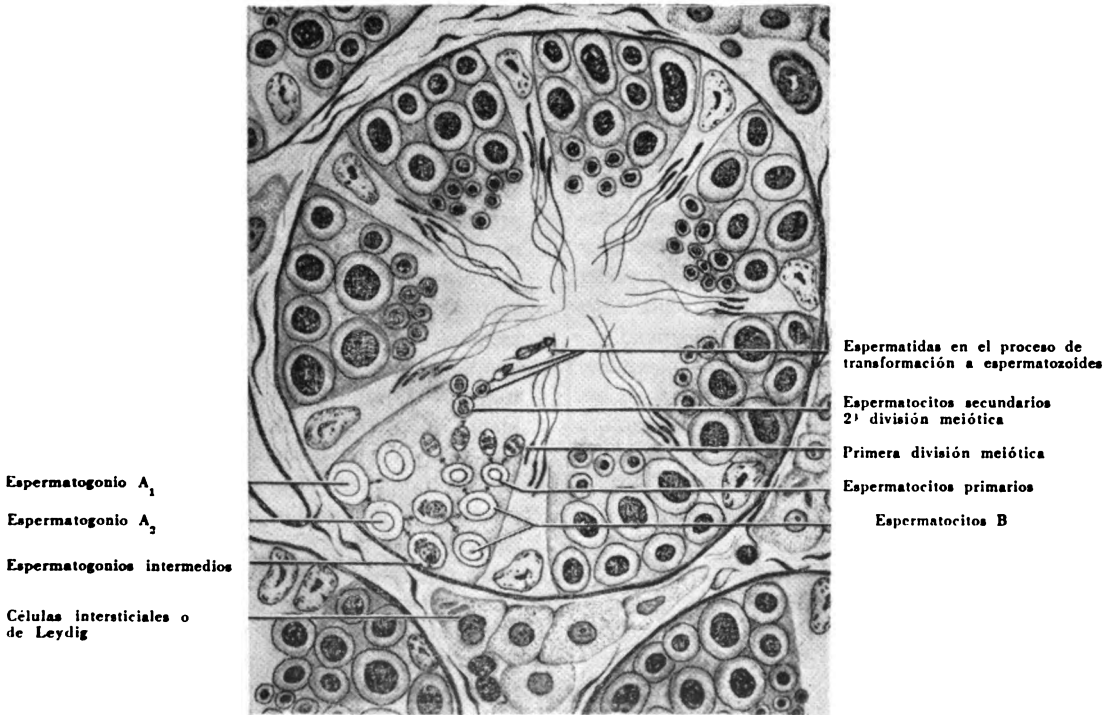


Fig. 10. Vista microscópica de tubos seminíferos y células intersticiales de un corte del interior de un testículo en actividad espermatíca.

un poco peligroso en vista de la evidencia circunstancial sobre posible influencia del testículo fetal sobre el desarrollo completo del sexo en el feto. Lillie (1917) explicó en forma aparentemente satisfactoria que la hembra que nace gemela de un toro es estéril debido a que los testículos de éste producían andrógenos que pasaban a la circulación del feto hembra y suprimían el desarrollo de las estructuras femeninas y estimulaban las masculinas. Esta explicación daba por un hecho que el testículo fetal producía considerable andrógeno. Jost (1953) al revisar críticamente la evidencia pone en duda la explicación de Lillie, máxime cuando la inyección de andrógenos en fetos hembras de otras especies no ha modificado su desarrollo sexual como ocurre en la vaca.

Lo cierto es que para fines reproductivos los testículos no están activos durante el período de crecimiento. Este período termina con la pubertad. Trabajos recientes (Bratton, et. al. 1959) indican que se puede obtener una eyaculación del toro joven muy bien alimentado desde los 240 días de edad o a los 330 días en toretes mal alimentados, pero estas primeras eyaculaciones casi no contienen espermatozoides. Esto prueba que las funciones de origen androgénico (deseo sexual y capacidad de eyaculación) se desarrollan antes de que el epitelio germinal esté produciendo a su máxima capacidad. Pocas semanas después de la primera eyaculación aparecen suficientes espermatozoides para poder cubrir pocas vacas pero estas eyaculaciones no son útiles para inseminación artificial.

El problema de la pubertad en la explotación de cada especie será tratado más extensamente en la tercera parte de este texto.

El proceso de la espermatogénesis

Al conjunto de células involucradas en la producción de espermatozoides, se les denomina *epitelio germinal*. El proceso de espermatogénesis se puede dividir en tres componentes: 1) de división mitótica de los espermatogonios hasta terminar en espermatoцитos primarios; 2) la división meiótica que resulta en espermatoцитos secundarios; y 3) meta-

morfosis de los espermatoцитos secundarios en espermátidas y finalmente en espermatozoides. A este último componente se le da el nombre de *espermateliosis*. En la naturaleza, estos componentes ocurren en forma simultánea por lo que se requiere un estudio y clasificación más compleja para entender su funcionamiento. Las células de Sertoli aunque no son espermatogénicas están incluidas bajo la denominación de epitelio germinal.

Algunos textos antiguos de histología (hasta 1950) declaraban que en un corte histológico de un testículo de animales adultos completamente normales, se encontraban algunos tubos seminíferos en estado degenerativo o que no producían espermatoцитos. Los trabajos de Clermont, Leblond y Oakberg en la rata, "hamster" y ratón y más recientemente los trabajos de Ortavant en los animales domésticos (para una revisión de estos trabajos ver la revisión de Ortavant, 1959, o de Bishop y Walton, 1960) han demostrado que la apariencia de tubos seminíferos con diferentes aspectos es perfectamente normal. Estos diferentes aspectos se deben a la existencia de "ciclos" del epitelio seminífero que comprenden diferentes "fases" de transformación del espermatogonio al espermatoцитo. Dichas fases no duran exactamente el mismo tiempo cada una. Un ciclo se define como la evolución de un espermatogonio desde su primera división hasta la aparición de espermatozoides libres en el lumen.

Durante este ciclo las células germinales sufren multiplicación y transformación. En el aspecto multiplicativo se reconocen en primer lugar las células madres, y los espermatogonios A, intermedios y B. De una célula madre se producen dos espermatogonios A, uno de los cuales permanece en reposo mientras su compañero se multiplica en dos espermatogonios intermedios, estos en cuatro del tipo B y los cuatro en dos divisiones sucesivas que forman dieciseis espermatogonios. (Estos pasos sucesivos se pueden seguir con facilidad en las Figs. 10 y 11). Los dieciseis espermatogonios tipo B pasan por las transformaciones preliminares de las divisiones de reducción o meióticas y allí reciben el nombre de espermatoцитos. Como se puede ver en la Fig. 11, cuando los espermatoцитos están su-

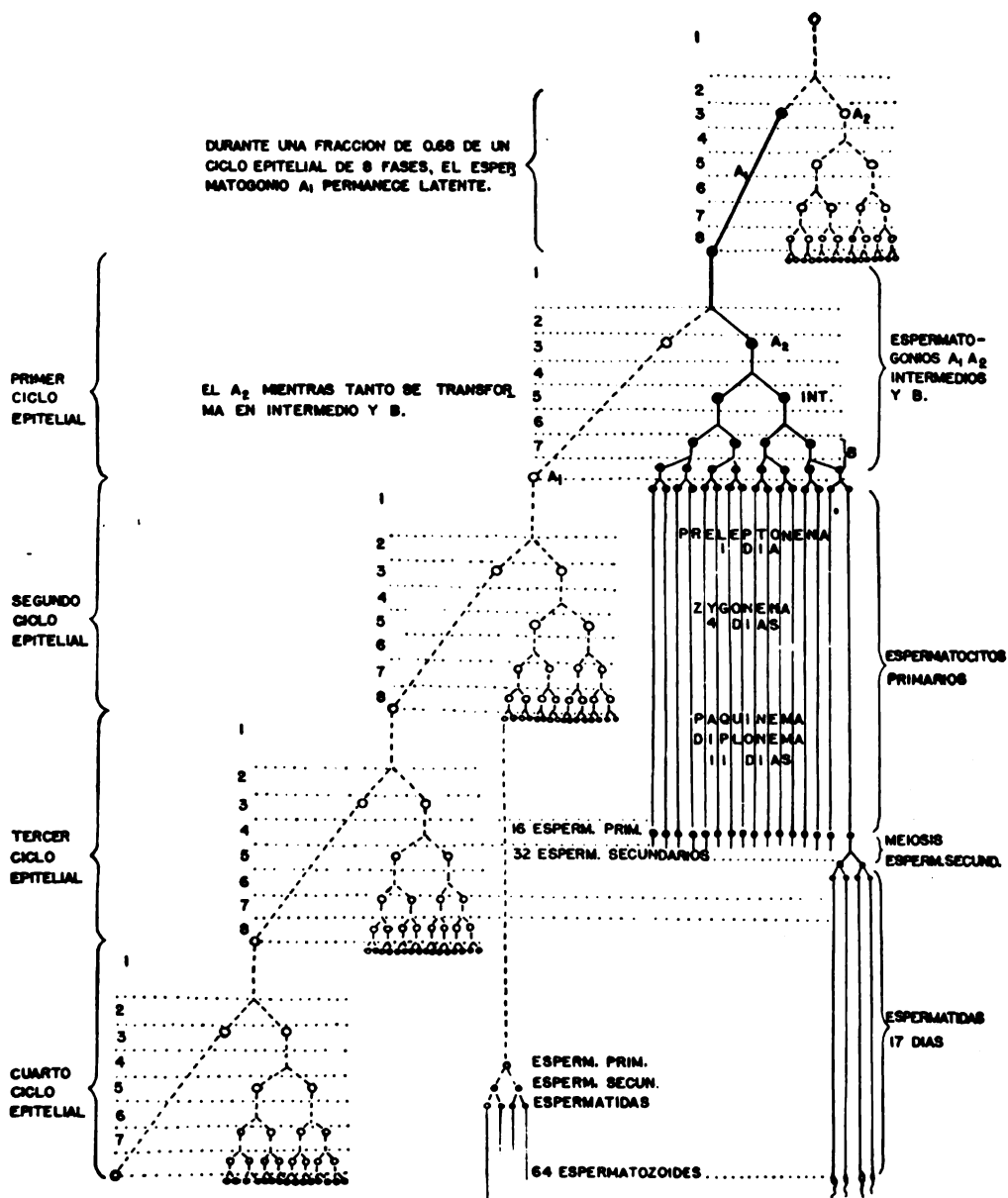


Fig. 11. Representación espacial y cronológica de las multiplicaciones celulares en la espermatogénesis. Dibujo basado en las publicaciones de Ortavant, 1956, 1959. (Ver explicación en el texto).

friendo estas transformaciones, ya está ocurriendo un nuevo ciclo del tubo seminífero originario del espermatogonio A que había quedado en reposo mientras su compañero sufría las cuatro divisiones mitóticas. Los *espermatoцитos* reciben el nombre de *primarios* mientras están sufriendo las transformaciones preliminares a la meiosis. Después de la primera división meiótica reciben el nombre de *espermatoцитos secundarios*.

De 16 *espermatoцитos primarios* se obtienen 32 *espermatoцитos secundarios*. Estos tienen una vida muy corta, pues rápidamente se multiplican en la segunda división meiótica y dan origen a 64 *espermátidas*. Cuando esto ocurre ya el epitelio está en un tercer ciclo y mientras las *espermátidas* maduran para convertirse en *espermatozoides*, el epitelio se encuentra en un cuarto ciclo después de la primera división que dio origen a los *espermatozoides* en cuestión.

Durante ese ciclo un corte de tubos seminíferos muestra diferentes aspectos o fases, los que se originan en el hecho de que no todos los pasos de transformación del espermatogonio tienen la misma duración de tiempo. Ocurren entonces ondas en las cuales se liberan *espermatozoides*, pero como estas ondas suceden en diferentes puntos a la vez, el resultado es que la producción de *espermatozoides* es continua aunque proveniente de distintas partes al mismo tiempo. Es decir, el flujo de *espermatozoides* es continuo hacia el epidídimo proveniente de diferentes partes de los tubos.

La transformación de un espermatogonio en *espermatoцитo* requiere cuatro divisiones celulares. El intervalo de tiempo entre una división y la siguiente no es igual; ciertas fases del ciclo espermatogénico se encuentran con más frecuencia que otras al examinar en un momento dado varios tubos seminíferos. Por lo tanto en un corte histológico transversal de muchos tubos seminíferos unos presentan aspectos o fases diferentes a otros. (Cuadro N° 2).

El número de fases reconocibles en cada ciclo es de 14 para la rata y cobayo, según Clermont y Leblond (1953) y Clermont (1954), pero Ortavant (1959) cree que para los animales domésticos es suficiente con re-

conocer ocho fases del epitelio seminífero. Estas son:

Fase 1: Desde la desaparición de *espermatozoides* (de la última fase 8) hasta el primer alargamiento y aumento de facilidad de tinción en el núcleo de las *espermátidas*.

Fase 2: Desde el alargamiento del núcleo de las *espermátidas* hasta el principio de la agrupación de *espermátidas*.

Fase 3: De la formación de grupos hasta el principio de la primera división de maduración en los *espermatoцитos primarios*.

Fase 4: Del principio de la primera división de maduración hasta el final de la segunda.

Fase 5: Empieza inmediatamente después de la segunda división de maduración y termina cuando la cromatina de las *espermátidas* tiene una apariencia opaca granulosa.

Fase 6: Del principio de la apariencia opaca de la cromatina nuclear en las nuevas *espermátidas* hasta el punto en que todos los grupos de viejas *espermátidas* se han separado de las células de Sertoli.

Fase 7: Desde el principio hasta terminar la migración de las *espermátidas* viejas hacia el lumen del tubo seminífero.

Fase 8: Del final del movimiento centrípeto de las *espermátidas* hasta su completa liberación en el lumen.

Como se ve estas fases están formadas por el aspecto celular de los *espermatoцитos primarios* y la maduración de las *espermátidas*. La frecuencia de las diferentes fases en un corte de testículo es variable según la especie, pero muy constante para una especie dada. Ortavant, ilustra este punto con los datos del Cuadro No. 2, donde aparecen porcentajes de las diferentes fases en tubos seminíferos de toro, verraco, rata y morueco.

Estas fases ocurren con una frecuencia ondulatoria a través del tubo seminífero, por lo tanto si se observa un tubo en dos locales suficientemente separados, es posible ver la misma fase en estas dos posiciones dentro del mismo tubo.

Puesto que las ocho fases se refieren exclusivamente a divisiones de *espermatoцитos* y a la maduración de las *espermátidas*, al mismo tiempo que ocurre esto están sucediendo las divisiones de los *espermatoгонios* antes de

CUADRO No. 2

Frecuencia de las fa.es encontradas en un corte transversal de tubos seminíferos del testículo de diferentes especies (datos de Ortavant, 1959).

Fase	Toro		Moruco		Verraco		Rata
1	27.5	} 62.2%	21.7	} 50.7%	10.7	} 29.7%	3.7
2	13.9		10.6		16.9		4.8
3	20.8		18.4		2.1		14.5
4	11.6		10.5		13.7		4.8
5	2.0	} 26.2%	4.2	} 38.4%	10.7	} 56.7%	9.4
6	6.4		13.1		20.9		33.6
7	7.3		10.8		11.6		11.6
8	10.5		10.3		13.5		17.6

llegar al estado de espermatocitos. Ortavant calcula que el tiempo requerido para la transformación de un espermatogonio en un espermatozoide libre es igual al tiempo que requiere una sección del tubo para pasar por 4.68 ciclos. La Fig. 7 muestra en forma esquemática las relaciones entre las fases del ciclo seminífero y el tiempo completo requerido para la formación de espermatozoides libres.

El Cuadro N° 2 muestra la similitud del ciclo en el ovino y bovino en contraste con la similitud entre el porcino y la rata. Los porcentajes de cada fase son promedios de diferentes animales, razón por la que no suman cien. Las primeras fases son más lentas en los rumiantes y por lo tanto más frecuentes, lo contrario ocurre con el verraco y la rata.

Los espermatogonios

El estudio anterior sirve para dar una secuencia lógica a la formación de los espermatozoides. Ahora se puede considerar con más detalle la naturaleza de las células que intervienen en este proceso. Se entiende por *espermatogonios* al grupo de células germinales de la capa exterior de un tubo seminífero, y anteriores a la formación de los espermatocitos.

Los espermatogonios existen desde el principio de la vida fetal. Estas células primiti-

vas del feto se denominan *gonocitos*. Se encuentran en el interior de los tubos *seminíferos* desde el primer momento en que se organiza la gónada primitiva del feto. Proviene por lo tanto directamente de las primeras células embrionarias. Se multiplican para constituir los espermatogonios propiamente dichos, algunos meses después del nacimiento. Al iniciarse la pubertad ya se distinguen tres tipos de espermatogonios: A, intermedios y B. El tipo A tiene la propiedad de perpetuarse a sí mismo, tantas veces como se divide en mitosis. De cada división de un espermatogonio A resulta uno idéntico que va a permanecer latente por un tiempo, y otro que se transforma en tipo intermedio. El tipo A es más grande, poco numeroso y tiene un núcleo pálido con gránulos. El tipo B es más pequeño, más numeroso y posee un núcleo oscuro con masas de cromatina gruesas. A la célula que da origen al tipo intermedio y después al B, se le denomina A₂, para distinguirla de la que en ese tiempo ha permanecido latente, que se denomina A₁. Esta latencia dura de la fase 3 a la fase 8 mientras, la célula A₂ se ha multiplicado en dos células intermedias (fase 5 en el moruoco) y en 4 células B en la fase 7, y posteriormente en 8 (fase 8) y en 16 espermatocitos en el principio de la nueva fase 1. Ortavant ha confirmado estas divisiones teó-

ricas en el morueco (ver Ortavant, 1959) pero este investigador encuentra que hay pérdidas de células en varios de los pasos de multiplicación mitótica de tal manera que rara vez se termina con los 16 espermatocitos en el principio del segundo ciclo. La transformación de célula A_2 a célula intermedia es un momento crítico de pérdida de células; por otra parte, una vez transformadas en tipo B, prosigue la mitosis sin mayor pérdida. El número de espermatocitos primarios que se encuentran en los tubos en la fase 6 a 8, con relación al número de células madres (A) está íntimamente relacionado con la concentración espermiática que produce dicho animal.

Los espermatocitos

En su iniciación, los espermatocitos primarios son muy similares a los espermatogonios B. Sin embargo, cuando retorna la fase 2 del tubo seminífero al que pertenecen, los espermatocitos primarios sufren transformaciones múltiples que corresponden a los movimientos de la cromatina y los cromosomas, preparatorios de la meiosis. La meiosis es una forma especial de división celular en la cual el núcleo se divide dos veces, mientras que los cromosomas se dividen sólo una vez. El resultado es que las nuevas células resultantes poseen la mitad de los cromosomas. Estas células (espermatocitos secundarios) poseen por lo tanto el llamado número haploide o gamético de cromosomas. Los detalles íntimos de la meiosis serán analizados en el Capítulo VII. Baste decir aquí que las fases progresivas de la meiosis Profase (con sus cuatro formas distintas de organización cromosómica: leptonema, zygonema, paquinema y diplonema), Metafase, Anafase, Interfase y Telofase son reconocibles en cortes teñidos de los tubos seminíferos. Al final de esta división meiótica resultan dos espermatocitos secundarios de cada espermatocito primario. El espermatocito secundario tiene una vida muy corta, volvién-

dose a dividir rápidamente para formarse de cada uno, dos espermátidas.

En teoría, en el borrego y el toro, se deberían obtener 64 espermátidas de cada espermatogonio A_2 . En otros animales se pueden obtener números diferentes. Clermont (1954) en el "Hamster", ha demostrado que la célula madre se divide dos veces, resultando tres A_2 por una latente. Esto daría lugar a 24 espermatocitos primarios, 48 secundarios y 96 espermátidas, pero ya se ha dicho que, esta multiplicación teórica no ocurre con precisión aritmética. Ortavant (1959) ha demostrado también un punto crítico de pérdida de células reproductivas que ocurre en la meiosis. Es decir que del número reconocible de espermatocitos primarios, no todos entran en las fases preparatorias de la meiosis, sino que desaparecen o detienen su desarrollo. Así, en vez del número teórico de 64 espermatocitos, aparecen 40 o menos. En moruecos con disminución de la producción espermatocítica (lo que ocurre normalmente cuando se alargan los días y cesa el período reproductivo de esta especie) la rapidez de producción de espermatocitos no cambia, pero sí disminuye grandemente el número teórico de 64 (Ortavant, 1956).

La pérdida del número teórico de espermatocitos es también considerable bajo condiciones de excesivo calor ambiental sobre las razas no adaptadas al trópico, deteniéndose la mayoría de las multiplicaciones en el paquinema de los espermatocitos primarios (De Alba y Riera, 1964*).

Los espermátidas

La transformación de las espermátidas (o *espermateliosis*), tanto en su parte nuclear como en su parte citoplásmica, ha sido estudiada en detalle. Forma una metamorfosis espectacular que termina con la liberación de una célula viva, independiente y con movimiento propio: el espermatozoide.

Las espermátidas no difieren mucho de los espermatocitos secundarios al principio

* Trabajo en preparación.

de la espermateliosis, pero pronto se forman estructuras nuevas. Unos gránulos aparecen en el aparato de Golgi. Estos gránulos que son muy fáciles de teñir, se reúnen y forman dos pequeñas masas denominadas proacrosoma y se colocan en la membrana nuclear en una región que va a ser la parte anterior de la espermátida. Mientras tanto, de uno de los centriolos se desarrolla un filamento que se orienta en un polo opuesto al del acrosoma, con lo que se forma el esbozo de una cabeza y una cola en el núcleo del espermátida. El filamento se extiende hacia fuera del citoplasma, unido al centriolo.

Posteriormente el aparato de Golgi se desprende del proacrosoma y se mueve hacia la parte posterior (cola). El proacrosoma se aplasta y forma una verdadera capa o sombrero en la parte anterior del núcleo, y el centriolo con su filamento se une al núcleo en la parte opuesta al proacrosoma. En este punto la espermátida toma una orientación definida en el tubo seminífero. El proacrosoma hacia la pared del tubo y la cola hacia el lumen. La espermátida se alarga y el citoplasma se desliza hacia atrás, dejando al acrosoma y núcleo libres. Del acrosoma se distinguen dos partes, una externa y otra interna que cubren por completo la parte anterior del núcleo. A esta altura, las espermátidas se unen a las células de Sertoli sumiéndose en el citoplasma de éstas. Después de este proceso la espermátida ya tiene una semejanza pronunciada con la de un espermatozoide. Una capa cilíndrica (el manchette) se forma del acrosoma envolviendo el núcleo y la parte media. El citoplasma emigra hacia la parte posterior de la espermátida, y se condensa hasta solo quedar una gotilla citoplásmica pegada al cuello de la espermátida (esta gotilla persiste y puede aparecer en espermatozoides eyaculados). La espermátida se libera en el lumen del tubo seminífero y allí recibe el nombre de *espermatozoide primitivo*. Viaja a través de su tubo hacia la parte recta y la red de tubos y entra al epidídimo, donde completa su desarrollo y alcanza la madurez. Para una descripción

más detallada del proceso de formación de las estructuras del espermatozoide consúltese la revisión de Bishop y Walton (1960).

Las células de Sertoli

Estas células que han recibido varios nombres, como células de sostén, células nodriza, etc., deben llamarse correctamente células de Sertoli, ya que fue este microscopista italiano quien las describió por primera vez en 1865. Su núcleo es mucho más grande que el de las células espermatogénicas del epitelio germinal. El núcleo está situado cerca de la membrana básica. Tanto el núcleo como el citoplasma tienen la propiedad de cambiar de forma. El citoplasma es abundante y se extiende en pilares triangulares hacia el lumen. Contienen numerosos gránulos, fibrillas y cristaloideas y a manera de tentaculillos, puede envolver a las espermátidas en desarrollo. La forma de las células de Sertoli cambia de acuerdo con la abundancia o escasez (fases de espermatogénesis) de espermátidas en su vecindad. Al contrario de los espermatogonios, las células de Sertoli no se ven nunca en división. Esto es lo que se sabe de la forma y aspecto físico de las células de Sertoli, en relación con la espermateliosis. Sobre los cambios químicos o sustancias que proporcionan las células de Sertoli a las espermátidas para facilitar su transformación, se sabe muy poco, excepto que tienen un metabolismo muy intenso de lípidos y que son capaces de secretar estrógenos.

Morfología del espermatozoide maduro

Los espermatozoides de diversas especies exhiben una extraordinaria similitud tanto en tamaño como en forma. Se dividen en tres partes: cabeza, cuello y cola. La cabeza mide de 5 a 12 micras de largo y 2.5 a 4.25 de ancho. Es aplanada, o con una cara más ancha que la otra. El cuello es sumamente corto y le sigue una cola de 40 a 150 micras de largo dividida en una parte media llamada cuerpo por algunos autores, una parte principal y una fi-

nal. El tamaño total del espermatozoide no guarda ninguna relación con el peso del animal que lo produce, como puede verse en el Cuadro N° 3.

Quizás lo más distintivo de la constitución del espermatozoide es la ausencia de líquido citoplásmico o nuclear, o su extraordinaria concentración, conteniendo sólo un 50 por ciento de agua, cuando las demás células vivas en su mayoría tienen de 80 a 90 por ciento de agua. Esta característica es completamente opuesta a la del óvulo femenino. En tamaño, éste excede al del espermatozoide como unas veinte mil veces.

El *acrosoma*, es una capa o capuchón que cubre completamente las tres cuartas partes anteriores de la cabeza del espermatozoide. Ha recibido el nombre de capuchón cefálico, *galea capitis*, velo espermático, pero el nombre de *acrosoma* es el más aceptado recientemente. Consiste de dos capas superpuestas por encima de una membrana nuclear. En los roedores, se demuestra además una estructura puntiaguda en la capa exterior del *acrosoma* y ésta recibe el nombre de *perforatorium*. Es producto del aparato de Golgi. En estados degenerativos se desprende con facilidad del resto del espermatozoide. Por reacciones de tinción, se cree que el *acrosoma* es un polisacárido o mucopolisacárido complejo quizás igual a la hialuronidasa.

La importancia práctica del *acrosoma* ha sido demostrada por Donald y Hancock (1953) quienes estudiaron un tipo de esterilidad hereditaria en un toro que producía espermatozoides con una anomalía en el *acrosoma*.

El núcleo ocupa casi la totalidad del volumen de la cabeza y está bordeado de una capa nuclear. Es una estructura aplanada, compuesta de cromatina condensada muy rica en ácido deoxiribonucleico (ADN). Es importante notar que aun bajo el microscopio electrónico es imposible demostrar en el núcleo del espermatozoide la presencia de cromosomas. Esto hace creer que éstos se encuentran en forma de cromonemata, empacados densamente. El ácido deoxiribonucleico es parte integrante del material cromático y algunos estudios recientes demuestran que espermatozoides con motilidad y morfología normal, pero de animales con baja fertilidad o estériles poseen una cantidad menor de ADN (Leuchtenberger et. al. 1956). Es curioso notar que las proporciones de ADN en espermatozoides primarios, secundarios y espermátidas es de 4:2:1, lo que hace pensar que no hay nueva síntesis de ADN después de la última división mitótica. En animales estériles con bajo contenido de ADN, estas proporciones son todavía 4:2:1, por lo tanto la deficiencia proviene de las células madres.

CUADRO No. 3

Tamaño de los espermatozoides de varias especies, largo total y largo de la cabeza, parte media y parte principal, todo en micras. (de varios autores) recopilados por Bishop y Walton, 1960, y Ortavant, 1959.

Especie	Largo total	Largo cabeza	Largo parte media	Largo parte principal
Ratón (<i>Mus musculus</i>)	125	8.3	21	95
Rata blanca (<i>Rattus norvegicus</i>)	189	11.7	67	110
Conejo	55	8.4	8	38
Ratón algodonero (<i>sigmodon hispidus</i>)	87	7.0	19	60
Toro		9.15	14.84	45-50
Morueco		8.2	14	40-45
Verraco		8.5	10	30
Garañón	7	9.83	43	

El aparato locomotor (cola). En el cuello, parte media principal y final de la cola, lo que aparece como un solo aparato locomotor en el microscopio común, se resuelve en un sistema complicado de filamentos cuando se somete al microscopio electrónico. Sin embargo, los filamentos se pueden demostrar aun con un microscopio compuesto común, si se someten los espermatozoides a digestión parcial. Entonces se ve que la cola se convierte en un mechoncito de fibrillas.

Estas fibrillas son de dos naturalezas, las que siguen el eje longitudinal del espermatozoide, y las elípticas que cubren a las primeras en la parte media y principal de la cola.

El cuello, inmediatamente posterior al núcleo, es importante porque aquí se adhiere la cola precisamente en tres gránulos ba-

sales que se originan del centriolo proximal. Este cuello es la parte más débil de la estructura del espermatozoide. Muchas perturbaciones en el proceso de maduración en el epidídimo: fiebre, calor, infección, o causas desconocidas se traducen en la aparición de espermatozoides sin cola. Parece que la motilidad de la cola se origina en los centriolos basales del cuello.

Los filamentos longitudinales son más gruesos en la parte principal que en la media o final de la cola. Su número es constante y se reconocen en la parte media unos exteriores más gruesos en número de nueve, otros nueve se encuentran inmediatamente adentro de éstos y finalmente dos en el centro. Hacia la parte principal y final de la cola todos los filamentos tienen casi el mismo diámetro, pero todavía se reconocen en

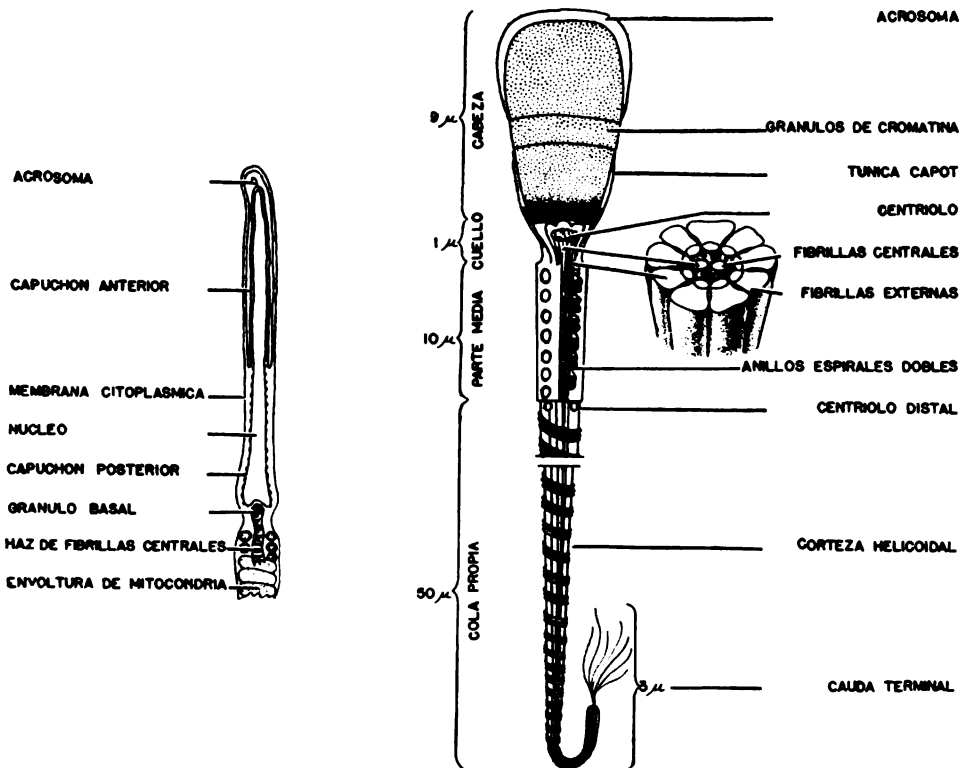


Fig. 12. Esquema de un espermatozoide de toro visto a través del microscopio electrónico. A la derecha, visto de frente con un detalle del arreglo de las fibrillas en el orden 9-9-2. A la izquierda, corte sagital o de perfil de la cabeza, cuello y principio de la parte media. (Dibujo basado en trabajos de Rahlmann 1961, Bretschneider, 1949, y otros).

número de 9-9-2. Estos filamentos longitudinales están encerrados en una red elíptica o mitocondria espiral, gruesa en la parte media, más delgada en la parte principal y finalmente ausentes en la parte final de la cola. La Fig. 12 presenta esquemáticamente estas estructuras del espermatozoide.

El espermatozoide completo está limitado por una membrana superficial, aparentemente derivada de la membrana celular de la espermatida. Esta membrana continúa hasta el final de la cola por lo cual los filamentos finales todavía están encerrados en una cubierta común. Por esta razón, bajo digestión débil (con pepsina) en la parte final de la cola es donde se demuestran primero las fibras liberadas.

La gota citoplásmica es característica de espermatozoides obtenidos del epidídimo, especialmente de la cabeza de éste. Se desprende generalmente en el momento de la eyacuación y se puede encontrar flotando libre en el semen. Se cree que es un residuo de citoplasma de espermatidas o del aparato de Golgi. Esta gota se encuentra primero adherida al cuello del espermatozoide pero emigra hacia la parte distal de la cola media y de ahí se elimina. Los espermatozoides no poseen motilidad hasta que esta gota no emigra hacia atrás o se desprende, pero no se sabe si esto es una coincidencia o una relación de causa y efecto.

El epidídimo

Los tubos rectos (donde ya no hay espermatogénesis) pasan a formar la red testicular y después los *ductus eferentes*. Estos pasan a través de la túnica albuginea. Ya fuera de ésta, tienen un curso muy contorneado; se reúnen en un sólo tubo el *ductus epididymis*, o *epidídimo*. Tiene un largo de 40 a 80 metros en diferentes especies y se divide en varias zonas histológicas a medida que va aumentando de diámetro en su curso. Sus células interiores son epiteliales columnares altas, alternando con algunas redondeadas, y todas en contacto con la membrana basal. Las columnares ter-

minan en cilias no móviles o estereocilias. Las células musculares son escasas; son de tipo circular y más numerosas conforme se acercan al *ductus deferens*, donde aparecen algunas fibras longitudinales. El epitelio del epidídimo disminuye de altura a medida que aumenta de diámetro el lumen.

Si bien la estructura del espermatozoide parece estar completa cuando sale del testículo propiamente dicho, se ha comprobado que espermatozoides obtenidos de los tubos seminíferos o la red testicular, son estériles. No exhiben motilidad dentro del testículo ni aun dentro del epidídimo. La fertilidad de ellos va aumentando a medida que atraviesan el epidídimo (Young, 1931), y asimismo aumenta su capacidad de adquirir motilidad al ser expuestos al aire. No se ha podido establecer definitivamente si esta maduración que sufre el espermatozoide en el epidídimo es el resultado de una cualidad inherente en él, o motivada por alguna secreción del epidídimo. En el primer caso se le daría al epidídimo una simple función de almacén de espermatozoides. La naturaleza histológica de su epitelio parece negar dicha teoría. La división del epidídimo en cabeza, cuerpo y cola también parece indicar diferentes funciones en estas partes. La cola que sólo constituye el 27 por ciento del largo total, tiene más de la mitad de la capacidad de almacenamiento de espermatozoides.

Algunos estudios revelan la importancia del epidídimo como órgano de almacenamiento de espermatozoides. Bialy y Smith (1958) encontraron los siguientes números de espermatozoides en un promedio de 25 toros: 418×10^6 en la ampulla del *ductus deferens*, 340×10^6 en el *ductus* propio y en cambio $8,806 \times 10^6$ en la cola del epidídimo. Del total encontrado en todo el epidídimo 42 a 45 por ciento de los espermatozoides estaban en la cola, 18 a 34 por ciento en el cuerpo y 24 a 36 por ciento en la cabeza. La capacidad de sobrevivencia de éstos también es mayor en la cola del epidídimo que en la cabeza o los vasos deferentes (White, 1933).

Las funciones de concentración y mantenimiento de la viabilidad de los espermato-

zoides en el epidídimo son de interés para los problemas de inseminación artificial. Ha sido motivo de especulación para los estudios de conservación del semen, el hecho de que los espermatozoides, puedan almacenarse en el epidídimo hasta por un mes sin sufrir ningún deterioro en su capacidad fertilizadora. Fuera del epidídimo el espermatozoide muere en 1 a 7 días (excepto bajo congelación), según el método de conservación que se use.

El conducto deferente

Es una continuación directa del epidídimo y en su punto de unión con éste, es también contorneado. Después se endereza y entra a formar parte de la cuerda espermática, pasa a la cavidad abdominal para terminar en la región prostática de la uretra. Aquí se reúnen los conductos deferentes provenientes de los dos testículos, y poseen una pequeña dilatación llamada ampula. El masaje, a través del recto, de estas ampulas es capaz de provocar la eyaculación en el toro.

La organización celular del conducto deferente es la de un tubo con gruesas paredes tanto conjuntivas como musculares. La pared epitelial es similar a la del epidídimo, columnar con estereocilias. La pared muscular es la más gruesa y consiste de una capa interna longitudinal, una media circular y una externa otra vez longitudinal. En las ampulas la pared epitelial tiene muchos dobleces y criptas, y glándulas que continúan hasta la porción eyaculatoria.

Las glándulas accesorias

Bajo esta denominación se consideran las vesículas seminales, la próstata y las glándulas de Cowper (bulbouretrales).

Las *vesículas seminales* son unos sacos alargados y colocados a lo largo de la ampula con abertura donde ésta se une a los conductos eyaculadores. Su interior tiene numerosos dobleces y saculaciones revestidas con un epitelio cuboide. Existe una capa de musculatura lisa bien desarro-

llada. El citoplasma contiene numerosos gránulos y un pigmento amarillo que aparece con la madurez sexual. El nombre de vesícula seminal proviene de que antiguamente se creía que ahí se almacenaban los espermatozoides. Sin embargo la presencia de espermatozoides es puramente accidental y su número sumamente pequeño para estar relacionado con los espermatozoides de una eyaculación normal. En los carnívoros esta glándula no existe.

Las *glándulas de Cowper* son dos pequeñas estructuras situadas en la parte posterior de los cuerpos cavernosos del pene. Posee saculaciones epiteliales cuboides y una capa muscular lisa. Estas glándulas no existen en el perro.

La *próstata* es una glándula de forma muy variada según la especie. Generalmente consiste de un cuerpo situado detrás de la entrada del conducto deferente a la uretra, y una parte diseminada a lo largo de ésta. El número de glándulas individuales puede ser hasta de 50. El epitelio muestra grandes variaciones entre cuboide y columnar. La capa muscular es bien desarrollada. Dentro de la próstata se encuentra un pequeño tubo ciego que representa el vestigio de los conductos de Müller, del feto, antes de la diferenciación sexual. Este vestigio es denominado *uterus masculinus* por algunos autores. Esta estructura retiene su capacidad para responder a la influencia de estrógenos y en el hombre y el perro puede causar tumefacción de la próstata al disminuir la virilidad por razones de edad.

Las secreciones de las tres glándulas accesorias principales, así como de las glándulas de la ampula constituyen el *plasma seminal*. La contribución de cada una de las glándulas es diferente según la especie. Por ejemplo, en el cerdo las glándulas bulbouretrales producen el 75 por ciento del semen eyaculado, en cambio en el hombre la mayor parte del semen proviene de las vesículas seminales.

El plasma seminal sirve de medio de suspensión a los espermatozoides, y asimismo proporciona a ellos materias metabolizables alimenticias y electrolitos. Los principales componentes del plasma seminal son: cloruros de potasio y sodio, sustancias nitroge-

nadas, ácido cítrico, fructosa, ácido ascórbico, inositol, fosfatos, ácido láctico y componentes son peculiares por presentarse solo en el plasma seminal o en concentraciones mucho más altas que en ningún otro tejido del cuerpo. Tal ocurre con la fructosa (150 a 875 mgs. por 100 ml. de semen) o el ácido cítrico y la cholina, así como el Inositol y la ergotionina.

El ácido cítrico se encuentra en altas concentraciones en el semen de casi todos los mamíferos, pero es de origen prostático en el hombre y de las vesículas seminales en los animales domésticos. Se desconoce qué función nutritiva o bioquímica desempeña.

La presencia de un azúcar en el semen, en concentraciones más altas que la de la glucosa en la sangre ha sido anotada en muchas especies. Este azúcar fue identificado como fructosa (Mann, 1946). Es curioso observar que el semen del gallo no contiene fructosa. En casi todos los mamíferos la fructosa proviene de las vesículas seminales, pero en la rata proviene de la próstata. En el epidídimo, los espermatozoides, todavía inmóviles no tienen fructosa a su disposición, pero a su paso por los conductos de la eyaculación, la absorben fácilmente y adquieren motilidad inmediatamente. Algunos de los primeros trabajos de inseminación artificial utilizaban glucosa en los diluyentes. Esta puede ayudar al metabolismo de los espermatozoides, igual que la fructosa, pero para conservar su viabilidad, es más lógico reducir ese metabolismo a un mínimo antes de la utilización del semen, tal como lo hace el epidídimo.

El inositol es muy concentrado en semen de verracos y ratas, pero el semen del toro y el hombre no contiene casi nada. También la ergotionina está presente en el semen del verraco y es de origen vesicular.

Se sugiere al lector que tenga interés en estos temas el libro de Mann (1954) o la revisión del mismo autor en el libro de Cole y Cupps, "Reproduction in Domestic Animals" (Mann, 1959) así como el libro de Salisbury y Van Demark (1961).

El pene y la eyaculación

El proceso de la inseminación natural requiere de un órgano capaz de depositar los espermatozoides de tal modo que éstos tengan acceso fácil al óvulo cuando este último se desprende del ovario. El proceso es sumamente sencillo en ciertos animales inferiores, como la rana, en que basta que los huevos y los espermatozoides sean depositados en la misma vecindad de un medio acuático. En la tortuga ya existe un pene capaz de erección, pero los espermatozoides no salen por una uretra sino por un canal abierto formado por una invaginación del pene, que tiene forma aplanada.

El pene de los animales domésticos puede ser de dos tipos principales: vascular (caballo) o fibro elástico (toro). Ambos poseen tejido que aumenta de turgidez y volumen por medio de distensión a mayor presión sanguínea. Pero en el tipo fibro elástico el órgano es firme aun en estado de relajamiento y se proyecta hacia el exterior del cuerpo principalmente al enderezarse una curvatura interna (el flexosigmoide). Esto se efectúa por medio de relajamiento del músculo retractor del pene. Los tejidos erectiles son de dos tipos: cavernoso y esponjoso. Este último forma parte principal del glande. La erección de ambos tejidos no tiene innervación idéntica. Esto se hace notable en el caballo, donde el glande esponjoso no sufre erección hasta que hay presión sobre él y persiste cuando el cuerpo del pene cavernoso ya está en relajamiento. Los tipos intermedios entre estos dos, poseen algunas estructuras especiales como el proceso vermiforme de los ovinos y caprinos, o la presencia de un hueso de soporte interno en el perro y el gato.

De los estudios sobre los reflejos de la erección y la eyaculación (ver revisión de Walton, 1960), se desprende que no hay un reflejo único, ni un centro nervioso que domine el proceso completo. Por el contrario hay una serie de nervios capaces de estimular parcialmente y aun causar eyaculación si son estimulados eléctricamente. Esto ha permitido el desarrollo de técnicas de electro eyaculación para la obtención de semen, en animales domésticos o de laboratorio. El más

práctico de estos sistemas tiene un electrodo bipolar que se introduce en el recto (Mar-den, 1954).

Debido a la multiplicidad de reflejos nerviosos que se coordinan para la obtención de la inseminación natural, las eyaculaciones obtenidas por estimulación eléctrica, pueden dar semen ligeramente diferente al obtenido con la vagina artificial (mayor o menor proporción de secreciones de las diferentes glándulas).

Ya se ha mencionado que el masaje rectal de las ampulas de los conductos deferentes se utilizaba antiguamente para obtener semen. En algunos toros puede obtenerse por simple masaje en la región inguinal y perineal. En los reflejos naturales necesarios para la eyaculación, los estímulos necesarios no son iguales en todas las especies. En el toro, una temperatura ligeramente más alta que la del del cuerpo, aplicada al glande, es suficiente para ocasionar la eyaculación completa. En algunos se requiere algo de fricción también. La situación es casi idéntica en los ovinos y caprinos. No así en el caballo en que la temperatura parece no ser importante, sino la

presencia de presión sobre el pene erecto. En el cerdo esta presión debe de ser en forma de ondas alternas de mayor o menor intensidad. Por lo tanto la construcción de vaginas artificiales para cada especie necesita tomar en consideración estas diferencias fisiológicas.

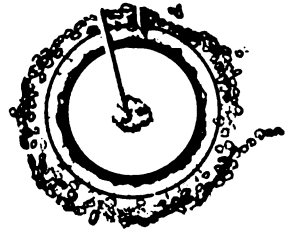
La eyaculación consiste en una serie de contracciones de músculos lisos o involuntarios. Es sumamente rápida en el toro, más prolongada en el caballo y aun más en el cerdo. En esta prolongación puede haber repetición del complejo total de contracciones, pero también contracciones en diferentes partes de los órganos sexuales. Así en el cerdo los primeros 50 cc. de semen no contienen espermatozoides y el contenido de fructosa es muy bajo. En los segundos 100 cc. los espermatozoides son muy abundantes pero el contenido de fructosa no llega a su máxima concentración hasta los 300 cc. de semen producido (Glover y Mann, 1954). Además de la contracción de musculatura lisa alrededor del epidídimo y las glándulas accesorias, la eyaculación final requiere de contracción de músculos bulbocavernosos e ischiocavernosos.

Referencias

- BASCOM, K. F. y OSTERUD, H. L. 1925. Quantitative studies of the testicle. II. Pattern and total tubule length in the testicles of certain common mammals. *Anat. Rec.* 31:159.
- BIALY, G. y SMITH, R. 1958. Number of spermatozoa in the different parts of the reproductive tract of the bull. *J. Dairy Sci.* 41:1781.
- BISHOP, M. W. y WALTON, A. 1960. Spermatogenesis and the structure of mammalian spermatozoa. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. I, 2ª parte, cap. 7.
- BRATTON, R. W., MUSGRAVE, S. D., DUNN, H. O., y FOOTE, R. H. 1959. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. II. Influence of underfeeding from birth to 80 weeks of age on growth, sexual development and semen production of Holstein bulls. *Cornell Agric. Exp. Sta. Bull.* No. 940.
- BRETSCHNEIDER, L. H. 1949. An electron-microscopical study of bull sperm. III. *Proc. Acad. Sci. Amst.* 52:301.
- _____ An electron-microscopical study of sperm. IV. The spermtail of bull, horse and dog. *Proc. Acad. Sci. Amst.* 52:526.
- CLERMONT, Y. 1954. Cycle de l'épithélium séminal et mode de renouvellement des spermatogonies chez le hamster. *Rev. Canad. Biol.* 13:208.
- _____ y LEBLOND, C. P. 1953. Renewal of spermatogonia in the rat. *Amer. J. Anat.* 93:475.
- DONALD, H. P. y HANCOCK, J. L. 1953. Evidence of gene-controlled sterility in bulls. *J. Agric. Sci.* 43:178.
- DORFMAN, R. I., y SHIPLEY, R. A. 1956. *Androgens: biochemistry, physiology, and clinical significance*. New York, Wiley.
- GLOVER, T. y MANN, T. 1954. On the composition of boar semen. *J. Agric. Sci.* 44:355.
- JOST, A. 1953. Problems of fetal endocrinology: the gonadal and hypophyseal hormones. *Recent Progr. Hormone Res.* 8:379.

- LEUCHTENBERGER, C., WEIR, D. R., SCHRA-
DER, F., y LEUCHTENBERGER, R. 1956. De-
creased amounts of desoxyribose-nucleic acid
(DNA) in male germ cells as a possible cause of
human male infertility. *Acta Genet.* 6:272.
- LILLIE, F. R. 1917. The free-martin: a study of
the action of sex hormones in the foetal life
of cattle. *J. Exp. Zool.* 23:371.
- MANN, T. 1946. Studies in the metabolism of
semen. III. Fructose as a normal constituent of
seminal plasma. Site of formation and function
of fructose in semen. *Biochem. J.* 40:481.
- _____. 1954. *The biochemistry of semen.* New
York, Wiley.
- _____. 1959. Biochemistry of semen and se-
cretions of male accessory organs. En: Cole, H.
H. y Cupps, P. T. eds. *Reproduction in domes-
tic animals.* New York, Academic Press. v. II,
cap. 2.
- MARDEN, W. G. R. 1954. New advances in the
electroejaculation of the bull. *J. Dairy Sci.*
37:556.
- ORTAVANT, R. 1956. Action de la durée d'éclair-
ement sur les processus spermatogénétiques chez
le bélier. *C. R. Soc. Biol., Paris* 150:471.
- _____. 1959. Spermatogenesis and morphol-
ogy of the spermatozoa. En: Cole, H. H. y
Cupps, P. T. eds. *Reproduction in domestic
animals.* New York, Academic Press. v. II,
cap. 1.
- PHILLIPS, R. W. y ANDREWS, F. N. 1936. The
development of the testes and scrotum of the
ram, bull and boar. *Mass. Agric. Exp. Sta. Bull.*
No. 331.
- RAHLMANN, D. F. 1961. Electron microscopic
study of mature bovine spermatozoa. *J. Dairy
Sci.* 44:915.
- SALISBURY, G. W. y VAN DEMARK, N. L.
1961. *Physiology of reproduction and artificial
insemination of cattle.* San Francisco, Freeman.
- WALTON, A. 1960. Copulation and natural in-
semination. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of
reproduction.* London, Longmans. v. I, 2ª parte,
cap. 8.
- WHITE, W. E. 1933. The duration of fertility and
the histological changes in the reproductive
organs after ligation of the vasa efferentia in
the rat. *Proc. Roy. Soc. Ser. B* 113:544.
- YOUNG, W. C. 1931. A study of the function
of the epididymis III. Functional changes under-
gone by spermatozoa during their passage through
the epididymis and vas deferens of the guinea
pig. *J. Exp. Biol.* 8:151.

Funcionamiento del sistema reproductivo en la hembra



En el macho la producción de espermatozoides y su transporte hacia el exterior son los objetivos funcionales de las estructuras sexuales. En la hembra, las funciones reproductivas son más complejas, aunque similares a las del macho en ciertos animales inferiores, (peces, batracios) en que la fecundación y procreación se efectúan fuera de las cavidades del cuerpo. En los animales domésticos de explotación agrícola, la producción de óvulos no es sino el principio de una cadena complicada de mecanismos fisiológicos de la fecundación, implantación, preñez y finalmente del parto y la lactancia. Para llenar estas funciones, los órganos genitales femeninos comprenden: ovario, tubos de Falopio, útero, cuello de la matriz, vagina y vulva.

El ovario

Los ovarios se originan, como los testículos, a muy escaso desarrollo del feto. A diferencia de los testículos, los ovarios permanecen durante toda la vida muy cerca de su lugar de origen. Temprano en el desarrollo embrionario y antes de que pueda definirse la diferenciación sexual, ya existen dos es-

tructuras apareadas o gónadas de sexo indiferente. Están en la parte interna del mesonefro. Este mesonefro es un riñón primitivo, que llega a ser funcional en el adulto de peces y anfibios, pero en los mamíferos el mesonefro solo es prominente hasta poco después del período sexual indiferente. Después aparece anterior al mesonefro el verdadero riñón. Sobre el mesonefro aparecen unos bordos longitudinales, pares, los conductos de Wolff y de Müller. Se considera que el desarrollo mayor de uno de estos ductos sobre el otro, crea el ambiente bajo el cual la gónada indiferente se convierte en ovario en el caso de la hembra y en testículo en el caso del macho. En la hembra los conductos de Müller adquieren preponderancia y se convierten en tubos uterinos, úteros y posiblemente hasta en parte de la vagina. En la preponderancia de los conductos de Wolff resulta la conversión de este conducto en algunas de las estructuras del tubo genital masculino (*vas deferens, ampulla*). Sin embargo esto no quiere decir que una estructura no dependa hasta cierto modo de la otra para su perfecto desarrollo. La destrucción experimental o accidental de uno de los conductos resulta en defectos en el desarrollo del otro.

En el desarrollo del ovario cuando se inicia la diferenciación sexual (entre los 50 y 70 días en el feto del bovino) se caracteriza por la presencia de células germinales que cubren toda la superficie de la gónada. Estas células se siguen multiplicando en el período fetal, y aún se transforman en folículos primitivas antes del nacimiento.

El *epitelio germinal* cubre casi la totalidad de la superficie del ovario, excepto la región donde se une éste a los ligamentos de suspensión. Bajo el epitelio germinal hay una capa de tejido fibroso, la *túnica albugínea*.

La *túnica albugínea* es muy delgada en casi todas las especies, excepto en la yegua, por esta razón es más difícil palpar ovarios, expulsar quistes en el ovario de la yegua que en el de la vaca. Bajo la *túnica albugínea* están las células germinales que han adquirido una organización celular complicada alrededor del futuro óvulo. Estas son las *folículos*, cuya estructura detallada se presentará más adelante. Se denomina *corteza ovárica* a la zona externa del ovario, de las folículos primarias hacia afuera. Al interior del ovario se le denomina *médula ovárica* y ahí se encuentran los vasos sanguíneos, nervios, y tejido conjuntivo, este menos denso que el de la *túnica albugínea*. Algunas células musculares aparecen en el hilo o centro de unión del ovario al ligamento suspensorio y también vestigios de una estructura epitelial tubular (*rete ovarii*) homóloga de la red testicular. En su desarrollo máximo las folículos invaden la *médula ovárica* hacia el interior, y también desplazan al epitelio germinal y parte de la *túnica albugínea* en el punto de ruptura (ver Fig. 13).

Las trompas de Falopio

Derivados de los conductos de Müller, son unos tubos que se extienden del ovario hasta el útero. La última unión es continua, pero en la primera, o sea la unión entre el ovario y el tubo de Falopio, no presenta continuidad. El ovario no descarga el óvulo dentro de un tubo cerrado, sino en la vecindad de una zona agrandada del tubo de Falopio, a manera de embudo, y denominado *infundíbulo*.

Un corte transversal de un tubo de Falopio presenta tres envolturas. Una mucosa interior, con numerosos dobleces, y formada de epitelio columnar y ciliado, alternando con epitelio secretor mucoso no ciliado, y un estroma conjuntivo. Después viene una capa muscular formada de células circulares y longitudinales, y finalmente una capa conjuntiva de la serosa externa, similar a todas las serosas del peritoneo.

El epitelio de los tubos de Falopio sufre cambios asociados con la actividad de los ovarios. Las células columnares son más altas durante el período de celo y más bajas o cuboides en otros períodos o en la gestación, (Cole, 1930).

El tejido muscular de los tubos es capaz de contracciones rítmicas y peristálticas y esta actividad es mayor durante el celo y está asociada a las contracciones del útero.

Ha sido motivo de debate si en el momento de la ovulación, el infundíbulo de los tubos de Falopio envuelve al ovario o aún si contribuye con su contacto sobre la folícula madura a la ruptura de ésta. Es curioso observar que en algunos mamíferos sí existe una bolsa final del tubo, que envuelve al ovario (*rata*). Es posible que esta bolsa evite algunas pérdidas de óvulos entre el ovario y el tubo, pero aquellas especies que no poseen bolsa, como la vaca y oveja, no tienen mayores pérdidas de óvulos. Sin embargo sí se dan casos de preñeces extra uterinas, de óvulos fecundados que caen a la cavidad abdominal y ocasionan serios trastornos por su difícil reabsorción. La actividad del infundíbulo durante la ovulación, parece estar confirmada por un experimento en el cual después de ligar el tubo de Falopio derecho y extirpar el ovario izquierdo no se produjo la esterilidad completa. Esta actividad peculiar del infundíbulo, capaz de recoger óvulos salidos del ovario del lado opuesto, también se evidencia por el hecho de que en bovinos se ha logrado obtener preñeces normales mediante inseminación intra peritoneal (McDonald y Sampson, 1957).

La parte inicial u ovárica del tubo de Falopio tiene importancia en la fertilidad, pues es ahí donde se efectúa la fecundación.

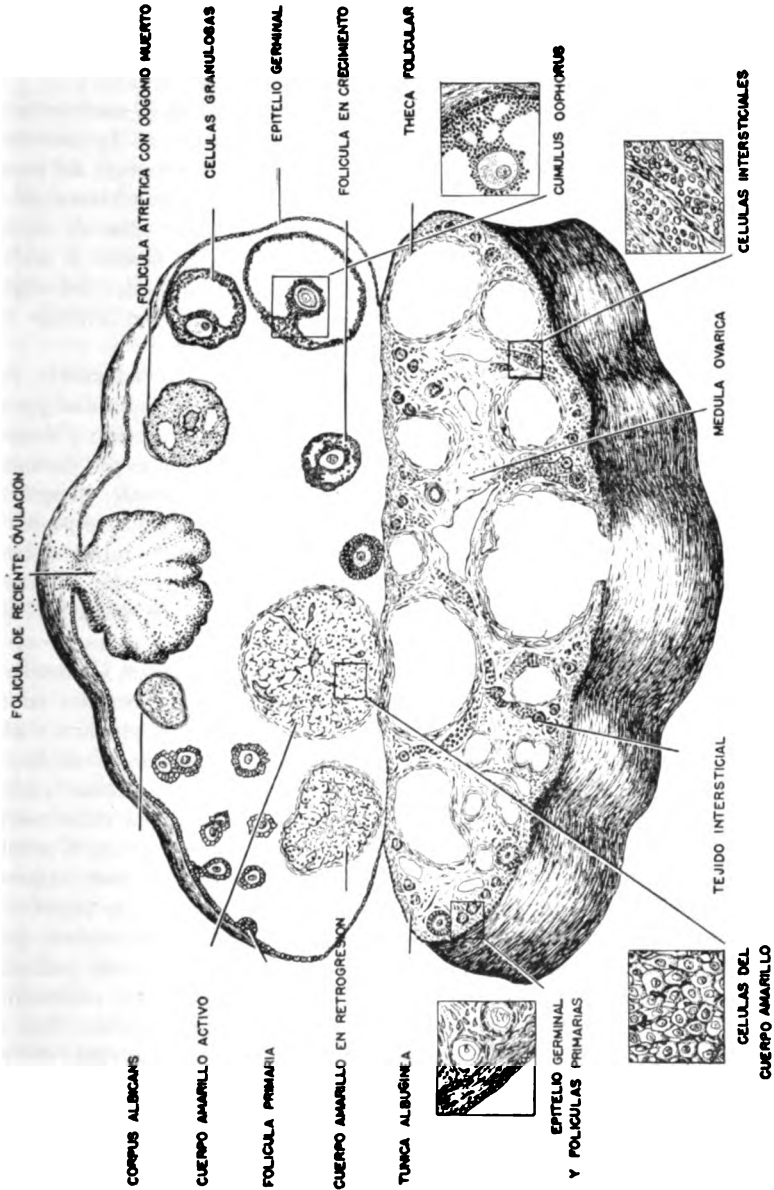


Fig. 13. Corte de un ovario de vaca aumentado cinco veces. Las figuras en los cuadriláteros muestran apariencia microscópica de diferentes tipos celulares.

El útero

El útero consiste de dos cuernos donde desembocan los tubos de Falopio, y de un cuerpo. Las variaciones de forma en diferentes especies muestran fases del proceso de evolución. El útero proviene de la fusión de los dos conductos de Müller. En los primates esta fusión es completa y los cuernos desaparecen por completo. En la yegua los cuernos todavía existen pero menos prominentes que en la vaca o en la oveja. En la cerda casi no hay cuerpo y los cuernos son independientes hasta llegar a su desembocadura en el cuello del útero. En la rata y el conejo, no solo son completos los cuernos, con ausencia total del cuerpo del útero, sino que el cuello del útero está dividido y tiene dos salidas hacia la vagina. En los marsupiales la fusión de los dos conductos no se efectúa hasta mitad de la vagina, con el resultado que hay dos vaginas anteriores.

Esta evolución es interesante dado que en la práctica de cría se presentan situaciones en que la fusión de los dos conductos de Müller no se efectúa de acuerdo a lo que es normal para la especie. Así se dan casos de vacas (no siempre estériles) en que hay dos cuellos del útero o cervices.

La pared del útero consiste de tres capas: una capa serosa exterior, una capa muscular o *myometrio*, y en el interior una capa epitelial o endometrio. El *myometrio* a su vez consiste de tres capas, una interna de musculatura circular, una capa vascular intermedia y después una musculatura longitudinal. Estas capas musculares son muy gruesas y capaces de grandes transformaciones durante la preñez, aumentando su tamaño varios múltiplos del que tienen en reposo. Finalmente son muy sensibles a estímulos hormonales.

Durante el ciclo estrual, en la vaca se ha confirmado que las células musculares aumentan de tamaño bajo la influencia de estrógenos, y más aún de progesterona (Asdell et al., 1945). La actividad de esta musculatura también varía durante el celo. Las contracciones son muy pronunciadas en esta época y se ha comprobado que son produci-

das por la oxitocina (Van Demark y Hays, 1952). Estos autores encontraron mayor contracción después del apareamiento en la vaca, y asociado a esta contracción uterina también el efecto oxitócico sobre el apoyo de la leche. Además pudieron medir un aumento de presión intramamaria después del apareamiento. Esta descarga de oxitocina evidenciada en motilidad del útero también se obtuvo con la manipulación de la inseminación artificial, o aún con la presencia del toro. Todo esto indica que hay conexiones nerviosas que resultan en la liberación de oxitocina. Por este mecanismo se facilita y acelera el transporte de espermatozoides del cuello de la matriz a la terminación ovárica de los tubos de Falopio.

El epitelio uterino o endometrio merece especial atención por su capacidad para recibir el óvulo fecundado, nutrirlo y desarrollar el contacto placentario necesario durante toda la preñez. Es columnar simple, aunque se han demostrado cilias en algunas especies (mujer). Además este epitelio forma dobleces y glándulas rectas o contorneadas. El grosor del epitelio y la cantidad de glándulas que se forman están regulados por los procesos cíclicos del ovario. Además en los rumiantes el endometrio tiene zonas especiales en que el contacto vascular entre la placenta y el útero es más íntimo, en estas zonas no hay glándulas uterinas, y se denominan *carúnculas* o *cotiledones*. En la yegua estas zonas son menos especializadas y reciben el nombre de *cúspides* del endometrio. Son responsables de un fenómeno especial de secreción, que es la producción de gonadotropinas que aparecen en el suero de la yegua preñada.

Los cambios cíclicos del endometrio son responsables de la menstruación. Esta se produce en los primates por pérdida del epitelio uterino cuando desaparece la influencia de hormonas ováricas al final de cada periodo lúteo. En el fondo del endometrio hay arterioles espirales que se destruyen con el endometrio y sale algo de sangre junto con el epitelio. En los animales domésticos no hay menstruación propiamente dicha, pero sí un ciclo del epitelio uterino en el cual se inicia el desarrollo de glándulas bajo la influencia del estrógeno y se vuelven contorneadas és-

tas bajo la influencia de la progesterona. El epitelio se reconstruye en cada ciclo, y llegan a obtenerse moldes completos del interior del útero que son desprendidos al final del ciclo en la oveja (Nalbandov 1958). En la rata, en que la fase luteínica no se produce salvo que haya apareamiento, el epitelio uterino parece estar en continuo proceso de renovación.

Otras dos especies que presentan hemorragia en cierta fase del ciclo estrual son la vaca y la perra. En ninguno de los dos casos se trata de una verdadera menstruación. En la vaca se denomina hemorragia del metestro, pues ocurre de 1 a 3 días después del celo en el 90 por ciento de las vaquillas nulíparas y en el 50 por ciento de las vacas (Hansel, 1959). Esta sangre es de origen uterino como la de la menstruación, pero muy poco abundante, y la razón por la cual aparece en algunos animales y no en otros es desconocida. En la perra la hemorragia precede al celo y se le llama del proestro.

El cuello de la matriz

El cuello de la matriz (cervix uteri) es un esfínter fibro muscular que separa la matriz de la vagina. Su anatomía es variada en diferentes especies, pero generalmente su interior está dividido en anillos irregulares con profundos dobleces. Estos son muy marcados en la vaca, menores en la cerda y casi ausentes en la yegua. La relajación de esta estructura durante el celo permite el depósito del semen dentro o fuera del útero. En la vaca, el cuello sufre una relajación mínima y la inseminación natural es anterovaginal, en el cerdo puede ser cervical o uterina, y en la yegua es francamente uterina.

La superficie del interior del cuello está cubierta por células epiteliales columnares, pero son muy frecuentes las células secretoras globulares. El tejido muscular está entrelazado de tejido conjuntivo de sostén, lo que le da un tacto característico de dureza que no tiene ni el útero, ni la vagina. Las secreciones del cuello son muy importantes en la vida sexual del animal. Son abundantes y fluídas durante el celo, y más gruesas y duras

en medio del ciclo. Durante la preñez en el cuello se forma un tapón cervical de secreción mucoide sumamente gruesa. Esta secreción cierra por completo el lumen del cuello y evita invasiones de agentes infecciosos. El tapón se renueva con nuevas secreciones lo que da origen a la aparición (frecuente en la vaca preñada) de una cuerda de secreción dura y elástica de color ámbar que se adhiere casi siempre a la cola. El rompimiento de este tapón durante la preñez, por acción mecánica, tal como ocurre en inseminación de vacas que vuelven en celo estando preñadas, resulta casi siempre en aborto. Parece que este efecto se debe a invasión de agentes patógenos y no a la acción física de romper el tapón.

La regulación de las secreciones del cuello y su relajamiento están bajo dominio hormonal. El mecanismo es más complicado que el del simple hecho de que los estrógenos causen secreción fluída y apertura del cuello y la progesterona secreción gruesa y cierre del lumen. Ciertos experimentos con estas hormonas en la cerda indican precisamente lo contrario (Smith, citado por Nalbandov, 1958) siendo mayor el diámetro del lumen bajo la acción de la progesterona que el estrógeno. Sin duda otras hormonas quizás gonadotrópicas entran en juego en el cierre del lumen durante la preñez. Se sabe (Graham y Dracy, 1953), que la hormona relaxina que relaja los ligamentos pélvicos al final de la preñez, también relaja el cuello de la matriz cuando éste ha sido sensibilizado por estrógeno. Ocurren casos, en que el cuello no se relaja al llegar el parto, lo que resulta en muerte del feto (observado por el autor en vacas) si no se corta el cuello con bisturí.

La vagina y órganos genitales externos

La vagina es un órgano tubular sumamente elástico, con muy escaso tejido muscular y rico en un tejido conjuntivo flojo, bien suplido de terminaciones nerviosas. Su superficie interna es epitelial escamosa estratificada durante el celo y muy delgada a mitad del ciclo. Esta disminución de grosor en la pared, se efectúa por pérdida de las células

superficiales en mayor o menor estado de cornificación. Las características celulares según el estado del ciclo ovárico, han permitido avanzar el conocimiento de las hormonas ováricas, principalmente estrógenos.

La vagina casi no posee glándulas secretoras, las secreciones que la lubrican provienen del cuello de la matriz. Longitudinalmente presenta varios dobleces, que le permiten aumentar de tamaño hasta llegar a las paredes óseas que la limitan. Transversalmente hay una constricción posterior cerca del seno progenital. En la vaca existe otro esfínter cerca del cuello. En la inseminación artificial, con espéculo se distinguen con facilidad estos anillos que dificultan el paso del instrumento y en vaquillas se requiere el uso de tubos de muy poco diámetro.

Los genitales externos están formados por los labios de la vulva, el clítoris y las glándulas de Bartholino que descargan una secreción líquida en el vestíbulo de la vulva. El clítoris es un órgano homólogo del pene, capaz de cierta erección. Su desarrollo es excesivo en las vacas que nacen gemelas con un toro, mismas que poseen una vulva y vagina rudimentarias.

El ciclo estroal

El funcionamiento del sistema reproductivo en la hembra se caracteriza por la presencia de cambios rítmicos en su canal reproductivo y comportamiento psicológico. Esta serie de cambios reciben el nombre de *ciclo estroal*. El ciclo se repite en forma idéntica varias veces, pero se ve interrumpido por diferentes estados según la especie. La más importante de estas interrupciones es la preñez y la lactancia. También se interrumpen los ciclos estroales en los animales de reproducción estacional durante el período de quietud sexual o ausencia de celo. En ciertas especies ocurre una interrupción peculiar que se denomina *pseudopreñez*. Este nombre es muy apropiado, ya que el útero y la glándula mamaria actúan en la misma forma que si hubiera gravidez pero ésta no es verdadera porque no hay feto en el útero. En la perra ocurre esto siempre después del celo cuando no ha

habido apareamiento o éste ha sido estéril. En el conejo por el contrario la pseudopreñez solo ocurre después del coito estéril (u otra excitación genital, sin que haya fertilización). La terminología de las diferentes fases del ciclo es la siguiente:

Proestro: Período de culminación de los preparativos para el celo. Psicológicamente no es reconocible en todos los animales. Es notable en la perra por la presencia de secreción sanguinolenta de la vagina que puede durar de 2 a 4 días. En la vaca no siempre es fácil distinguirlo, pero tiene una duración variable de unos minutos hasta 12 horas. Se caracteriza por atracción del macho por la hembra, pero ésta no permite la monta.

Estro o celo: Período de aceptación del macho. Sus manifestaciones y relaciones con la ovulación serán descritas más adelante.

Metestro: Período de reorganización de la folicula de Graaf pero antes de que en la cavidad de la folicula se forme un cuerpo amarillo definido. En la vaca es notable este período por la presencia de una secreción con algo de sangre (tan escasa que a veces solo se descubre en el examen de la secreción en el microscopio). No se presenta ninguna característica externa notable en otras especies.

Diestro: Puede definirse como el intervalo que media entre la última manifestación que acompañó al último celo y la manifestación observable antes del próximo. Esta definición es apropiada para especies que tienen recurrencia de celos durante todo el año o en un período de brama prolongado. Comprende una fase luteal y la iniciación de la fase folicular. A mitad de este período, en los primates superiores y coincidente con la desaparición de la influencia luteal (progesteronal) es notable la aparición de la menstruación.

Estas definiciones son de acuerdo a manifestaciones externas o psicológicas en el animal. Si se tratan de hacerlas compatibles con lo que ocurre en el ovario o consecuentemente en el útero, la situación se complica.

Sin embargo, las definiciones anteriores son las más aceptadas, debido a que reconocen

manifestaciones fácilmente observables por el criador de animales.

En vez del diestro, seguido de un período de celo igual al anterior, puede ocurrir la preñez o pseudopreñez ya mencionadas, o bien un período de completa inactividad ovárica. Esto es lo que ocurre en los períodos de reposo sexual en ovejas, cabras, ciervos, y se denomina *Anestro*.

Después de presentar esta terminología, conviene sin embargo estudiar la razón de ser de otras acepciones dadas por diferentes autores.

Puede decirse que la secuencia de los ciclos estruales se puede alterar por la aparición de un período prolongado de anestro, o bien por el apareamiento que puede acarrear la preñez o la pseudopreñez. En cierto sentido cuando la pseudopreñez ocurre invariablemente después de cada celo, haya o no la monta, (lo que sucede en la perra) no hay ninguna razón para no considerarla como idéntica al metestro. En un estudio completo reciente del ciclo estrual en la perra, Andersen y Wooten (1959) usan el término metestro para abarcar los 80 a 90 días que suceden al celo en la perra (sin apareamiento), y seguidos después de un período muy variable de anestro. En este sentido, la vaca y la oveja tendrían un metestro mínimo, (o pseudopreñez en miniatura). La rata, que no forma cuerpos amarillos cuando no hay monta, no tendría diestro, sino que pasaría del estro al siguiente proestro. Estas variaciones entre especies hacen difícil aceptar definiciones que sean válidas para todos los casos en forma dogmática. Otra acepción (usada por Emmens, 1959) es la de considerar como metestro todo período de actividad del cuerpo amarillo, en que son suprimidos crecimientos de nuevas folicúlas.

Un resumen de acontecimientos simultáneos en el ovario, útero, vagina y gonadotropinas circulantes en las diferentes fases del ciclo estrual, de acuerdo con las definiciones dadas en el principio de este estudio, aparecen en el Cuadro N° 4.

La secuencia de los ciclos estruales y los períodos de descanso sexual tiene peculiaridades en diferentes especies. Cuando se suceden los ciclos estruales durante todo el año

(en ausencia de preñez) se dice que la especie es *poliestrual durante todo el año* en la vaca, la cerda y la rata. Cuando hay varios ciclos estruales en secuencia, pero solamente durante una estación del año, se dice que la especie es *poliestrual estacional*. Bajo esta clasificación se encuentra la oveja, y la cabra de tierras templadas. Algo similar ocurre con la yegua y otros equinos, pero debe hacerse la distinción de que la oveja y la cabra son poliestruales en el otoño, mientras que los equinos lo son en la primavera. Finalmente, hay especies que no presentan secuencias de ciclos estruales, sino celos únicos que en ausencia de preñez son seguidos de una pseudopreñez o anestro completo. Este es el caso de la perra que tiene generalmente dos celos anuales y se denomina *monoestrual*.

Iniciación de actividad de los ovarios. La pubertad

Se puede definir a la pubertad como la edad en que el ovario empieza a asumir sus funciones de glándula de secreción interna. Esto implica a afirmar que antes de la pubertad la secreción de estrógeno es nula o sumamente pequeña y asimismo, que las secreciones de hormonas pituitarias gonadotrópicas son inexistentes. Esta aseveración parece estar confirmada, aunque no por evidencia directa, sí por evidencia circunstancial. En primer lugar, algunos caracteres sexuales (glándulas mamarias, vulva, útero y aún el tamaño del ovario) tienen mayor desarrollo en el recién nacido que en el animal en crecimiento. Esto indica que en la circulación fetal había gonadotropinas o estrógenos en niveles mayores que después del nacimiento. El animal en crecimiento, en cualquier edad prepuberal, responde a hormonas gonadotrópicas o estrógenos, aún en cantidades pequeñas, confirmando que en su crecimiento estas hormonas no juegan parte de su fisiología normal.

Puede llamarse pubertad a aquella edad en que las gonadotropinas empiezan a estimular al ovario a que inicie sus actividades. Si bien algunas de las manifestaciones de la pubertad son de una naturaleza espectacular sin

CUADRO No. 4

Acontecimientos simultáneos del ciclo estrual

Denominación psicológica del período	Ovario	Utero	Vagina	Estado hormonal
<i>Pro-estro.</i> Excitabilidad y atracción del macho sin permitirse la monta. (Hemorragia vaginal en la perra)	Aceleración del crecimiento folicular.	Aumento de la vascularidad de la pared uterina.	Crecimiento epitelial.	Hormona foliculo estimuladora y estrógenos en ascenso.
<i>Estro o Celso.</i> Período de aceptación del macho. Maxima actividad y nerviosismo.	Máximo desarrollo folicular y ovulación (excepto en la vaca).	Continúa el crecimiento vascular, y abundan las secreciones fluidas. Actividad contráctil.	Máximo crecimiento y liberación del epitelio cornificado.	Hormona foliculo estimuladora y luteinizante. Máxima cantidad de estrógenos y primera aparición de progesterona.
<i>Metestro.</i> Repulsión del macho. Pequeña hemorragia. (En la vaca únicamente).	Reorganización del hueso folicular en cuerpo amarillo. (Ovulación en la vaca).	Continúa la formación de criptas del endometrio en algunas especies. Principia la involución en otras.	Se pierde el epitelio pavimentososo y se asemeja al columnar. Frotis presenta células escamosas y leucocitos.	Predominio de la progesterona y hormona luteinizante.
<i>Di-estro.</i> Período de inactividad que media entre la última manifestación del metestro y la primera del proestro siguiente. Menstruación a mitad de este período en primates. Se prolonga o convierte en preñez o pseudopreñez según el caso.	Desarrollo completo del cuerpo amarillo hasta mitad de este período. Después involución del cuerpo amarillo y nuevo crecimiento de foliculas.	Formación de glándulas uterinas del endometrio hasta mitad del di-estro. Pérdida total del epitelio y glándulas al terminar la fase luteal. Menstruación en los primates.	Abundancia de leucocitos en el frotis. Secreciones gruesas.	Predominancia de progesterona hasta mitad del di-estro. Terminación de esta influencia y retorno del crecimiento folicular y fasciculoso. Hormona foliculo estimuladora, más luteinizante, más prolactina hasta mitad del di-estro. Foliculo estimuladora después.

precedentes, como el primer celo en los animales domésticos o la primera menstruación en los primates, hay evidencia de que en realidad el proceso es gradual.

En la hembra recién nacida el número de foliculas primarias presentes en el ovario es sumamente grande (700.000 en el humano, Block, 1953) y puesto que este número es mucho mayor del que se va a necesitar en la vida normal del individuo, se suscita de inmediato una controversia sobre si el ovario nace con todas las foliculas primarias que va a necesitar durante la vida o si se producen nuevas después del nacimiento, o si existe en el sexo femenino un mecanismo de multiplicación de células germinales como en el del macho. La evidencia en contra de la renovación de ovocitos en la vida adulta ha sido resumida por Wells (1959) en esta forma:

1. El número de ovocitos que se pueden contar en los ovarios de una rata decrece al avanzar la edad,
2. Este número no varía durante los ciclos estruales,
3. Si se hipertrofia un ovario después de extirpar el otro, el aumento de tamaño no va acompañado de aumento de número de ovocitos,
4. Si se destruye el epitelio germinal con ácido tánico las foliculas atréticas y normales no son renovadas. Sin embargo algunos autores han publicado que hay mitosis de las células germinales en el ovario (con certeza en el cobayo y armadillo) y en otros animales, por lo menos hasta la pubertad (Zuckermann, 1951) (ver también Brambell, 1956).

En el bovino Henricson y Rajakoski (1959) han estudiado la oocitogénesis en fetos femeninos y concluyen que todas las células germinales completan sus divisiones mitóticas antes del nacimiento. San Martín y asociados (1960) por el contrario encontraron actividad mitótica en la alpaca, y aumento de esta actividad cuando el individuo era estimulado por gonadotropinas. Al momento de nacer no todas las foliculas del ovario son primarias (sin membrana vitelina) algunas han alcanzado maduración completa y existen también otras atréticas antes del nacimiento. Esto se toma como prueba de que el ovario ha respondido a las gonadotropinas circulantes durante la preñez. Sigue después un pe-

riodo de reposo completo en los ovarios durante el crecimiento.

En algunas especies las funciones ováricas se inician antes de que el animal posea su tamaño adulto completo (vaca, oveja, cabra) pero en otros (perro, Andersen and Wooten, 1959) las funciones sexuales no se establecen hasta que la curva de crecimiento ha llegado a un nivel estacionario.

Las funciones endocrinas del ovario comienzan antes de las funciones reproductivas. Es decir las foliculas empiezan a adquirir funciones de secreción de estrógenos aunque no lleguen a una ovulación perfecta. Esto se manifiesta en la presencia inicial de ciclos estruales (o menstruales) irregulares en la época de la pubertad. La iniciación de ciclos sin ovulación ha sido observada en varias especies (Allen, Hisaw y Gardner, 1939). Esto significa que hay un período puberal estéril, en que hay manifestaciones de influencia estrogénica sobre el crecimiento de la glándula mamaria, vagina, vulva y aún celo o menstruación sin que haya fertilidad. Establecida la ovulación normal, también hay evidencia de que el número de óvulos fecundados y llevados a término es menor en animales primiparos que multiparos (ver estudios de reproducción cuantitativa, de Asdell, 1946). Numerosos factores afectan la edad de la pubertad (ver Cap. IV). Las edades o pesos usuales de la pubertad en las prácticas de cría están descritas en los capítulos correspondientes a cada especie.

Maduración de las foliculas

Por folicula de Graaf se entiende un conjunto de células que acompañan a un óvulo desde su aislamiento como célula germinal independiente hasta su liberación del ovario como óvulo maduro. Es importante recordar que al hablar de folicula se refiere siempre a una masa celular en transformación y no al oocito (óvulo mismo).

Una *folicula primaria* consiste de una célula grande central (el óvulo primitivo u oogonio) y una o más hileras de células pequeñas rodeando a ésta (las células foliculares). Después aparece una membrana trans-

CUADRO No. 5

Peculiaridad del ciclo estrual en hembras de diferentes especies

Especie	Secuencia de los ciclos	Duración de un ciclo en días Med. - Mfn. - Máx.	Duración del celo Med. - Mfn. - Máx.	Forma y tiempo de ovulación	Ocurrencia del primer celo después del parto
Yegua	Poliestrual, estacional en primavera	22 16 30	7 días 2 días 11 días	Espontánea, uno o dos días antes del fin del celo.	Nueve días después y sigue un período de anestro. Puede variar de 4 a 17 días.
Vaca	Poliestrual, todo el año	21 2 30	18 horas. Clima templado 6-30 horas ganado europeo. 8-13 horas clima tropical. 1/4 hora a 24 horas en Zebú y Criollo.	Espontánea, 10 horas después de terminar el celo.	10 a 80 días. Seguido de ciclos normales.
Oveja	Poliestrual, estacional en otoño en razas nortañas. Todo el año en razas mediterráneas o tropicales.	16 15 20	35 horas 1 3 días	Espontánea al final del celo. 18 a 24 horas después de iniciado el celo.	Hasta el siguiente otoño en razas de reproducción estacional.
Cabra	Poliestrual, estacional en otoño.	21	39 horas	Espontánea.	
Cerda	Poliestrual, todo el año.	21	21 días. Más largo en cerdas múltiples.	Espontánea. 36 horas después de iniciado el celo.	Celo infértil 1.4 a 2.8 días después del parto, en cerdas en lactancia. Este celo es fértil si no hay lactancia.
Perra	Monoestrual, dos veces al año.	Si no hay apareamiento o éste es estéril sobreviene una pseudopreñez de 2 meses.	9 días 4 a 13 horas	Espontánea al principio del celo.	

Continuación CUADRO No. 5
Peculiaridad del ciclo estrual en hembras de diferentes especies

Especie	Secuencia de los ciclos	Duración de un ciclo en días Med. - Mín. - Máx.	Duración del celo Med. - Mín. - Máx.	Forma y tiempo de ovulación	Ocurrencia del primer celo después del parto
Gata	Poliestrual estacional.	15 a 21 días. Coito estéril produce una pseudopreñez de 30 días.	4 días. En ausencia del macho se extiende a 9 días.	Inducida, 24 a 30 horas del apareamiento.	
Coneja	Poliestrual todo el año con algunos anestros estacionales. Las foliculas se renuevan cada 7-10 días y se vuelven atréticas si no hay ovulación.	Celo continuo en ausencia del macho. Si el apareamiento es estéril hay una pseudopreñez de 16 días.	Continuo hasta el momento del apareamiento.	Inducida. 10 horas después del apareamiento.	Inmediatamente después del parto, pero si está amantando, los embrios no se implantan.
Alpaca	Poliestrual, todo el año.	Celo continuo excepto por interrupciones de 1 ó 2 días entre ciclos. Pseudopreñez posible.	16 días 2 a 3 días	Inducida. Entre 26 y 36 horas después del apareamiento.	24 a 48 horas después. (San Martín, et al, 1962)
Zorra	Monoestrual, una vez al año.	2 a 4 días.	Espontánea. 1° ó 2° día del celo.		
Rata	Poliestrual todo el año.	4 a 6 días. Cuerpos amarillos no son funcionales salvo que haya estímulo de apareamiento estéril. Este produce una pseudopreñez de 14 días.	20 horas.	Espontánea. 8 a 11 horas después de iniciado el celo.	18 horas después.
Cobaya	Poliestrual todo el año.	16 días 13 a 25	8 horas 6 a 11	Espontánea. 10 horas después de iniciado el celo.	Inmediatamente después del parto.

parente que rodea al óvulo y lo separa de las células foliculares que antes estaban en íntimo contacto con él (la *zona pellucida*). En este estado, las células foliculares se han organizado en dos capas alrededor del óvulo y su zona pellucida y se multiplican activamente, constituyendo una *folicula secundaria*.

La creciente multiplicación de las células foliculares va acompañada de una organización del estroma conjuntivo que las limita, formándose dos hileras de células conjuntivas que delimitan a las foliculares. Esta organización conjuntiva se llama *Theca folliculi* y consiste de dos capas: interna y externa. Mientras tanto las células foliculares (granulosa) se han multiplicado grandemente y van formando una cavidad llena de fluido (*el licor folicular*) en medio del cual existe un promontorio de células granulosas que rodean al óvulo, llamado *cumulus ooforus*, y la hilera de células granulosas en inmediato contacto con la zona pellucida del óvulo adquiere una organización algo distintiva la que se denomina *corona radiata*. Se supone que estas células alimentan al óvulo y lo ayudan en sus funciones de maduración. A todo este conjunto celular: *Theca*, *cumulus*, y cavidad llena de fluido, se le denomina *folicula terciaria*. De esta parte a la ovulación el foliculo ya no sufre mayores cambios de organización, solo aumenta de tamaño como a manera de una ampolla visible sobre la superficie del ovario que se extiende hacia el interior de éste, hasta romperse en la parte más delgada de la superficie (ver Fig. 13).

La organización celular de las foliculas es importante porque esas células son las que le dan el carácter de glándula de secreción interna al ovario. La *theca* interna es considerada como la estructura que elabora las sustancias estrogénicas. El líquido folicular no es solo una solución de estos estrógenos sino que contiene secreciones de las células epiteliales de la granulosa. De acuerdo con Lutwak-Mann (1954), el líquido folicular contiene proteínas, glucosa, ácido láctico y ácido ascórbico, además de estrógenos. El significado fisiológico de estas sustancias, además del estrógeno, en el líquido folicular es desconocido.

Durante el período anterior al celo y la ovulación (fase folicular del ciclo estrual) una o varias foliculas terciarias son las que progresan a su crecimiento máximo. En especies que multiovlan (cerdo, perro) este número es relativamente constante, para la especie pero variable en cada individuo y dentro de un individuo. En la vaca y la yegua generalmente solo una folicula se lleva al crecimiento máximo en cada ciclo estrual. Las influencias que modifican el número de foliculas maduras en un ciclo tienen gran importancia en problemas de fertilidad y serán descritas más adelante. Se puede adelantar que dichas influencias median su efecto a través de la cantidad de hormona gonadotrópica foliculo estimuladora que secreta la pituitaria. Prueba de esto es que bajo inyecciones de cantidades adicionales de dicha hormona, se puede obtener ovulación múltiple en la oveja y la vaca.

No todas las foliculas terciarias llegan a maduración completa. Muchas de ellas se degeneran y son invadidas por tejido conjuntivo no secretor. Su presencia parece ser normal en vaquillas antes de la pubertad (Sorensen et. al., 1959).

Maduración del óvulo

Se ha visto bajo la descripción de maduración de las foliculas, como se transforma la estructura general dentro de la cual se encuentra la célula germinal u oogonio primitivo. En el estado de folicula secundaria el oogonio adquiere una membrana transparente que lo limita y dentro de la cual está el núcleo germinal flotando en un líquido vitelino. A medida que se desarrolla y madura la folicula, este oogonio también sufre cambios muy importantes que se pueden describir en forma general basándose en observaciones hechas en animales de laboratorio.

La maduración del óvulo es esencialmente un proceso del núcleo, y todos los cambios ocurren dentro de la membrana limitante o zona pellucida. Es decir, que desde que adquiere esta membrana, en la folicula secundaria, el oocito bajo maduración no tiene contacto con ninguna otra célula. La nutri-

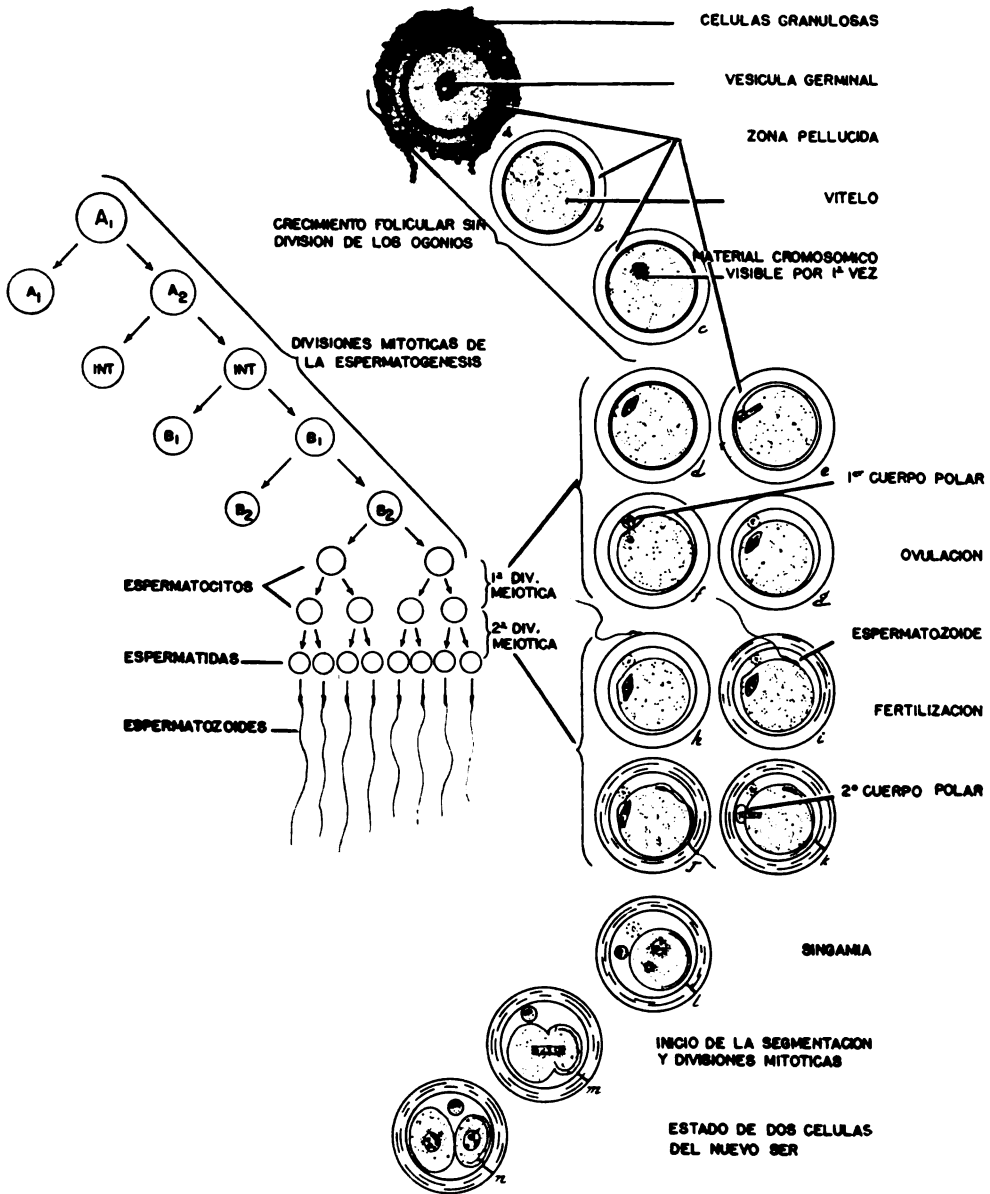


Fig. 14. Esquema de la maduración y fertilización de un óvulo, con pasos homólogos en la espermatogénesis.

ción del oocito se supone que sucede a través de las células que rodean a la zona pellucida y que reciben el nombre de 'corona radiata', de tal modo que éstas se pueden comparar a las células de Sertoli, que nutren a las espermátidas en su maduración. Sin embargo, en el oocito, al contrario de la espermátida, el proceso de maduración va acompañado de la acumulación de elementos nutritivos en el citoplasma (*vitellus*). Este proceso llega a su máxima expresión en los animales ovíparos con la formación de una gran masa nutritiva (yema) en la orilla de la cual está el oocito.

Antes de la maduración, se encuentra en el interior del *vitellus* una estructura redonda pequeña denominada *vesícula germinal*, donde se encuentra el material cromosómico, el que se manifiesta hasta que se organiza en la profase de la primera división meiótica. En ese momento la vesícula germinal ha desaparecido y el material cromosómico queda disperso en el *vitellus* como una masa que gradualmente se concentra y se hace más visible. Esta masa cromosómica se mueve a la orilla del *vitellus* y ahí se forma el huso de la primera división meiótica. Al terminar esta división parte del material cromosómico queda dentro del citoplasma del *vitellus*, y la otra parte se desprende con una cantidad mínima de citoplasma para formar el llamado primer cuerpo polar. Los cromosomas que quedaron dentro de la mayor parte del citoplasma están destinados a formar parte del nuevo ser. Sus parejas que quedaron en el cuerpo polar han terminado su vida y ya no podrán reproducirse. En especies en que la hembra lleva los cromosomas sexuales disímiles tal como aves en que la hembra tiene cromosomas X e Y, mientras el macho tiene sólo X, en el momento de la producción del primer cuerpo polar ya se determinó a qué sexo pertenecerá el pollo que nazca del huevo resultante. Hasta el momento no se conoce ningún método para determinar la composición cromosómica de los huevos antes de incubarlos.

El oocito resultante después de la extrusión del primer cuerpo polar es capaz de una segunda división meiótica. De esta división se produce un segundo cuerpo po-

lar. Los dos cuerpos polares quedan alojados entre el *vitellus* y la zona pellucida en un espacio formado de un encogimiento del *vitellus* que se llama *espacio perivitelino* (ver en Cap. IX) descripción de los acontecimientos cromosómicos en la meiosis).

En la mayoría de los mamíferos, la ovulación ocurre cuando ya se ha expulsado el primer cuerpo polar, y se han alineado los cromosomas en el plano ecuatorial (metafase) para la segunda división del oocito (llamado ahora secundario). En esta situación el óvulo se libera con su zona pellucida intacta y en muchas especies con una o varias capas de células del folículo o *corona radiata*. Si hay espermatozoides viables, puede ocurrir la penetración del espermatozoide a través de las células de la corona y de la zona pellucida cuando el oocito está en el proceso de formar su segundo cuerpo polar. Sin embargo se ha confirmado que en el perro la ovulación ocurre antes de la formación del primer cuerpo polar. Es decir toda la maduración ocurre en los tubos de Falopio (Austin, 1959).

Una vez expulsado el segundo cuerpo polar, que también permanece en el espacio perivitelino, el material cromosómico del *vitellus* queda listo para la unión con el material cromosómico del espermatozoide y la realización de la fecundación. En esta etapa por lo general, el espacio perivitelino se ha aumentado y da cabida a los dos cuerpos polares y en algunas ocasiones a un tercero proveniente de la división del primero. Al oocito que ha expulsado el segundo cuerpo polar se le denomina óvulo maduro. (La Fig. 14 muestra en forma esquemática comparativa la maduración de un óvulo y los pasos homólogos en los espermatozoides).

Ovulación

El crecimiento progresivo de la folicula y acumulamiento de líquido folicular terminan con el rompimiento de la pared y la liberación del óvulo que se madura cuidadosamente en el interior de la folicula. Este es el proceso de la ovulación. El mecanismo por el cual se lleva a efecto no es del todo

comprendido. Antiguamente se explicaba la ruptura del folículo como una simple consecuencia del aumento de presión interior, a manera de explosión y que el óvulo era proyectado hacia afuera. Varios hechos observados ponen en duda esa explicación. En primer lugar, por palpación rectal en la vaca, se comprueba que al aproximarse la ovulación, la superficie más abultada del folículo, lejos de ponerse más túrgida, se ablanda. También se sabe que al ocurrir anomalías en el mecanismo de ovulación y formarse quistes foliculares, el interior de ellos tiene mucho más presión que el de una folicula normal, y sin embargo no se revientan. Estos quistes son en realidad difíciles de romper aún con mucha presión manual.

La ovulación es el hecho culminante del ciclo estrual. Sin embargo no ocurre en forma similar en todos los animales. El momento preciso de la ovulación es sumamente variable en algunos y bastante fijo en otros. Las especies se pueden clasificar por tipos, de acuerdo con su manera de ovular. Se denominan especies de *ovulación espontánea* aquellas que ovulan en un tiempo relativamente fijo del ciclo estrual, ocurra o no el apareamiento, en ellas se encuentran, la vaca, la oveja, la cerda, la cabra. Por otra parte hay otras especies, como las de *ovulación inducida* que requieren la presencia del macho y el apareamiento para que sobrevenga la ovulación. Este estímulo es generalmente el coito, pero puede ser suficiente el contacto externo de las áreas genitales, o la imitación de la acción del macho por otras hembras. En estas especies se encuentran el conejo, el gato y otros carnívoros; en ellas la ovulación ocurre después del estímulo en un lapso variable de 24 horas en el gato, 40 a 50 horas en el armiño y 10 horas en el conejo. El celo o período de receptividad del macho, termina con el estímulo y cuando viene la ovulación la hembra ya no está en celo. Si no hay copulación, el celo se prolonga de 9 a 10 días en el gato o en el conejo.

En las especies de ovulación espontánea, ésta ocurre durante el período de celo, excepto en la vaca. Esta especie es muy diferente debido a que la ovulación ocurre de 10

a 15 horas después de que termina el celo. Todas estas peculiaridades son importantes para la inseminación artificial. Bajo cría natural es obvio que la mayor fecundidad se logra con múltiples inseminaciones, pero bajo inseminación artificial no es económico inseminar sino una vez y conviene hacerlo cuando existan las mayores posibilidades de obtener fecundidad, o sea lo más cerca del momento de la ovulación. Hay evidencia reciente (Noyes, 1960) que indica que los espermatozoides inmediatamente después de eyaculados no son capaces de fecundar el óvulo y se "capacitan" para esa función después de unas horas de permanecer en el canal genital femenino. Este descubrimiento vuelve lógico el proceder de la vaca en terminar su período de receptividad del macho mucho antes de la ovulación.

Hay unanimidad de opiniones en el sentido de que el mecanismo hormonal causal es una elevación de la cantidad de hormona luteinizante, ya sea que se trate de ovulación espontánea o inducida. Esto se comprueba fácilmente por experimentos en que la inyección de H.L. provoca la ovulación siempre que haya foliculas maduras, pero el mecanismo exacto parece que no es tan sencillo. Se sabe por ejemplo que la presencia de progesterona reduce las cantidades de hormona luteinizante necesaria para la ovulación. Esto se puede repetir experimentalmente aún en la gallina (Fraps, 1955) que no posee un cuerpo amarillo funcional.

Además, en aquellas especies que ovulan espontáneamente, se han encontrado fenómenos nerviosos que pueden afectar la ovulación. Marion y colaboradores (1950), encontraron que en la novilla, se podía adelantar la ovulación si se permitía la copulación con relación al tiempo de ovulación en las mismas novillas cuando no eran cubiertas. También se ha descubierto que drogas que tienen efectos sobre los nervios (atropina, dibenammina) inhiben por completo la ovulación cuando se inyectan a novillas en el principio del celo (Hansel y Trimberger, 1951). Es difícil una explicación simple de cómo se libera en las especies de ovulación inducida más cantidad de

H.L. como consecuencia del apareamiento, si hasta el momento no se han podido demostrar conexiones nerviosas sobre la hipófisis anterior. Todo hace apuntar que dentro de este complicado mecanismo está involucrada la hormona oxitocina, cuya secreción aumenta bajo estimulación sexual (Van Demark y Hays, 1952, 1953).

Ultimamente hay evidencia en favor de la existencia de una hormona de origen hipotalámico capaz de provocar la liberación de H.L. (Harris, 1961). La inyección de extractos del tallo pituitario (o eminencia media) directamente a la pituitaria de conejas en celo ha provocado la ovulación. Por el contrario la inyección de extractos de otras regiones cerebrales no tuvo efecto alguno sobre la ovulación. Con anterioridad ya se había probado que la estimulación eléctrica del hipotálamo es capaz de provocar la ovulación en la coneja.

En la gallina, el mecanismo de la ovulación es de sumo interés, ya que del perfeccionamiento del ritmo de ovulación depende el número de huevos que puede poner en un año. He aquí una especie que ovula la más cantidad de huevos que ningún mamífero, sin embargo, nunca pone sino un óvulo cada vez.

Estro o celo

Es importante distinguir el celo de la ovulación. Generalmente como se ha visto, son coincidentes, pero el mecanismo que ocasiona el celo no es el mismo que ocasiona la ovulación; para que haya ovulación debe de haber un crecimiento previo de la folicula (o foliculas según la especie) que produce la hormona que provoca el celo o el periodo de aceptación del macho. Ocurren celos sin ovulación y ovulaciones sin celo manifiesto. Estos hechos de tan fácil comprensión, sin embargo, no han sido tomados en cuenta por algunas instituciones oficiales que siguiendo el consejo de profesionales mal informados han pretendido hacer inseminación artificial con ayuda de estrógenos para provocar el celo. Es obvio que dichos celos han sido es-

tériles y que estos programas han fracasado.

El período de aceptación del macho es un fenómeno característico de todos los mamíferos que tienen ciclos estruales o menstruales, excepto los primates más superiores en que los factores psicológicos borran casi por completo la influencia hormonal sobre los períodos de deseo sexual. Se caracteriza el período de celo por mayor excitabilidad nerviosa y actividad. Animales de laboratorio, así como vacas o perras, caminan más que de costumbre durante ese período. Las vacas en celo buscan al toro o en su defecto, la compañía de alguna vaca vieja o de gran tamaño o la que hace de guía del grupo; tienen un bramido especial durante ese período que puede empezar desde el proestro. En casi todas las especies, cuando llega el período de aceptación por el macho, la hembra en celo permanece quieta ante los avances o intentos de montar del macho u otras hembras. La determinación del celo sin ayuda del macho puede ser difícil en ciertos individuos. En la inseminación artificial del cerdo se ha encontrado como un método posible para ayudar a determinar si las cerdas están en celo, el uso de sonidos emitidos por el macho y reproducidos en una cinta magnética (Signoret, et. el., 1960).

La ovulación sin muestras aparentes de celo ocurre en todas las especies pero es notable en la yegua y en la vaca. Se le denominan *calores ocultos*, o *celos silentes*. En estos casos han ocurrido todos los cambios ováricos, hasta la ovulación, sin que el animal haya mostrado manifestaciones de celo. Inclusive los machos de la misma especie no pueden descubrir la presencia de esos períodos de fecundidad, pero bajo inseminación artificial es posible obtener preñez sin que haya habido celo.

Es indiscutible que el celo es ocasionado por la hormona folicular o estrogénica. En general, durante ese período la cantidad de estrógenos circulantes o que aparecen en la orina son mayores que en ninguna otra fase del ciclo estrenal. Sin embargo, es notable que en el cobayo el estrógeno sólo no es capaz de provocar el celo y se requiere

una cantidad mínima de progesterona. En la oveja se necesita una preparación bajo progesterona antes de que el estrógeno pueda producirlo (Robinson, 1955), por lo tanto, en el primer celo de la estación de brama es "oculto" puesto que no ha habido cuerpos amarillos activos desde la estación anterior.

La relación de cantidad de estrógeno y longitud o intensidad del celo no es directa. Esto es fácil comprobarlo si se observa que en muchos quistes ováricos, en que hay aumento de la producción de estrógenos, no hay necesariamente ninfomanía o celo permanente. Experimentalmente, sin embargo se puede provocar un estado de ninfomanía en ratas y cobayas, mediante ciertas lesiones en la región del hipotálamo (Ganong, 1959).

En animales sin ovarios, la inyección de estrógenos provoca el celo con una duración normal, aunque se eleven las dosis en cantidades excesivas (de Alba, 1944).

La intensidad de las manifestaciones del celo son útiles en la cría animal porque facilitan el descubrimiento de animales que deben de ser inseminados. Lo anterior no significa que a mayor intensidad del celo haya mayor certeza de ovulación o de fertilidad (por lo menos en la vaca, Rottens-ten y Touchberry, 1957). En ciertas especies el celo se manifiesta en una duración fija, haya o no apareamiento, cerda (Boda, 1959), pero en la vaca Zebú (Anderson, 1944), en la Brahman Americana y en la Criolla Tropical, (de Alba et. al., 1961), el servicio del toro puede acortar en ocasiones la duración del celo a tal grado de que la vaca permita un solo salto.

Formación del cuerpo amarillo

Hay evidencia de que en algunas especies pequeñas y aún en la vaca la folicula de Graaf empieza a producir progesterona antes de la ovulación (Hansel y Trimmerger, 1952). También se conocen casos de formación de cuerpos amarillos sin que haya ovulación. Sin embargo el proceso normal es de transformación de las células del foliculo, de secretoras de estrógeno en se-

cretoras de progesterona, después de la ovulación. Las células que sufren esta transformación son las de la granulosa, y también las de la *theca* interna (Harrison, 1948). La cavidad folicular, después de la salida del líquido, conserva su forma y el espacio se llena gradualmente por la multiplicación de las células granulosas, que adquieren un pigmento amarillo de naturaleza lípida. En algunas especies el cuerpo amarillo alcanza el tamaño que tenía el foliculo en su desarrollo máximo; en otras, este crecimiento es sumamente rápido en los primeros tres días después de la ovulación. En la mayoría de las especies poli-estruales, la fase luteal dura poco más de la mitad del ciclo completo. En la vaca el crecimiento luteal máximo permanece hasta el día 18 después del celo en que llega a un diámetro de 20 mm., en cambio para el día 21 sólo mide 12.5 mm. (Hansel, 1959). Inmediatamente después pierden tamaño los cuerpos amarillos y siguen siendo reabsorbidos durante el período de crecimiento folicular o fase folicular del ciclo.

El mecanismo hormonal que regula el funcionamiento del cuerpo amarillo no es bien conocido. Se sabe que la hormona luteinizante ocasiona la ovulación y el inicio de la formación de este cuerpo, pero a pesar de su nombre, esta hormona no parece ser necesaria para mantener la vida del cuerpo amarillo funcional. Se ha supuesto la existencia de una hormona pituitaria que prolonga o mantiene la vida del cuerpo amarillo, quizá igual a la prolactina, si bien las gonadotropinas de origen placentario también tienen acción luteotrópica. Estos mecanismos son responsables de la prolongación de la vida del cuerpo amarillo durante la preñez, lo que parece ser indispensable al sostenimiento de la misma al menos en su etapa inicial y la pérdida del cuerpo amarillo funcional resulta en aborto, durante casi la totalidad de la preñez en la vaca, pero no así en la yegua. En la cerda el aborto se produce a los ocho días después de la castración hasta el día 50 de la gestación, pero ésta prosigue a su término normal si la

castración se efectúa del día 50 en adelante de la gestación (Denamur y Martinet, 1955). ¿Será posible esto porque el organismo ya no necesita la progesterona o porque otras estructuras pueden secretarla? La reabsorción del cuerpo amarillo de la preñez parece que sigue procedimientos diferentes a los de los cuerpos de ciclos estruales estériles. Dawson (1958) asegura que no se reabsorben del todo y que se pueden contar los números de partos que ha tenido una vaca por las huellas de *corpora albicantia* en los ovarios.

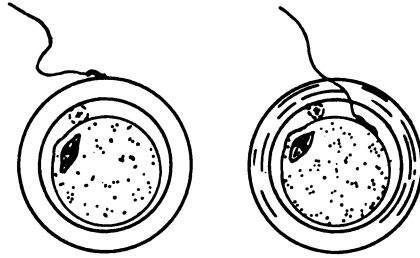
En algunas ocasiones un cuerpo amari-

llo de un ciclo estrual estéril o de la preñez, persiste funcionando en el ovario por un período mayor del normal. Esto es lo que se llama un cuerpo amarillo retenido. Un animal en estas condiciones sufre de esterilidad temporal ya que no muestra celos o si llegan a aparecer, el apareamiento es estéril. La extirpación manual, por vía rectal, del cuerpo amarillo resulta en la aparición del celo dos a siete días después, pero ese celo generalmente es estéril. En ocasiones la extirpación del cuerpo amarillo resulta en hemorragia mortal a la vaca.

Referencias

- ALLEN, E. F., HISAW, L. y GARDNER, W. U. 1939. The endocrine functions of the ovaries. En: Allen, E., ed. Sex and internal secretions. Baltimore, Williams and Wilkins. cap. 8.
- ANDERSEN, A. C. y WOOTEN, E. 1959. The estrous cycle of the dog. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T. eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 11.
- ANDERSON, J. 1944. The periodicity and duration of oestrus in zebu and grade cattle. J. Agric. Sci. 34:57.
- ASDELL, S. A. 1946. Patterns of mammalian reproduction. Ithaca, N. Y., Comstock.
- _____ de ALBA, J. y ROBERTS J. S., 1945. The levels of ovarian hormones required to induce heat and other reactions in the ovariectomized cow. J. Anim. Sci. 4:277.
- AUSTIN, C. F. 1959. Fertilization and development of the egg. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 12.
- BLOCK, E. 1953. A quantitative morphological investigation of the follicular system in newborn female infants. Acta Anat. 17:201.
- BODA, J. M. 1959. The estrous cycle of the sow. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press v. I, cap. 10.
- BRAMBELL, F. W. R. 1956. Ovarian changes. En: Marshall, F. H. A. Physiology of reproduction. London, Longmans. v. I, parte 1, cap. 5.
- COLE, H. H. 1930. A study of the mucosa of the genital tract of the cow, with special reference to the cyclic changes. Amer. J. Anat. 46:261.
- DAWSON, F. L. M. 1958. Observations on the *corpora albicantia* in the ovaries of normal and infertile dairy cows. J. Agr. Sci. 50:322.
- DE ALBA, J. 1944. The response of ovariectomized heifers to injections of estrogen and progesterone. Ph. D. thesis. Ithaca, New York, Cornell University.
- _____ VILLA CORTA, E., y ULLOA G. 1961. Influence of natural service on length of oestrus in the cow. Animal Prod. 3:327.
- DENAMUR, R. y MARTINET, J. 1955. Effects de l'ovariectomie chez la brebis pendent la gestation. C. R. Soc. Biol., Paris 140:2105.
- DU MESNIL DU BOVISSON F., y DAUZIER, L. 1957. Influence de l'ovariectomie chez la Trouie pendent la gestation. C. R. Soc. Biol. Paris 151:311.
- EMMENS, C. W. 1959. Role of gonadal hormones in reproductive processes. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T. eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 4.
- FRAPS, R. M. 1955. Egg production and fertility in poultry. En: Hammond, J. Progress in the physiology of farm animals. London, Butterworths. v. II, cap. 15.
- GANONG, W. F. 1959. Role of the nervous system in reproductive processes. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. Reproduction in domestic animals. New York, Academic Press. v. I, cap. 6.
- GRAHAM, E. F. y DRACY, A. E. 1953. The effect of relaxin and mechanical dilation on the bovine cervix. J. Dairy Sci. 36:772.
- HALL, J. G., BRANTON, C. y STONE, E. J. 1959. Intensity of estrus in dairy cattle. J. Dairy Sci. 42:395. (Abstract).

- HANSEL, W. 1959. The estrous cycle of the cow. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. I, cap. 7.
- _____, y TRIMBERGER, G. W. 1951. Atropine blockage of ovulation in the cow and its possible significance. *J. Anim. Sci.* 10:719.
- _____, y TRIMBERGER, G. W. 1952. The effect of progesterone on ovulation time in dairy heifers. *J. Dairy Sci.* 35:65.
- HARRIS, G. W. 1961. The pituitary stalk and ovulation. En: Villee, C. A., ed. *Control of ovulation; proceedings of the Conference held at Endicott House, Dedham, Mass. 1960*. New York, Pergamon. pp. 56-74.
- HARRISON, R. J. 1948. The development and fate of the corpus luteum in the vertebrate series. *Biol. Rev.* 23:296.
- HENRICSON, B. y RAJAKOSKI, E. 1959. Studies of oocytogenesis in cattle. *Cornell Vet.* 49:494.
- LUTWAK—MANN, C. 1954. Note on the chemical composition of bovine follicular fluid. *J. Agric. Sci.* 44:477.
- MCDONALD, L. E., y SAMPSON, J. 1957. Intra-peritoneal insemination of the heifer. *Proc. Soc. Exp. Biol., N. Y.* 95:815.
- MARION, G. B., SMITH, V. R., WILEY, T. E., y BARRET, G. R. 1950. The effect of sterile copulation on time of ovulation in dairy heifers. *J. Dairy Sci.* 33:885.
- NALBANDOV, A. V. 1958. *Reproductive physiology; comparative reproductive physiology of domestic animals, laboratory animals and man*. San Francisco, Freeman.
- NOYES, R. W. 1960. The capacitation of spermatozoa. *J. Dairy Sci. Suppl.* 43:68.
- ROBINSON, T. J. 1955. Quantitative studies on the hormonal induction of oestrus in spayed ewes. *J. Endocrin.* 12:163.
- ROTTENSTEN, K. y TOUCHBERRY, R. W. 1957. Observations of the degree of expression of estrus in cattle. *J. Dairy Sci.* 40:1457.
- SAN MARTIN, M. 1960. Actividad mitogénica y estados precoces de la oogénesis en el ovario de alpacas. *Lima. Rev. Fac. Med. Vet.* 15:8.
- _____, COPAIRA, M., ZUNIAGA, J., RODRIGUEZ, R., BUSTINEA, G., y ACOSTA, L. 1962. The alpaca, *Lama glama pacos*, another species of coital induced ovulation. *J. Endocrin.* (En prensa).
- SIGNORET, J. P., du MESNIL du BOVISSON, F., y BUSNEL, R. G. 1960. Role d'un signal acoustique de verrat dans le comportement réactionnel de la truie en oestrus. *C. R. Acad. Bordeaux* 250:1355.
- SORENSEN, A. M., HANSEL, W., HOUGH, W. H., ARMSTRONG, D. T., McENTEE, K., y BRATTON, R. W. 1959. Influence of underfeeding and overfeeding on growth and development of Holstein heifers. *Cornell Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 936.
- VAN DEMARK, N. L. y HAYS, R. L. 1952. Uterine motility responses to mating. *Amer. J. Physiol.* 70:518.
- _____, y HAYS, R. L. 1953. Motility patterns in the female reproductive tract. *Iowa Sta. Coll. J. Sci.* 28:107.
- WELLS, L. J. 1959. Anatomy of female reproductive organs. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York: Academic Press. v. I, cap. 1.
- _____. *Sta. Coll. J. Sci.* 28:107.
- ZUCKERMANN, S. 1951. The number of oocytes in the mature ovary. *Recent Progr. Hormone Res.* 6:63.



Fertilización, gestación y parto

El complicado mecanismo que se requiere para la producción de espermatozoides en el macho y de óvulos en la hembra culmina con la unión de los gametos producidos por los dos sexos. Sin embargo, desde el punto de vista de la explotación animal esto no representa sino una promesa potencial a la producción. Entre este potencial y el nacimiento del nuevo individuo, media el mecanismo del desarrollo uterino del feto y el parto. El conocimiento de lo que sucede en ese intervalo es muy importante para tratar de dar la atención necesaria a los animales en explotación con el fin de lograr el mayor número de nacimientos por apareamiento.

Después de la fertilización, el óvulo se transforma en un embrión y finalmente en un feto. No existe una demarcación exacta sobre el momento preciso en que se deben usar estas denominaciones. Generalmente se le sigue llamando óvulo (u óvulo fecundado) después de la fertilización, y hasta el momento en que se disuelve la zona pellúcida. Esto ocurre en el octavo a décimo día en la vaca. En este período el óvulo se nutre del material vitelino, de secreciones de los tubos de Falopio y finalmente de leche uterina. En dicha etapa el óvulo

viaja del infundíbulo a través de los tubos de Falopio y termina flotando en la cavidad del útero.

En seguida sobreviene el período denominado del embrión. En éste se diferencian los tejidos y órganos y se forman los tejidos placentarios; termina cuando la placenta asume por completo las funciones nutritivas del nuevo ser, etapa en la cual se denomina feto. En el bovino este período empieza alrededor de los 50 días después de la fecundación y se prolonga hasta el momento del parto.

La reunión de espermatozoides y óvulos

La inseminación natural o artificial no coloca a los espermatozoides en íntimo contacto con el gameto femenino, sino que media la distancia del largo del útero y de los tubos de Falopio (más el cuello de la matriz en algunos animales) la cual debe de ser salvada sin que intervenga la voluntad de los animales padres.

Por mucho tiempo se creyó que el transporte intrauterino y tubular de los espermatozoides era efectuado por la motilidad de ellos mismos, pero los hechos descubiertos han probado lo contrario. En primer lu-

gar, en hembras en calor los espermatozoides muertos o vivos (Van Demark y Mueller, 1951) son transportados con la misma rapidez. Además se ha probado con materiales radio opacos que en la vaca en celo dichos materiales son transportados rápidamente por contracciones uterinas de los tubos hacia los ovarios. Cuando se inyecta oxitocina, el fluido inerte entra a los tubos en 2½ minutos después de ser colocado en el útero (Rowson, 1955). Es obvio que esa rapidez de transporte a través de los 25 a 30 centímetros de largo del útero y tubos de Falopio en la vaca, no la pueden efectuar los espermatozoides bajo su propia motilidad ya que se ha calculado en 4.23 mm. por minuto (Baker et al., 1957). En el animal en celo y en especial bajo el estímulo del coito las contracciones uterinas y las de la musculatura de los tubos de Falopio son estimuladas por la oxitocina (Van Demark y Hays, 1952). El resultado es que los espermatozoides llegan al final ovárico de los tubos de Falopio unos cuantos minutos después de la inseminación.

En la mayoría de las especies, los espermatozoides llegan antes de que ocurra la ovulación, muy en particular en la vaca que no ovula hasta después de terminado el celo. Este período de permanencia de los espermatozoides en contacto con las secreciones femeninas parece ser importante para dotarlos de capacidad para penetrar el óvulo (Noyes, 1960). La permanencia del óvulo en el ampulla de los tubos de Falopio facilita su reunión con los espermatozoides. Es indudable que en la localización del óvulo en esta pequeña área, la motilidad del espermatozoide debe tener importancia. Sin embargo, hay alguna evidencia de que fuerzas físicas o químicas de atracción puedan jugar un papel, aglutinando los espermatozoides alrededor del óvulo (Bishop y Tyler, 1956).

Penetración del espermatozoide en el óvulo

Inmediatamente después de la ovulación, el óvulo en muchas especies se encuentra

rodeado de células foliculares (el *cumulus oophorus*). Se sabe que estas células están adheridas unas a otras por medio de una mucoproteína llamada ácido hyalurónico. Es importante el descubrimiento de que los espermatozoides poseen una enzima (hyaluronidasa) que disuelve esa mucoproteína. Sin embargo algunas observaciones indican que las células no se dispersan sino que el espermatozoide penetra en forma individual entre ellas hasta hacer contacto con la zona pellucida (Austin, 1959). En este momento, la capacitación del espermatozoide termina con la pérdida del acrosoma (Austin y Bishop, 1958). Quizás la presencia de una lisina en la punta del espermatozoide (*perforatorium*) permite a éste penetrar a través de la zona pellucida. Sin embargo dicha lisina no ha sido identificada. En ratas, se sabe que el *perforatorium* persiste después de la pérdida del acrosoma.

A estas alturas se presenta un problema biológico de suma importancia: ¿Cómo se evita la entrada de otros espermatozoides después de la penetración del primero? Es cierto que en el área de fertilización existen pocos espermatozoides con relación al gran número depositado en la inseminación. En muchos óvulos fecundados se observa un buen número de espermatozoides haciendo contacto con la zona pellucida, pero no pasan a través de ella. En el conejo se ha observado que después de que uno de ellos ha entrado a la sustancia vitelina, el resto se queda en el espacio perivitelino. Estos hechos hacen pensar que inmediatamente después de la penetración del primer espermatozoide hay un cambio químico en la constitución de la zona pellucida y en la membrana vitelina, capaz de evitar la penetración de otros espermatozoides; sin embargo esta reacción no puede ser instantánea. La entrada ocasional de más de un espermatozoide, (*polyespermia*) es una verdadera fertilización, pero los embríos resultantes perecen antes de llegar al estado de 16 células (Austin y Braden, 1953).

En la mayoría de los animales observados, el primer espermatozoide pasa al interior de la sustancia vitelina con todo y cola o parte de ella. Esto es de importan-

cia recordarlo desde el punto de vista de posible herencia extracromosómica. En la cola está el único material citoplásmico de origen masculino, mientras que en el óvulo, el material citoplásmico (*vitellus*) es abundante.

La penetración del espermatozoide en el citoplasma vitelino parece estar ayudado por una reacción de la propia membrana vitelina después de que ha entrado en contacto con el espermatozoide. El resultado es que el *vitellus* rodea al espermatozoide y lo introduce al citoplasma. Después del proceso anterior prosigue la segunda división meiótica (ver Fig. 14) y mientras tanto, el espermatozoide permanece inactivo, ya dentro del citoplasma del óvulo. En el perro se ha comprobado que la penetración del espermatozoide ocurre antes de la primera división meiótica, y por lo tanto el espermatozoide permanece quieto mientras el óvulo completa su maduración, y se expulsan el primero y segundo cuerpos polares.

Activación del óvulo y partenogénesis

La entrada del espermatozoide en el citoplasma del óvulo ejerce una influencia activadora sobre éste. No se sabe exactamente cuál estructura específica del espermatozoide o qué sustancia química es responsable de este cambio en el citoplasma del óvulo, pero la reacción es específica para la formación del pronúcleo y la iniciación de la multiplicación celular. Esta activación puede ser evocada por agentes ajenos al espermatozoide, tales como calor, frío, ácidos y aún espontáneamente. Entonces puede ocurrir la multiplicación celular sin la participación del espermatozoide, la cual recibe el nombre de *Partenogénesis*. Este proceso es desde luego perfectamente normal en los invertebrados. Ocurre en el desarrollo de huevos no fertilizados en los insectos (abejas) que resultan en machos haploides, mientras que las hembras son diploides. También puede ocurrir la partenogénesis antes de la expulsión del segundo cuerpo polar y el individuo resultante tiene el número diploide de cromosomas,

y es una especie de gemelo de la madre, con dotación cromosómica idéntica a ésta.

En los mamíferos los casos de multiplicación celular del óvulo sin fertilización no pasan de unas cuantas células que se dividen en forma anormal. Sin embargo la posibilidad del nacimiento de un individuo partenogenético aunque remota, no es del todo inadmisibles. En el conejo ha sido comprobado este fenómeno (Pincus, 1939). Incluso, se ha creído descubrir un ser humano partenogenético (Balfour Lynn 1956, citado por Austin, 1959). En Beltsville, Md. E.E. U.U. se ha trabajado activamente en la obtención de pollos y pavos partenogenéticos (Poole y Olsen, 1957). Todos los individuos que llegaron a nacer fueron machos, lo cual hace suponer que el nuevo ser se originó después de la expulsión del primer cuerpo polar. Algunas líneas o variedades de pavos o pollos tenían mayor tendencia a la partenogénesis que otras. Algunos virus patógenos incitaban a un mayor grado de partenogénesis (Olsen, 1961).

Unión de las dos entidades cromosómicas

Después de penetrar en el *vitellus*, el espermatozoide pierde sus características de célula independiente y se convierte en el pronúcleo masculino. Esto sucede al mismo tiempo que el óvulo pierde su segundo cuerpo polar y los cromosomas femeninos que quedan dentro del *vitellus* se convierten en el pronúcleo femenino. El siguiente cambio es esencialmente de aumento de tamaño de ambos pronúcleos. Durante este período, todavía es visible la cola en el citoplasma, del espermatozoide, aparentemente sin ninguna función. También es notable la aparición de numerosos nucleolos que se adhieren a la nueva membrana nuclear de los pronúcleos. El mecanismo director de la formación de ambos pronúcleos es único, puesto que en casos en que experimentalmente se ha detenido la formación de uno de ellos, el otro también se detiene, (Austin y Walton, 1960).

En su estado de máximo desarrollo, los pronúcleos masculino y femenino, con sus

nucleolos acompañantes, entran en contacto debido a su aumento de tamaño, sin que haya aumentado el espacio total permitido por la zona pellucida que aún persiste. En esta etapa desaparece la membrana de los pronúcleos y los nucleolos se unen y se reduce su número. Es entonces que se empieza a discernir el material cromosómico. Los grupos cromosómicos originarios de los dos pronúcleos se unen y se inicia la profase de la primera división mitótica del nuevo ser. Este proceso de unión de los dos materiales cromosómicos se denomina *singamia*. Al dividirse por primera vez después de la *singamia*, las dos células resultantes ya poseen una dotación exactamente igual de cromosomas de origen ovular y espermatozoico. En realidad ya no constituyen un óvulo sino un embrión primitivo o *zigote*, pero muchos autores les siguen denominando óvulo, sobre todo mientras la multiplicación celular continúa dentro de la cámara de la zona pellucida.

El tiempo requerido desde la inseminación hasta la producción del estado embrional de dos células ha sido calculado en 21 a 24 horas para el conejo (Pincus, 1939) y las estimaciones en ratas y ratones han variado de 15 a 30 horas (ver Austin y Walton, 1960).

Mucho se ha especulado sobre la función de los pronúcleos y los nucleolos en la *singamia*. ¿por qué una vez penetrado el espermatozoide y desprovisto de su cola no pueden organizarse los cromosomas y unirse de inmediato sino que deben de formarse los pronúcleos y los nucleolos que posteriormente vuelven a reducirse y aún aparentan desaparecer? Debido a que el material hereditario se compone de ácido desoxiribonucleico, y éste no se ha demostrado en el citoplasma del vitelo, se cree que en la formación del pronúcleo y los nucleolos se inicia la síntesis de este compuesto.

Segmentación: formación de la mórula

Se comprende por segmentación a la multiplicación progresiva de las células del zi-

gote, pero sin aumento de masa citoplásmica. Es decir, se trata de la subdivisión de la masa citoplásmica original del *vitelus*. (Este concepto no es aplicable sino a los embríos de mamíferos, pues es obvio que en las aves todo el embrión se desarrolla sin que se agregue nueva masa citoplásmica). Se puede también pensar que la segmentación comprende una serie de divisiones celulares dentro de la cámara delimitada por la zona pellucida en que el tamaño de las células resultantes se va haciendo cada vez más pequeño, hasta llegar al tamaño normal de las células somáticas del individuo.

Las dos células resultantes de la primera segmentación (blastómeros) pueden ser desiguales, y la más grande de ellas puede estar lista para una nueva segmentación antes que su compañera. Esto da origen a embríos de tres células en un momento dado, pero pronto se segmenta la otra y aparece el estado de cuatro células, y de una nueva segmentación casi simultánea de las cuatro resulta el estado de ocho células. Todo esto sucede sin aparente contacto del cigote en segmentación con el medio materno, ya que todavía no ha desaparecido la zona pellucida. Así prosigue la segmentación hasta el estado de treinta y dos células, no necesariamente todas de idéntico tamaño, pero formando una masa compacta a manera de una frambuesa o mora (estado de *mórula*). En este estado o inmediatamente después, el embrión ha venido descendiendo por el tubo de Falopio y llega al útero. Quizás durante este estado el embrión ha recibido nutrición de las secreciones del tubo de Falopio, pero esto parece dudoso, ya que no ha habido aumento de la masa total del embrión durante la segmentación.

Formación del blastocisto e iniciación de la diferenciación celular

La mórula continúa su multiplicación en progresión geométrica, mientras que la zona pellucida se empieza a disolver (por mecanismos desconocidos) y la masa total del

embrión empieza a aumentar de volumen. Las células se arreglan en una capa redondeada (el *blastocisto*) con un centro hueco lleno de líquido: el *blastócelo*.

Inmediatamente después sobreviene la primera diferenciación de células (como a los ocho días después de la inseminación, en ovejas) con la aparición de una masa de células en un polo del interior de la esfera. Esta masa interior va a constituir los tejidos embrionarios, mientras que la esfera, principalmente la zona opuesta al polo donde se formó la masa embrionaria, se desarrollará en células de la placenta. Estas células antecedentes de la placenta reciben el nombre de *Tropoblasto*.

Es interesante especular de qué punto en adelante las células segmentadas dejan de ser idénticas. Parece que la capacidad para formar tejido placentario o embrionario ya está definida en los miembros del grupo de cuatro células, pues éstas ya poseen características químicas diferentes (Dalcq, 1955). Sin embargo hay evidencia de que destruyendo uno de los blastómeros del estado de dos células, el otro es capaz de desarrollar un ser completo. En ratas, y en conejos se han producido fetos normales de un blastómero vivo después de haber destruido tres de un estado de cuatro células.

Implantación y desarrollo placentario

El embrión que se ha descrito se encuentra ahora localizado en el útero y posee un tejido propiamente embrionario que se sigue multiplicando y una delgada y delicada bolsa que también aumenta de tamaño; está libre de conexiones celulares con el tejido materno, y absorbe alimentos de las secreciones uterinas. La transmisión de estos alimentos de célula a célula adyacente resulta muy ineficiente. Por lo tanto, el embrión tiene dos problemas: uno, el de canalizar la absorción de la leche uterina y otro, el de adherirse permanentemente al útero para hacer contacto con la sangre materna. Los dos pasos son necesarios puesto que la formación de la

placenta y de la circulación placentaria es un proceso complicado y lento. Mientras esto ocurre el embrión debe de subsistir de secreciones uterinas.

La estructura que canaliza las secreciones uterinas recibe el nombre de *vesícula umbilical*. Es una bolsa de funciones vasculares y nutritivas limitadas al período de formación de la placenta. Cuando ésta empieza a funcionar la vesícula umbilical se reduce y en muchas especies desaparece por completo antes del nacimiento.

La implantación de los embriones en especies multíparas presenta un problema teórico interesante. Los lugares de implantación no son escogidos al azar, sino espaciados equidistantemente a través del útero. Es más, casi siempre un ovario tiene más ovulaciones que el otro. Sin embargo, el número de fetos es idéntico en cada cuerno del útero, en cerdas, perras y ratas. Se ha dicho que una vez implantado el primer embrión se establece una zona adyacente en que no puede establecerse otro. Sin embargo en el mismo animal varía esta separación cuando se trata de un parto de cuatro que cuando se trata de ocho cachorros o lechones. Permanece pues como un interesante misterio de la naturaleza averiguar cómo sabe el útero al implantarse el primer embrión, cuántos van a ser en total, los espacios requeridos.

La implantación ocurre cuando el embrión se fija en un lugar determinado del útero. Esto ocurre en la vaca, cerda y oveja alrededor de once días después de la inseminación, pero en la yegua es mucho más tardada. En los primates superiores la implantación es un proceso más complicado por el cual el blastocisto penetra en el epitelio uterino, el cual crece alrededor del embrión estando éste completamente enterrado en la pared uterina. En la mayoría de los animales domésticos el tropoblasto continúa creciendo relativamente libre en el lumen del útero y establece contacto con la pared uterina en un área cada vez mayor.

A medida que crece el embrión, su alimentación por absorción de productos uterinos, aún con ayuda de la vesícula umbilical, se hace inadecuada. Se inicia ahora

el período fetal. El contacto que ha hecho el tropoblasto con la pared del útero, acerca a esta estructura a la circulación materna. Este tropoblasto no tiene vascularización con el interior del feto. En el feto más desarrollado, el tropoblasto recibe el nombre de *corión*. Más internamente que el corión se forma una capa placentaria que posee tejido circulatorio y conexión directa con el cordón umbilical; esta placenta vascular recibe el nombre de *alantois*. Finalmente, el desarrollo del feto requiere de un medio completamente uniforme, libre de presiones y obstáculos que pudieran deformar las delicadas estructuras en formación. En otras palabras, se requiere que el feto flote en un medio líquido. Esto se logra mediante una tercera capa placentaria, el *amnios* que va en el interior del *alantois*. El *amnios* no es vascular, pero a manera de globo encierra al feto junto con un líquido, llamado *amniótico*. (ver Figs. 15 y 16).

En el bovino se ha estudiado en detalle el proceso del desarrollo de las capas placentarias y se cree que la nutrición a través de los cotiledones se establece a los 35 días después de la fertilización. (Melton, Berry y Butler, 1951).

La estructura general de las placentas, presenta muchas variaciones en distintos animales. En mayor o menor grado una capa y la otra están unidas, dando origen a estructuras llamadas *allato-corión*, o *allantoamnios*. Estas variaciones de estructura y de forma en que se efectúa el contacto con la circulación materna han ocasionado diferentes clasificaciones de las placentas de los mamíferos.

Los tipos de placentas

Un estudio muy extenso sobre tipos placentarios sería demasiado académico para encajar en un texto de cría animal. Sin embargo una presentación somera es de interés práctico, pues en este tópico se encuentran explicaciones de algunos fenómenos y dificultades de cría como las siguientes: ¿Por qué causa problemas en los vacunos y también en la oveja y en la cabra, la existencia de placentas retenidas, mientras que esto no sucede nunca en yeguas y cerdas? ¿Por qué es tan diferente el aborto de una yegua al de una vaca? En la vaca el aborto casi siempre va acompañado de serios problemas de expulsión tardía de las placentas, infecciones, metritis, y en la yegua el feto sale junto con

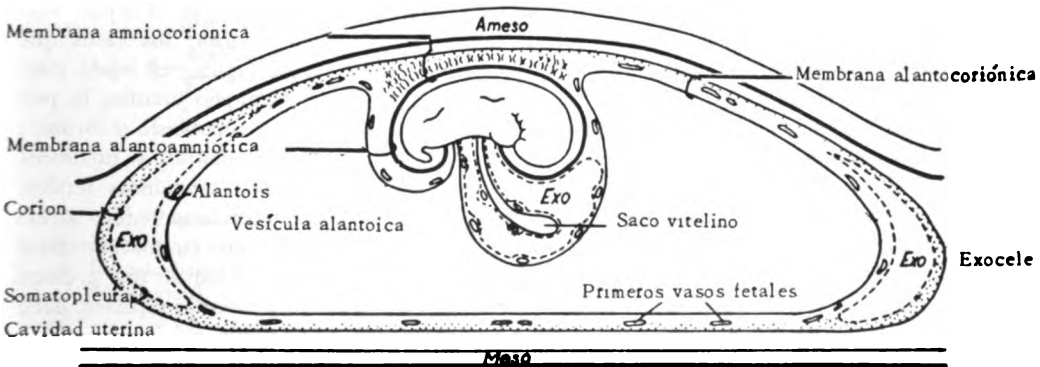


Fig. 15. Corte longitudinal de un embrión de lechón mostrando la temprana formación de tejidos placentarios antes de la implantación. (Dibujo basado en original de Mossman, 1937. Cortesía de Cornege Institution of Washington).

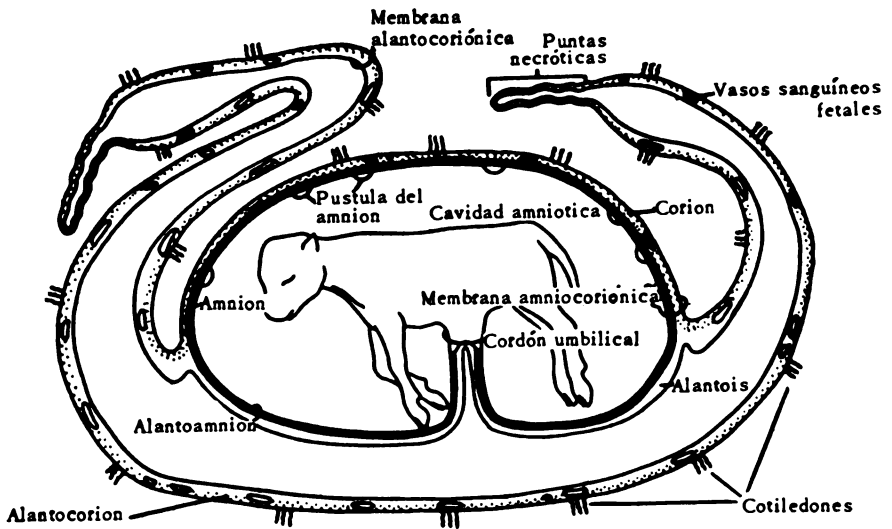


Fig. 16. Dibujo esquemático de un corte longitudinal de un feto de rumiante, mostrando la posición de las membranas fetales, especialmente la fusión del amnion y el corion. (De Harvey, 1959. Cortesía de Academic Press).

sus envolturas placentarias y éstas parecen haberse desprendido del útero como quien saca una esfera más pequeña de una más grande, sin desgarraduras, y casi sin pérdida de sangre. Por otra parte, el aborto y aún el parto normal en la mujer va acompañado de hemorragias que algunas veces llegan a ser mortales. Un conocimiento aún ligero de los tipos de placenta explica estas grandes diferencias.

Las placentas más sencillas se denominan *difusas* (cerdo, caballo) y se caracterizan por una membrana alantoica dispersa por todo el interior del corion sin estructuras muy especializadas. En los ruminantes (vaca, oveja, cabra) lo más notable es que el *allantois* forma unas carúnculas a través de las cuales pasa la circulación fetal hacia el lado materno. Estas estructuras especializadas son los cotiledones, y la placenta se llama *cotiledonaria*. En los carnívoros en la envoltura placentaria se distingue una zona circular aproximadamente en la mitad de la masa fetal en forma de cinturón en el cual se establece contacto íntimo con el tejido uterino. Esta placenta se llama *zonaria*. En los primates en que el contacto es más in-

timo, la placenta es *decidual*. Se desprende una parte uterina con el parto y por ende existe el mayor peligro de hemorragia, puesto que la zona de contacto está restringida a un gran disco donde llega la circulación fetal, esta placenta se llama *discoide*.

Una clasificación más funcional se basa en el número de tejidos que separan a la sangre fetal de la sangre materna. El total de barreras o tejidos que median entre una sangre y otra es originalmente de seis en todos los animales. Estas son el tejido vascular de la madre, es decir, los vasos que encierran a la sangre capilar; el tejido conjuntivo del útero; el epitelio uterino; la primera capa placentaria (troblasto o corion); el tejido conjuntivo del *alantois* y finalmente el tejido de los vasos sanguíneos fetales. El número de estas barreras se reduce al establecerse la preñez con circulación fetal completa. De la desaparición de una a cinco de estas barreras, en diferentes especies, nace la clasificación de placentas del Cuadro N° 6. A pesar de que en la placenta cotiledonaria solo el epitelio materno desaparece, la estructura de las zonas de contacto o cotiledones, es tan complicada, como se puede ver en la Fig. 17. Cuando no hay un perfecto

relajamiento entre las dos estructuras conjuntas, materna y fetal y el desenlace es muy difícil. En los marsupiales, las placentas no se expulsan fuera del útero, y son reabsorbidas por éste.

Nótese que aún en las placentas donde el contacto fetal y materno llega a una máxima intimidad, persiste por lo menos una pared endotelial de separación, de tal manera que no hay paso de ningún cuerpo formado entre la madre y el feto y ni aún los glóbulos rojos pueden penetrar. Por lo tanto, todos los cuerpos formados de la sangre son elaborados por el feto mismo, derivando solo las materias primas de la secreción uterina o de sustancias en solución o suspensión en la circulación materna.

Nutrición del feto

Del estudio anterior se desprende que la nutrición del feto depende de fenómenos de permeabilidad y de osmosis para derivar su alimentación.

El intercambio de materiales alimenticios se efectúa a través de la red vascular del útero en sus puntos de más íntimo contacto con la red vascular de la placenta fetal. Para explicar la transferencia de sustancias nutritivas Hammond (1944), propuso la teoría de prioridades de los tejidos sobre los nutrimentos de la circulación. Según esta teoría los tejidos con mayor actividad metabólica tienen primacía en su capacidad para extraer nutrimentos del torrente circulatorio.

El feto forma sus propios glóbulos rojos y estos tienen mayor afinidad para el oxígeno

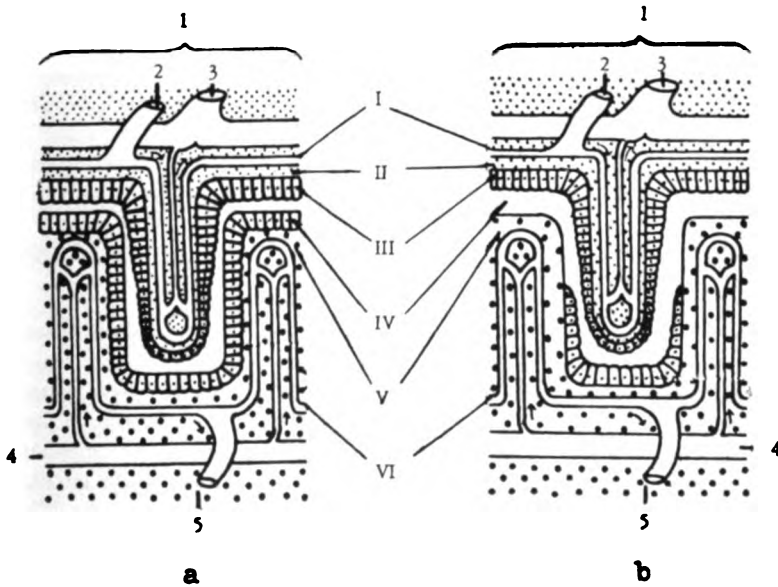


Fig. 17. Esquema de la apariencia microscópica de las barreras placentarias. Izquierda, tipo epiteliocorial. Derecha, tipo syndesmocorial. Los números romanos indican la posición relativa de las seis barreras (Basado en un dibujo de Mossman, 1937. Cortesía de Carnegie Institution of Washington).

- 1.—Vaso alantoico.
- 2.—Arteria fetal.
- 3.—Vena fetal.
- Barreras fetales del alantocorion.
- 4.—Arteria uterina.
- 5.—Vena uterina.
- 1.—Endotelio del capilar fetal.

- II.—Tejido conjuntivo del corion.
- III.—Tejido epitelial placentario. (Tropoblasto).
- Barreras fetales del útero
- IV.—Endometrio, parcialmente destruido en (b).
- V.—Tejido conjuntivo uterino.
- VI.—Endotelio de capilares uterinos.

CUADRO No. 6

Clasificación de los tipos placentarios de los mamíferos.
(Según revisión de Amoroso, 1952)

Denominación según Grosser	Número de tejidos que separan la sangre fetal de la sangre materna. Presente=+ Ausente=-						Clasificación por forma general	Ejemplos
	Tejidos uterinos			Tejidos fetales				
	Endotelio	Conjuntivo	Epitelio	Epitelio (Tropoblasto)	Conjuntivo	Endotelio		
Epiteliocorial	+	+	+	+	+	+	Difusa	Cerdo Caballo Cetáceos
Sindesmocorial	+	+	-	+	+	+	Cotiledonaria	Rumiantes
Endoteliocorial	+	-	-	+	+	+	Zonaria o discoide	Carnívoros
Hemocorial	-	-	-	+	+	+	Discoide o Zonaria	Hombre Primates Insectívoro Roedores Inferiores
Hemoendotelial	-	-	-	-	-	+	Discoide o Esferoide	Cobayo Conejo

que los glóbulos rojos maternos; en esta forma los capilares fetales son capaces de oxigenar sus glóbulos rojos al entrar en contacto con los capilares maternos pero con membranas permeables intermedias, en mayor o menor número según el tipo de placenta de que se trate. La prioridad de los tejidos fetales sobre los tejidos maternos es absoluta en el caso de la grasa, el músculo y el hueso. Por lo tanto, la madre puede en condiciones de carencias nutritivas transferir grasa, proteína y minerales de sus propios tejidos a los del feto, pero el tejido nervioso tiene prioridad sobre todos los demás tanto en la madre como en el feto. En casos de mala nutrición durante la gestación, este tejido sería el último en sufrir en la madre y solo padecería ante la prioridad del propio tejido nervioso del feto.

Los hidratos de carbono presentan una situación peculiar. La concentración de azúcares es mayor en la sangre materna que en la sangre fetal. Sin embargo se ha comprobado que si bien el azúcar circulante en la madre es glucosa, el de la circulación fetal es principalmente fructosa. La placenta es aparentemente permeable a la glucosa pero impermeable a la fructosa. De tal manera que el azúcar una vez adquirida por el feto y transformada en fructosa no puede volver a la circulación materna.

Los ácidos grasos también atraviesan la barrera placentaria con facilidad, pero la forma exacta en que se efectúa este paso, es desconocida. Los triglicéridos (grasas neutras) probablemente no pueden atravesar la placenta y se desconoce si estas grasas pueden ser hidrolizadas por ella para obtener

los ácidos grasos, o si éstos deben de venir ya hidrolizados. Las vitaminas solubles en grasa (A,E) tienen dificultad en atravesar la barrera placentaria. No así las solubles en agua.

Las proteínas complejas también tienen dificultad en atravesar la placenta, pero no así los ácidos aminados. Por lo tanto, las globulinas inmunes solo llegan al feto en cantidades mínimas antes del nacimiento y la inmunidad de la madre a ciertas enfermedades no la adquiere el nuevo ser hasta que obtiene estas globulinas por vía bucal, en el calostro.

El feto no solo tiene problemas de nutrición, sino como todo organismo vivo tiene productos de excreción que desechar. La concentración de urea es siempre igual en la sangre materna y en la fetal. Por lo tanto, la excreción de urea del feto se efectúa a través de la placenta y de ahí al riñón materno. Los organismos causantes de enfermedades generalmente no atraviesan la placenta con excepción de los virus. En algunas enfermedades bacteriales, después de que el agente patógeno ha destruido parte de la placenta, puede ganar acceso al feto. (Ver Hugget y Hammond, 1952).

Endocrinología de la preñez

El endurecimiento de la secreción cervical en la vaca, el crecimiento del endometrio y de las glándulas uterinas, así como la supresión del estro, son funciones correctamente atribuibles a la progesterona, pero ya se ha visto que en algunas especies, la expulsión de los cuerpos amarillos o la castración cuando está avanzada la preñez no ocasiona aborto. Sin embargo la recuperación de progesterona en la sangre, orina, o de la placenta de animales preñados, no rinde cantidades apreciables de progesterona. Un estudio en ovejas resultó en una cantidad de progestina en la sangre no mayor del doble de la encontrada en la fase luteal del ciclo estrual (Neher y Zarrow, 1954).

En las mismas ovejas se demuestra la existencia de progesterona de origen placentario, por el hecho de que el nivel sanguíneo de la hormona no se altera después de la cas-

tración y no hay aborto. Inmediatamente después del parto desciende a cero el nivel de progesterona.

La función de la progesterona en el sostenimiento de la gravidez, se prueba sin lugar a duda, por experimentos en que la inyección de progesterona prolonga la duración de la preñez. En la orina de la mujer embarazada no se encuentra progesterona del todo.

Las cantidades demostrables de estrógenos durante la preñez, son sumamente elevadas. En la vaca llegan a encontrarse seis mil unidades rata en la orina (expulsadas en 24 horas) al acercarse el parto. Durante el celo por el contrario las cantidades son tan pequeñas que es difícil demostrarlas. En la yegua son comunes títulos de diez mil a treinta mil unidades a los 250 días de la preñez (Cole y Saunders, 1935); la orina de la mujer tiene cantidades todavía mayores (Newton, 1939). ¿Qué papel juegan estas grandes cantidades de estrógeno? ¿Se encuentran en la orina porque le estorban al embarazo y deben ser eliminadas, o se encuentran ahí como consecuencia de su utilización en algún tejido? Los estrógenos son inhibidores de la función gonadotrófica de la pituitaria y durante la preñez no hace falta estimular a los ovarios a una nueva actividad. Si no se requieren las gonadotropinas, ¿por qué precisamente las especies que más excretan estrógenos (humano y caballar) son las mismas que también tienen en su orina o en su sangre grandes cantidades de hormonas gonadotróficas?

En la yegua hay evidencia de que estas hormonas son activas y provocan crecimiento ovular y aun ovulación cuando está preñada; ella necesita del cuerpo amarillo de la preñez porque el ovario adquiere nuevos cuerpos amarillos después de esta estimulación. Aún en la vaca o la oveja, que operan con niveles hormonales mucho más bajos que los de la yegua, la inactivación ovárica no es 100 por ciento efectiva después del embarazo, y ocurren celos durante la gestación (Williams et. al, 1956, Rahlmann y Mead, 1958). Sin embargo este es un fenómeno ovárico y no la consecuencia normal del aumento de estrógenos durante la preñez.

Es curioso, que las gonadotropinas de la gestación, (orina de la mujer o leche de

yegua) han sido estudiadas en forma exhaustiva en sus efectos sobre otras especies, pero se sabe muy poco sobre el papel que juegan en los individuos que las producen.

Las hormonas cuyo tenor aumenta grandemente durante la gestación parecen ser producidas por la placenta (ver revisión de Newton, 1939) pero no es fácil demostrar exactamente qué parte de la placenta las produce. Sin embargo se cree que las gonadotropinas del embarazo humano provienen del corión y las de la yegua del endometrio materno (cúspides del endometrio por lo que en realidad son de origen materno y no de la placenta fetal).

El origen placentario del estrógeno se demuestra claramente en la vaca que sigue produciendo estrógenos en niveles altos mientras retiene la placenta. También en la vaca es curioso la demostración de cantidades apreciables de andrógenos en las heces durante la preñez. Se cree que representan productos de catabolismo de progesterona placentaria.

Otras hormonas parecen sufrir alteraciones cuantitativas durante el embarazo, tales como las de la corteza suprarrenal, las de la tiroides y las hormonas pituitarias no gonadotrópicas, pero su significado es sumamente vago y conjetural a pesar de la evidencia existente (ver revisión de Catchpole, 1959).

Cómo y por qué termina la gestación

Una descripción superficial de lo que es el parto es fácil: al término del período de crecimiento fetal todos los productos del embarazo son expulsados por contracciones del propio útero. El feto adquiere capacidad de respiración y su circulación se independiza de la circulación materna para iniciar su vida libre.

Si se busca una explicación completa del por qué de estos acontecimientos y la naturaleza de los mecanismos necesarios para que se lleven a cabo en el momento conveniente, el problema resulta difícil. Es obvio que se trata de varios mecanismos que deben de ocurrir en forma sincronizada. Deben de sobrevenir contracciones rítmicas y cada vez mayores de la musculatura uterina y debe de

haber un relajamiento del cuello de la matriz, de la vagina y de la vulva. Este relajamiento se explica fácilmente por la acción de la hormona relaxina. El relajamiento de la vulva tan aparente en la vaca que se acerca al parto, se puede provocar por inyecciones de relaxina, si antes les precede un tratamiento de estrógenos (Graham y Dracy, 1953).

La iniciación de las contracciones uterinas no son tan fáciles de explicar. Entran en juego tres hormonas: estrógeno, progesterona, y oxitocina, y finalmente la excitación mecánica ocasionada por el aumento de tamaño del feto. Esta masa fetal es posible que juegue un papel importante cuando los otros mecanismos están listos para dicha estimulación, pero su importancia decrece si se toman en cuenta experimentos realizados en animales de laboratorio, en los cuales se han extraído los fetos sin perturbar las placentas, las que son expulsadas al término normal de la gestación a pesar de que la masa fetal es mínima.

Se ha propuesto el retiro de la progesterona como causa principal de la iniciación del parto, pero es difícil ver cómo este retiro provoca el parto si la placenta produce progesterona y ella está intacta cuando se inician las contracciones del útero. Sin embargo, sin lugar a dudas el estrógeno circulante va en continuo ascenso hasta el momento del parto. Este estrógeno puede neutralizar el efecto de la progesterona y además sensibiliza al útero cada vez más hacia contracciones ocasionadas por la oxitocina. Un aumento brusco de la cantidad de oxitocina circulante era dudado por ciertos fisiólogos en vista de que el parto puede ocurrir normalmente en animales sin hipófisis (Smith, 1954), pero la tendencia reciente, basada en hechos experimentales, es que la pituitaria posterior no es sino un depósito de hormonas producidas por el hipotálamo. Por lo tanto, el papel de la oxitocina en el parto no está descartado por la existencia de partos en animales sin hipófisis.

El papel del sistema nervioso en el parto no se puede ignorar del todo. Algunas de las contracciones son ayudadas por mecanismos de la voluntad. Sin embargo el parto ocurre normalmente después de haber cortado todas las conexiones nerviosas del útero humano o después de la sección de nervios espinales.

En vista de la evidencia disponible hasta el momento, se puede postular que la iniciación del parto obedece a la acción de cantidades cada vez mayores de estrógeno que sensibilizan al útero, a la excitabilidad ocasionada por la propia masa fetal y por la oxitocina. Estas contracciones deben de ocurrir cuando ha habido un relajamiento del canal del parto, por medio de la relaxina. La ritmicidad de las contracciones parece ser característica propia de la musculatura uterina.

El parto normal

El parto normal se puede dividir en tres fases: en la primera hay contracciones, antes de que haya aparición del feto fuera del útero. En la segunda viene la expulsión misma del feto y en la tercera, la expulsión de las placentas o secundinas.

La duración normal de estas fases es completamente variable; puede durar de 1/2 hora a 24 horas en la vaca, de 1 a 4 horas en la yegua y 2 a 12 horas en la cerda, según observaciones de Clegg (1959). En partos unifetales las contracciones empiezan en la punta de los cuernos pero en partos multifetales comienzan adelante del feto más próximo al cuello de la matriz.

En la segunda fase viene la completa dilatación del cuello de la matriz y aumento de la fuerza de las contracciones por medio de la musculatura del diafragma y con la glotis cerrada. Esta fase es de menor duración que la anterior, y su prolongación es peligrosa, sobre todo cuando el feto ha avanzado lo suficiente como para que el canal del parto haga presión sobre la cuerda umbilical. Entonces se corta la circulación materna y la presión sobre los pulmones del feto impide la iniciación de su respiración. Según el propio Clegg la duración normal de la segunda fase en la vaca, debe de ser de 1/2 hora a 4 horas, en la yegua no mayor de 10 minutos. En las ovejas y cabras dura entre 1/2 hora y 2 horas y en cerdas de 1 hora a 4 horas.

El líquido amniótico es expulsado antes del feto, pero el resto de la placenta no aparece sino después del feto. La ruptura del cor-

dón umbilical es inmediata en la vaca y yegua, sobre todo si la madre está de pie. Sin embargo en la cerda el cordón umbilical es muy elástico y persiste hasta que el lechón hace movimientos y camina buscando las tetas.

La tercera fase, o sea la de la expulsión de la placenta, está sujeta a grandes variaciones y complicaciones. Hay evidencia de que algunas secciones de la placenta empiezan a degenerar antes del parto. Al ser expulsado el feto, los vasos sanguíneos sufren un colapso completo. La cantidad de sangre que llega a la placenta se reduce por las contracciones continuadas del útero, que forzan a la placenta hacia el canal del parto. El peso de las partes ya en el exterior ayuda a la expulsión. En animales múltiparos casi todas las placentas individuales son expulsadas después de los fetos. La duración de esta tercera fase es de 1/2 hora a 12 horas en la vaca y oveja y en la yegua solo de 1/2 hora a 3 horas.

Las anomalías del parto casi siempre se traducen en prolongación excesiva de alguna de las tres fases. Puede deberse esta prolongación a falta de relajamiento del canal del parto, a debilidad de las contracciones uterinas, o a una posición defectuosa del feto (*dystocia*). Estos problemas, aunque de gran interés para el criador, pertenecen al campo de la obstetricia veterinaria y deben de ser consultados en un texto de esa materia tal como el de Roberts (1956).

Prolongación excesiva de la gestación

En la Sección III de este libro aparecen estudios completos sobre longitud de la preñez en cada una de las especies de explotación pecuaria. Sin embargo cabe recalcar aquí el hecho de que ciertas variaciones son completamente normales y que algunas razas o individuos pueden tener gestaciones más largas que otros o mucho más cortas, sin que esto deba ser motivo de alarma. Entre las razas bovinas europeas, la Suiza tiene una duración normal de 289 días mientras que la Ayrshire solo tiene 277 días, y en ovejas las razas de origen Merino tienen preñeces de 150 días

cuando las inglesas tienen un promedio de 144 días. Estas variaciones son de orden genético y parecen estar determinadas por la constitución del feto. Por ejemplo entre la raza Hereford y la Angus, la primera tiene un embarazo de 285 días mientras que en la Angus es solo de 279 días. Los híbridos entre las dos razas, sea cual fuera la madre, tienen una duración de gestación intermedia entre ambas razas (Rife, et. al, 1943).

El tamaño del feto al nacimiento parece ser factor importante pero no decisivo en la duración de la gestación. Entre el ganado lechero, los becerros suizos de gestación larga, son generalmente más grandes que los de las razas pequeñas, pero los Holstein Friesian con pesos al nacer tan altos como en los suizos, tienen preñez más corta. Por otra parte, el Cebú tiene una longitud de gestación tan larga como la del suizo y el peso al nacer es menos de la mitad del peso del suizo.

Sin embargo, en partos múltiples de vacas y yeguas, la longitud de la gestación es menor que en sencillos, y lo mismo ocurre en ovejas y cabras. En casi todas las especies unifetales, los machos son motivo de gestación un poco más prolongada que las hembras, sin embargo la diferencia es muy pequeña (un día o dos) y se requieren estudios con poblaciones grandes para demostrar esta diferencia.

En yeguas se ha demostrado (Howell y Rollins, 1951) que las gestaciones que empezaban en diciembre a mayo (primavera del hemisferio norte) eran más prolongadas (10 días más en promedio) que las gestaciones iniciadas en el otro semestre. En el hemisferio sur la yegua muestra también longitud de gestación muy diferente según la estación o mes del año en que ocurra el parto. Estas investigaciones fueron hechas por Pacheco Jordao, Camargo y Gouveia (1950, 1952, 1954) en Sao Paulo, Brasil, en la vecindad del trópico de Capricornio. Concuerdan solo en parte con las observaciones de Howell y Rollins, hechas en California a latitud de 40° norte. Los partos ocurridos de diciembre a febrero (verano) fueron de gestación más larga que los terminados de marzo a mayo (otoño) con diferencias de más de 15 días en algunas muestras, pero en yeguas con ser-

vicio de asno la mayor longitud de gestación ocurrió en junio a agosto, con 353 días, cuando los partos ocurridos de marzo a mayo habían durado 344 días. Estas observaciones hacen pensar que no se trata de un efecto directo de luz solar, aunque este efecto puede estar involucrado en interacciones desconocidas con otros factores. Esta pronunciada influencia estacional no se ha podido demostrar en otras especies.

Del análisis anterior se deduce que debe de tenerse precaución antes de declarar que una gestación es anormalmente larga; sin embargo en ganado vacuno lechero existen casos comprobados de un trastorno hereditario de fetos gestados de 20 hasta 88 días más que el promedio de su raza (Jasper, 1950). Los becerros (Holstein) eran excesivamente grandes, con mucho pelo y dientes grandes, pero en los Guernseys la prolongación de la gestación observada, también hereditaria, no producía becerros muy grandes pero sí desproporcionados y con cabeza grande. En ambos casos se explicaba la herencia por medio de un recesivo simple en la constitución genética del feto. Tanto en los Holstein como en Guernsey, llegado el término de la gestación las madres no presentaban muestras de parto próximo, ni inflamación de la ubre, ni relajamiento de la vulva. El parto cuando llegaba era muy difícil y los becerros morían. Debido a que en los becerros Guernsey de gestación prolongada se encontró ausencia de la pituitaria anterior debe de pensarse en la influencia de las secreciones hormonales del feto en el fenómeno de la iniciación del parto. En Turrialba se ha observado preñez prolongada con muerte no solo del feto sino también de la madre de fetos de un mismo toro Zebú, sobre madres Criollas y Santa Gertrudis.

Involución puerperal

Para el criador de ganado es importante averiguar cuánto tiempo tarda el útero después del parto, en recuperar su aptitud para una nueva gestación. Los cambios que sufre el útero después del parto reciben el nombre de involución puerperal. Para completar

su involución, el útero tiene que reducir su tamaño, y retornar a la posición pélvica normal del útero no grávido. En la vaca, el cuerno que ha llevado al feto debe de reducirse al mismo tamaño del otro cuerno. Ante la palpación, el útero gradualmente vuelve a adquirir su consistencia y tono muscular.

Se ha comprobado que en la vaca las contracciones uterinas continúan después de la expulsión del feto, a razón de una cada 3 minutos por cerca de 24 horas, y con menos frecuencia hasta por cuatro días. En este período las células de la musculatura uterina recuperan su tamaño original. La expulsión de las secundinas se completa en el primer período de 24 horas, pero en la vaca puede prolongarse hasta por 48 horas sin que esto constituya una retención excesiva anormal. En la vaca, oveja y cabra el proceso de involución se complica por la dificultad de hacer desaparecer los cotiledones maternos. Estos se reducen por disminución del tallo vascular y posteriormente por la desaparición de toda la protuberancia. A los veinte días después del parto la involución de los cotiledones es casi completa, pero la involución total del útero del bovino no ocurre sino hasta los 42

días en vacas primíparas y a los 50 días en vacas múltiparas. (Ver Salisbury y Van Demark, 1961).

La ocurrencia de celos a corto tiempo después del parto, no guarda relación con la involución del útero. La iniciación de una nueva preñez en estos celos inmediatamente después del parto, no es probable. En la yegua el llamado celo del parto ocurre casi regularmente a los nueve días post partum, pero es muy poco fértil. En la vaca también ocurren celos antes que transcurra el período mínimo de involución del útero, y su fertilidad es muy baja.

La influencia de tratamientos con estilbestrol sobre la involución del útero ha sido estudiada en ganado Holstein (Casida y Wisnicky, 1950) sin que se encontrara ningún efecto benéfico de esta hormona para acelerar el proceso. Se confirma en dicho trabajo que la involución es más rápida después del primer parto, y más lenta en el segundo y aún mayor en partos posteriores. Se observaron ovulaciones sin celo aparente en un 68 por ciento de las vacas. Este porcentaje fue igual en vacas tratadas o no tratadas con estilbestrol.

REFERENCIAS

- AMOROSO, E. C. 1952. Placentation. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. 2, cap. 15.
- AUSTIN, C. R. 1959. Fertilization and development of the egg. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. I, cap. 12.
- _____ y BRADEN, A. W. H. 1953. An investigation of polyspermy in the rat and rabbit. *Aust. J. Biol. Sci.* 6:674.
- _____ y BISHOP, M. W. F. 1957. Fertilization in mammals. *Biol. Rev.* 32:296.
- _____ y BISHOP, W. H. 1958. Role of the rodent acrosome and perforatorium in fertilization. *Proc. Roy. Soc. Ser. B* 149:241.
- _____ y WALTON, A. 1960. Fertilization. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. I, parte 1, cap. 10.
- BAKER, F. N. CRAGLE, R. G. SALISBURY, G. W. y VAN DEMARK, N. L. 1957. Spermatozoan velocities in vitro; a simple method of measurement. *Fertil. and Steril.* 8:149.
- BISHOP, D. W. y TYLER, A. 1956. Fertility of mammalian eggs. *J. Exp. Zool.* 132:575.
- CASIDA, L. E. y WISNICKY, W. 1950. Post partum changes in the cow. *J. Anim. Sci.* 9:238.
- CATCHPOLE, H. R. 1959. Endocrine mechanisms during pregnancy. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. I, cap. 14.
- CLEGG, N. T. 1959. Factors affecting gestation length and parturition. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. I, cap. 15.

- COLE, H. H. y SAUNDERS, F. J. 1935. The concentration of gonadstimulating hormone, blood serum and of oestrin in the urine throughout pregnancy in the mare. *J. Endocrin.* 19:199.
- DALCQ, A. M. 1955. Processes of synthesis during early development of rodent's eggs and embryos. *Proc. Soc. Stud. Fertil.* 7:113.
- GRAHAM, E. F. y DRACY, A. E. 1953. The effect of relaxin and mechanical dilation on the bovine cervix. *J. Dairy Sci.* 36:772.
- HAMMOND, J. 1944. Physiological factors affecting birth weight. *Proc. Nutr. Soc.* 2:8.
- HARVEY, E. B. 1959. Implantation, development of the fetus, and fetal membranes. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. I, cap. 13.
- HOWELL, C. E. y ROLLINS, W. C. 1951. Environmental sources of variation in the gestation length of the horse. *J. Anim. Sci.* 10:789.
- HUGGET, A. St. G. y HAMMOND, J. 1952. Physiology of the placenta. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. II, cap. 16.
- JASPER, D. E. 1950. Prolonged gestation in the bovine. *Cornell Vet.* 40:165.
- MELTON, A. A., BERRY, R. O. y BUTLER, O. D. 1951. The interval between the time of ovulation and attachment of the bovine embryo. *J. Anim. Sci.* 10:993.
- MOSSMAN, H. W. 1937. Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures. *Contr. Embryol. Carneg. Instn.* 26:129.
- NEHER, G. M. y ZARROW, M. X. 1954. Concentration of progesterin in the serum of the non-pregnant, pregnant and post partum ewe. *J. Endocrin.* 11:323.
- NEWTON, W. H. 1939. Some problems of endocrine function in pregnancy. En: Allen, E. ed. *Sex and internal secretions*. Baltimore, Williams and Wilkins. pp. 720-739.
- NOYES, R. W. 1960. The capacitation of spermatozoa. *J. Dairy Sci. Suppl.* 43:68.
- OLSEN, M. W. 1961. Rous sarcoma virus associated with parthenogenesis in turkey eggs. *Nature* 190:191.
- PACHECO JORDAO, L., CAMARGO, M. X. DE y GOUVEIA, P. F. 1950. Eficiencia na reprodução do plantel Magalarga de Coudelaria Paulista. *Bol. Industr. Anim.* 11:52.
- CAMARGO, M. X. DE y GOUVEIA, P. F. 1952. Eficiencia na reprodução do plantel P. S. Ingles da Coudelaria Paulista. *Bol. Industr. Anim.* 13:47.
- CAMARGO, M. X. DE y GOUVEIA, P. F. 1952. Eficiencia na reprodução do plantel anglo-arabe da Coudelaria Paulista. *Bol. Industr. Anim.* 13:63.
- CAMARGO, M. X. DE y GOUVEIA, P. F. 1954. Eficiencia na reprodução das eguas mulateiras da Coudelaria Paulista. *Bol. Industr. Anim.* 14:49.
- PINCUS, G. 1939. The comparative behavior of mammalian eggs in vivo and in vitro. IV. The development of fertilized and artificially activated rabbit eggs. *J. Exp. Zool.* 82:85.
- POOLE, H. K. y OLSEN, M. W. 1957. The sex of parthenogenetic turkey embryos. *J. Hered.* 48:217.
- RAHLMANN, D. F. y MEAD, S. W. 1958. The occurrence of post-conception estrus in seven herds of Jersey cattle. *Proc. W. Div. Amer. Dairy Sci. Ass. 39th Ann. Meet.* pp. 67-71.
- RIFE, D. C., GERLAUGH, P. KUNKLE, L. BRANDT, G. W. y SNYDER, L. H. 1943. Comparative lengths of the gestation periods of Aberdeen Angus and Hereford cows carrying purebred and crossbred calves. *J. Anim. Sci.* 2:50.
- ROBERTS, S. J. 1956. *Veterinary obstetrics and genital diseases*. Ithaca, N. Y. Ithaca, New York. (Publicado por el autor).
- ROWSON, L. E. 1955. The movement of radio opaque material in the bovine uterine tract. *Brit. Vet. J.* 3:334.
- SALISBURY, G. W. y VAN DEMARK, N. 1961. *Physiology of reproduction and artificial insemination of cattle*. San Francisco, Freeman.
- SMITH, P. E. 1954. Continuation of pregnancy in rhesus monkeys, (*Macaca mulatta*) following hypophysectomy. *Endocrinology* 55:655.
- VAN DEMARK, N. L., y MUELLER, A. N. 1951. Speed of spermatozoan transport in the reproductive tract of the estrus cow. *Amer. J. Physiol.* 165:674.
- _____ y HAYS, R. L. 1952. Uterine motility responses to mating. *Amer. J. Physiol.* 170:518.
- WILLIAMS, S. M., GARRIGUS, U. S., NORTON, H. W., y NALBANDOV, A. V. 1956. The occurrence of estrus in pregnant ewes. *J. Anim. Sci.* 15:978.



Influencia del medio ambiente sobre la fisiología de la reproducción

El medio ambiente que rodea al animal tiene influencia marcada sobre la reproducción. La más evidente de estas influencias resulta en la supresión de las funciones reproductivas. La reproducción no tiene una prioridad muy alta dentro de las funciones esenciales de todo organismo; es secundaria al crecimiento y tiende a suprimirse en muchos estados patológicos. El medio externo, sea de orden climático o de orden nutritivo es frecuentemente perjudicial a la reproducción.

En situaciones desfavorables es común que se reduzcan o supriman las funciones de reproducción. Si las circunstancias adversas se repiten con regularidad, las especies tienden a desarrollar mecanismos de adaptación para aprovechar al máximo las condiciones favorables en beneficio de la perpetuación de la especie. Estos mecanismos toman la forma de estaciones de cría y estaciones de reposo reproductivo. Puede decirse que la especie desarrolla estaciones reproductivas de acuerdo con las estaciones del ambiente.

Las variaciones del medio ambiente no son siempre estacionales. En ciertos casos el ambiente favorable o desfavorable, puede tener

un carácter permanente a través del año. En estas circunstancias el único recurso que le queda a la especie es modificarse mediante la selección natural, permitiendo la reproducción a los individuos mejor adaptados.

Algunas características ambientales están completamente fuera de toda posibilidad de ser modificadas por el hombre, pero muchas otras, sobre todo las nutritivas, están continuamente sujetas a las determinaciones que el hombre toma sobre la forma en que efectúa la explotación animal. Conviene desde luego conocer, hasta donde sea posible, cuáles son los mecanismos ambientales que tienen mayor efecto sobre la reproducción, aún cuando no sea posible modificarlos para beneficio de la explotación. En realidad la modificación del medio está limitada casi exclusivamente por el costo, con relación a los beneficios obtenidos. Modificar la presión atmosférica para aumentar la fertilidad de animales inadaptados a los grandes altiplanos es una idea absurda por su costo, pero no imposible. Sin embargo, la luz eléctrica barata permite modificar las horas de luz en beneficio de las explotaciones avícolas, y esta práctica no solo es lógica sino económicamente justificada en muchas partes del mundo.

El ritmo sexual estacional

En ciertas especies hay una estación anual de celo o "brama" en la cual ocurren ciclos estruales y la ovulación. En otras estaciones toda actividad ovárica se suprime. Entre los animales domésticos, la cabra y la oveja muestran esta estacionalidad en forma muy marcada. A continuación se examinarán algunos detalles para tratar de averiguar el por qué de esto.

Marshall (1937) llamó la atención sobre el hecho de que ovejas inglesas transportadas al hemisferio sur cambiaban su época de "brama" de septiembre-noviembre a marzo-agosto. De esta manera el celo venía siempre en otoño. Desde entonces se postuló que este cambio se efectuaba a través de cambios en la longitud del día.

Sin embargo, no todas las ovejas muestran esta estacionalidad con la misma intensidad. La estacionalidad es mucho más marcada en ovejas provenientes de latitudes muy al norte, y la estación se hace menos marcada a medida que se avanza hacia el trópico. Las razas del sur de Inglaterra como la Suffolk y la Oxford tienen una estación de brama más larga, y aún otras como la Dorset Horn tienen un período de brama adicional en primavera. Las razas de origen Merino no tienen una estacionalidad muy marcada sobre todo en latitudes tropicales.

En el macho, tanto de la oveja como de la cabra, la estacionalidad reproductiva es menos marcada que en la hembra, si bien la calidad del semen es menor en la época en que las hembras no exhiben ciclos estruales no hay dificultad en hacerlas cubrir en cualquier época si llegan a entrar en celo.

A las especies que muestran menos estacionalidad en su reproducción, como la vaca, la cerda y la yegua, se les denomina poliestruales de todo el año; esto pareciera implicar que los ciclos estruales, en ausencia de la preñez, pueden continuar todos los doce meses. En la vaca y en la cerda se pueden observar calores (celos) durante todos los meses del año, pero numerosos estudios demuestran que la fertilidad de estas especies no es igual durante todo el año. Mercier y Salisbury (1947a, 1947b) encontraron diferencias

marcadas en nivel de fertilidad de acuerdo con la estación, de tal manera que era significativamente mayor el número de preñeces que se iniciaban en la primavera y en el verano, con relación al número de inseminaciones efectuadas. En invierno, las posibilidades de éxito en la inseminación eran menores. Como las vacas lecheras se manejan para que tengan un parto cada año, una vez establecido el primer parto, los años subsecuentes tienden a suceder en la misma época. Cabe mencionar que en condiciones de estabulación en Estados Unidos se ha encontrado que las vacas que paren en otoño producen más leche que las que paren en primavera. Esto se debe a que estando bien alimentadas en invierno cuando llega el período de potreraje (primavera) el estímulo del pasto verde vuelve a elevar la producción. Casi todas las estaciones experimentales han recomendado que se hagan parir las vacas de leche en otoño y sin embargo no han tenido mayor éxito en esta campaña.

En el cerdo bajo domesticación es difícil demostrar estacionalidad en la aparición de celos, pero se ha probado que en Inglaterra los partos que ocurren en invierno tienen menor número de lechones vivos, o mayor mortalidad fetal que los partos que ocurren en primavera y verano, (Pomeroy, 1960), a pesar de que ahí el invierno no es muy severo.

Además, los cerdos que nacen en primavera son mucho más eficientes como reproductores que los nacidos en otoño (Gossett y Sorensen, 1959).

La existencia de estacionalidad reproductiva se explica como un fenómeno debido a la selección natural y adaptación de los partos a los períodos del año en que las probabilidades de sobrevivencia son mayores para las crías. La estacionalidad reproductiva es mucho más marcada en los animales salvajes o expuestos a los rigores ambientales. En yeguas, es evidente un período de anestro cuando viven en libertad y éste ocurre en invierno, pero animales en estabulación no muestran dicho período (Day 1939).

En varias de estas observaciones se han considerado a los cambios de luz como factores determinantes de la estacionalidad reproductiva, pero un poco de reflexión hace

ver que varias otras influencias ambientales se modifican con estos cambios. Así en las observaciones sobre el anestro invernal en yeguas en libertad, si bien es cierto que el invierno tiene menos horas de luz, también lo es que las condiciones nutritivas son inferiores en esa época debido a que en ella el pasto crece menos. También es obvio que al cambiar la luz cambia también la temperatura. Se requiere por lo tanto de experimentos críticos para determinar cuál es la importancia de estos factores en forma aislada.

Experimentos con variaciones de luz

Uno de los primeros experimentos de la influencia de la luz sobre actividades reproductivas fue el de Rowan (1925) en una especie de pájaros migratorios con estacionalidad reproductiva muy marcada. Dichos pájaros tienen una involución completa de sus ovarios y testículos en invierno; Rowan pudo cambiar este ritmo completamente, proporcionando luz adicional en esa estación. Desde esos primeros experimentos se pensó en la aplicación práctica en la producción de huevos, ya que en la gallina hay una mayor producción en primavera.

Un examen de curvas comparativas de producción de huevos obtenidos por mes a una latitud de 30 grados Norte (Texas) y a 40 grados Sur (Sur de Argentina y Australia) muestran que una curva es casi una imagen opuesta de la otra; máxima en el Norte, en abril, y mínima en octubre (Whetham, 1933). El máximo de producción corresponde al período de aumento de horas de luz y no al de mayor cantidad de luz (Fig. 18).

Numerosos experimentos han probado que se puede estimular la producción en invierno mediante luz adicional, pero que lo que se hace en gallinas es modificar la estacionalidad de la producción logrando dos producciones de tipo primaveral en un solo año (Penquite y Thompson, 1940).

En vacas lecheras que viven en Alaska, donde el número de horas de luz es muy bajo (8), se han obtenido beneficios en el número de preñeces por inseminación cuan-

do se aumenta la luz diaria artificialmente (Sweetman, 1950).

En yeguas, Burkhardt (1947) probó que el aumento de la cantidad de luz aceleraba la actividad ovárica antes de la primavera y que ese efecto no se lograba con aplicación de luz ultravioleta al cuerpo. Puesto que en estos experimentos las temperaturas invernales eran las naturales, se concluye que el aumento de horas de luz diaria fue el estimulante de las actividades gonadotrópicas, y no los cambios de temperatura.

Al examinar a la luz como factor estimulante de la actividad sexual en la oveja y en la cabra se encuentra una seria contradicción. Estas especies no aceleran su actividad reproductiva cuando aumenta la cantidad de luz, como lo hacen las aves, yeguas, o vacas, sino por el contrario, su estación normal de cría es el otoño, cuando la cantidad de luz está en descenso. Bissonette (1941) demostró que en cabras Toggenburg, el aumento de luz lejos de estimular la actividad ovárica la disminuía, y en cambio podían inducirse ciclos estruales en mayo (cuando la oveja en latitudes norte está en anestro) si se disminuían las horas de exposición a la luz. Otros experimentos han comprobado estos hechos, siendo entre los más notables los de Yeates (1949) quien ha probado en forma concluyente que se puede modificar la estación de cría en ovejas por medio de la luz, sin más equipo que un cuarto oscuro donde se puedan encerrar en verano permitiéndoseles solo unas cinco horas de exposición diaria. La estación de celos se iniciaba unos 13 a 15 días después de iniciado el tratamiento. Hart (1950) ha demostrado que no es necesario un cambio gradual de horas de luz sino simplemente el establecimiento de proporciones entre oscuridad y luz durante las 24 horas del día.

Todo hace pensar que hay un mecanismo pituitario involucrado en la estacionalidad reproductiva. Es decir, que la pituitaria secreta menos hormonas gonadotrópicas en las estaciones de reposo sexual, y aumenta la secreción y por ende la actividad sexual, en las estaciones de "brama". Se prueba definitivamente esta hipótesis mediante inyecciones

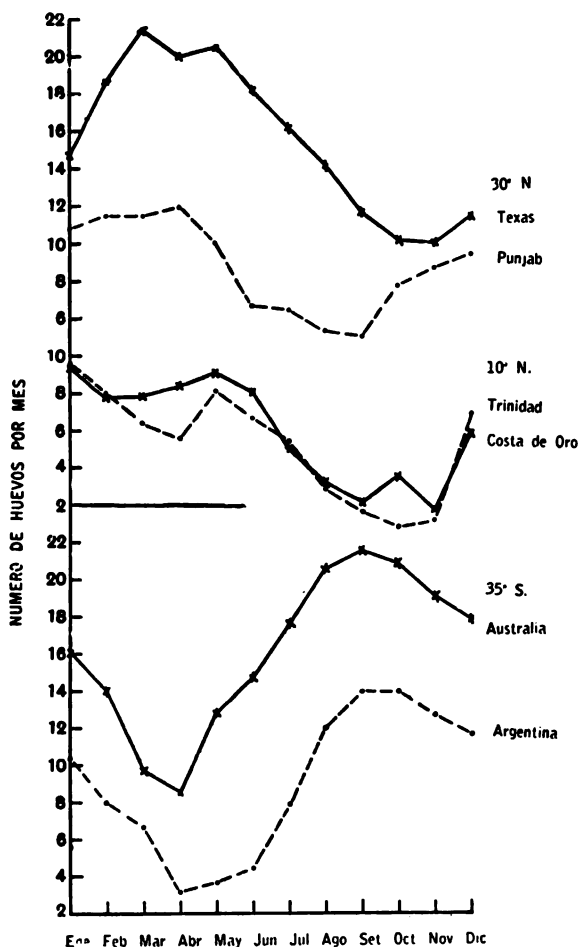


Fig. 18. Curvas de producción mensual de huevos en diferentes latitudes. La estacionalidad es más marcada a mayor distancia del Ecuador, y la mayor producción acompaña a los días de mayores aumentos de longitud. (De Whetham, 1933. Con permiso del Journal of Agricultural Science).

de hormonas gonadotrópicas fuera de la estación reproductiva. Cole y Miller (1933) demostraron (antes de los experimentos con luz), que se podía hacer entrar en celo a la oveja en anestro mediante inyecciones adecuadas de hormonas. El conflicto entre la influencia de la luz en aves y en ovejas se simplificaría, si se comprobara que en la época de poca actividad sexual, las pituitarias de esos animales contienen pocas gonadotropinas. Kammlade y otros (1952) trataron de probar esto en ovejas mediante pruebas bio-

lógicas de la cantidad de gonadotropinas en pituitarias de ovejas en anestro. En contra de lo esperado, descubrieron que las pituitarias de ovejas en anestro tenían mayor contenido de sustancias gonadotrópicas (por prueba de aumento de peso en testículos de pollitos) que las pituitarias de ovejas en pleno período de actividad sexual. Los datos cuantitativos de este trabajo están resumidos en el Cuadro N° 7.

En vista de los resultados obtenidos se pueden contemplar dos alternativas: una, que

CUADRO N° 7

Poder gonadotrópico de pituitarias de ovejas sacrificadas en períodos de actividad e inactividad ovárica

No. de prueba	Dosis	Ovejas en anestro		Ovejas en época de celos	
		N° de pituitarias probadas	Peso de testículos de pollitos que recibieron polvo de pituitaria	N° de pituitarias probadas	Peso de testículos de pollitos que recibieron polvo de pituitaria
I	15 mgs.	6	18.6 mgs.	6	12.6 mgs.
II	25 "	18	18.0 "	6	16.1 "
III	15 "	24	17.5 "	12	16.4 "
IV	8 "	16	16.3 "		
V	4 "	15	13.2 "		

En las pruebas II, III, y IV algunas ovejas en anestro sacrificadas en agosto y septiembre mostraban ovulación reciente en sus ovarios, a pesar de no haber estado en celo. Esto comprueba que la primera ovulación después del período de anestro no va acompañada de celo psicológico. En todas las pruebas se sacrificaron pollitos testigos que no recibieron pituitaria. El peso de sus testículos osciló entre 8.2 y 9.4 mgs. (Datos tomados de Kammalade, Welch, Nalbandov y Norton, 1952).

la pituitaria ovina en anestro produce gonadotropinas, pero no las libera en la sangre; la otra, que la producción de hormona foliculo estimuladora se incrementa igual que ocurre en especies que tienen su periodo de mayor fertilidad cuando aumenta la luz, pero que lo que está deficiente es la hormona luteinizante. Los autores después de examinar los ovarios de las ovejas sacrificadas en anestro creyeron que la última explicación era más plausible.

Modo de actuar de la luz

La hipótesis propuesta de que la luz ejerce influencia sobre las secreciones de la pituitaria, a pesar de ser tan lógica, no ha sido probada en forma que satisfaga todas las críticas. Era plausible pensar que el órgano sensor de la luz fuera el ojo, y ya se vio cómo Burkhardt probó en yeguas que los rayos ultravioleta aplicados al cuerpo del ani-

mal no tenían ningún efecto estimulador de gonadotropinas, y la luz sí. Es lógico preguntarse, cuál es la situación en animales ciegos, o sometidos a oscuridad absoluta o a luz continua. También ha habido una crítica a la relación simplista de causa y efecto sobre la cantidad de luz y actividad ovárica, por lo menos en aves, y es la siguiente: a mayor cantidad de horas de luz, es mayor la actividad del animal. Come más en 24 horas una gallina que tenga luz durante 18 ó 20 horas del día que una gallina con 8 horas de luz. Las pruebas experimentales satisfacen estas críticas por lo menos en parte, y se sigue creyendo en la influencia directa de la luz.

Los experimentos de Benoit (1934, 1935) son particularmente interesantes. El trabajó en patos machos y probó que el aumento de luz era estimulante sobre el tamaño y actividad de los testículos. No obtuvo estimulación cuando cubrió la cabeza de los patos con un trapo negro. Un experimento más en pa-

tos con el nervio óptico seccionado, sí dio resultados positivos. Por tal motivo concluyó que deben existir receptores de luz que pasan fuera del nervio óptico. Falta demostrar dónde están estos receptores.

Las pruebas son contradictorias sobre los efectos de la actividad corporal o estímulo al metabolismo como causa indirecta de la influencia de la luz sobre la reproducción. El propio Rowan (1938) que primero propuso la explicación del efecto de la luz, obtuvo estimulación de las gónadas con ejercicio inducido en gorriones mantenidos en absoluta oscuridad. Chase (1941) trabajó con una variedad de ratones ciegos de nacimiento. Probó que dichos ratones no tenían ningún trastorno reproductivo y más bien entraban en pubertad antes que los normales; esto parece contradecir todo efecto estimulante de la luz.

Los estudios de Ortavant (1956) arrojan nuevas ideas sobre los efectos de la luz en la espermatogénesis. Con su conocimiento de las fases de la espermatogénesis, pudo observar las pérdidas que ocurrían en el teórico número de 64 espermátidas producidas por cada espermatogonio A que se transformaba en A₂ e Intermedio, para pasar después a B, y espermatoцитos. Calculó que el morueco expuesto a días largos (cuando normalmente se reduce el período de brama en ovejas) sufría pérdidas de 10 por ciento en el paso de espermatogonio A₁; hacia A₂ y de 23 por ciento en el paso a tipo Intermedio. En la multiplicación de éstos no ocurrían mayores pérdidas, pero los espermatoцитos al prepararse para la meiosis sufrían pérdidas en un 36 por ciento en el estado de paquinema; finalmente en la meiosis misma desaparecían 43 por ciento de los espermatoцитos. El resultado final era que en vez de 64 espermátidas, aparecían solamente alrededor de 40. Según Ortavant, la duración del ciclo espermatogénético es insensible a los cambios de luz, y lo que cambia es la eficiencia de la espermatogénesis. Comprobó más firmemente esta aseveración con el uso del fósforo radioactivo (P₃₂), viendo que el tiempo que tardaba en aparecer en las proteínas de los espermatozoides, después de ser inyectado, era

igual para moruecos expuestos a días largos o cortos.

En resumen se puede decir que la conexión simple y directa de la luz como causa de aumento de la actividad gonadotrópica de la pituitaria ha sido probada en algunas especies pero negada en otras. Es posible por lo tanto que el efecto no sea universal, y si existe una ley de relaciones entre luz y reproducción, ésta no ha sido descubierta aún.

Un experimento importante del efecto de la luz sobre el ritmo reproductivo en la oveja ha sido hecho en Australia (Radford, 1961). Se sometieron ovejas desde los tres meses de edad a un régimen de exposición a luz por 24 horas diarias. Un grupo testigo se mantuvo en régimen de luz natural. Contra lo que podía esperarse, el grupo bajo luz continua retrasó en vez de adelantar la aparición de los primeros celos, con respecto al grupo testigo. Posteriormente se estableció una estacionalidad similar en la reproducción de los dos grupos. Todo esto hace pensar que la estacionalidad de la reproducción en la oveja es un fenómeno complicado en que no sólo concurren los cambios de luz sino también los de temperatura. El uso combinado de estas dos variables, ha dado mayor efecto para la obtención de corderos fuera de estación, que la inyección de hormonas gonadotrópicas (Wilson, Godley y Hurst, 1961).

En gallinas, la estacionalidad de la producción de huevos está íntimamente relacionada con el fenómeno de la muda. Dos experimentos recientes (Warren et al., 1950 y Greenwood, 1962) han estudiado el efecto de un ambiente de temperatura y luz invariables sobre la estacionalidad de la producción y la muda. En estos experimentos las aves se mantenían en cámaras climáticas y durante toda su vida recibían diariamente 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. Bajo estas condiciones la primera muda invernal no apareció, ni tampoco la pausa en la postura. Esta situación prevaleció en el segundo año pero algunas gallinas tuvieron períodos erráticos de descanso y para el tercer año estas pausas anor-

males fueron muy marcadas. De tal manera que la gran ventaja en producción de gallinas bajo condiciones ambientales constantes en comparación con un grupo testigo, fue grande en el primero y segundos años, pero esta ventaja se perdió en el tercero.

Cabe agregar que hay experimentos sobre el efecto de luz de diferentes colores e intensidades, o amplitudes de onda. Se cree que en general cualquier tipo de luz visible, aún muy tenue tiene el mismo efecto, pero no hay unanimidad de opiniones en los experimentos realizados hasta el momento (ver revisión de Amoroso y Marshall, 1960). Si en realidad la intensidad de la luz no es importante, esto presenta nuevos problemas sobre cuál es la naturaleza de los receptores de ese estímulo y cómo es transmitido a la pituitaria, ya que es lógico pensar que si se trata de terminaciones nerviosas éstas responderían en forma distinta a diferentes tipos de luz. Tampoco se ha demostrado en forma concluyente cuáles son los caminos nerviosos que puedan ser estimulados por la luz y llegar a la pituitaria anterior, ya que ésta se considera que no tiene conexiones nerviosas.

Ritmo reproductivo en animales tropicales. Adaptación del período de cría a épocas más favorables

Es interesante comparar la facilidad con que se demuestra en la gallina doméstica la influencia de la luz sobre el ritmo de postura. La gallina de guinea por el contrario no demuestra ninguna relación entre cantidad de luz y ritmo de postura en experimentos en que ha sido expuesta a luz adicional (Marshall, 1942). El uso de luz adicional tampoco tiene influencia sobre el ritmo reproductivo del zebú ni del ganado que vive en el trópico (Anderson, 1944).

Las ovejas en ambiente tropical de altura muestran casi idéntica fertilidad en todo el año. Sin embargo hay un pequeño efecto de estacionalidad, de mayor fertilidad en los meses de abril, mayo y junio en un estudio realizado sobre ovejas Merinas, Per-

sas y nativas de Rodesia. La espermatogénesis fue ligeramente mayor en primavera y a principio de verano que en el otoño. Los porcentajes de fertilidad (crías vivas nacidas) obtenidos en todos los meses del año (Symington, 1961) fueron como sigue en grupos comparables de ovejas apareadas cada mes:

Enero	52.4%
Febrero	68.8%
Marzo	50.0%
Abril	51.8%
Mayo	72.7%
Junio	80.0%
Julio	66.7%
Agosto	77.8%
Septiembre	46.7%
Octubre	52.4%
Noviembre	55.6%
Diciembre	54.6%

Una situación similar fue encontrada en el Perú, en la misma latitud que en Rodesia (Easley, 1951). Este pequeño efecto de estacionalidad puede ser un efecto directo de cambios nutritivos o de las pequeñas variaciones de luz. Por otra parte, puede ser un reflejo de la estacionalidad con que aparece la pubertad, ya que Watson y Gamble (1961) han demostrado que en ovejas Merinas de Australia, las nacidas en verano entraban en pubertad el primer año de vida con mayor regularidad que las nacidas en primavera o invierno.

Se pueden citar muchos casos de otros animales que no demuestran ninguna relación entre cantidad de luz y ritmos sexuales (conejo, conejillo de indias y casi todos los peces). También se puede postular que estos animales se han liberado de la influencia de la luz, pero que en cambio se han hecho más sensitivos a otras influencias ambientales. En el trópico, los períodos alternados de abundancia y escasez de forrajes preceden sobre todas las otras influencias, por lo menos en los animales que dependen de forrajes naturales para su subsistencia.

Las observaciones de los naturalistas sobre los pájaros tropicales, son interesantes

a este estudio. Murphy, 1936 (en su libro sobre pájaros de Sur América) indica que los pájaros de las islas ecuatoriales del Atlántico crían en cualquier época del año, pero con algunas excepciones de pájaros que poseen un ritmo fijo interno. Este ritmo es obviamente independiente de la luz puesto que no es ningún múltiplo de las estaciones del año. Quizás lo que ocurre en el trópico es que la estimulación máxima de luz se logra en todos los meses y queda el organismo libre de dicha influencia pero expuesto a otros cambios. En la propia gallina doméstica expuesta a luz continua por 24 horas, la postura se vuelve errática, pero si se someten a un ritmo exacto de alimentación, la postura se adapta al ritmo alimenticio con bastante facilidad. (Fraps, Herer y Rotchild, 1947).

Si en el trópico, las estaciones de abundancia de forrajes son anuales, es fácil comprender cómo se beneficia la especie con la estimulación de la reproducción, tanto en las gestaciones muy largas como en las muy cortas. Cuando la gestación es muy larga, las crías nacerán en el período de abundancia del año subsecuente, y si es muy corta, antes de que termine el período de abundancia que provocó el estímulo; pero, ¿cómo puede ayudar este mecanismo a especies con preñez intermedia (oveja, cabra), sensibles en su aparato genital a luz decreciente, para que las crías nazcan en la primavera siguiente? Falta datos sobre tendencias rítmicas de la reproducción de estas especies cuando viven en el trópico. Quizás no posean ningún mecanismo que sustituya al de la luz y por eso la oveja tropical no es muy eficiente en su reproducción.

Es curioso notar que el largo de la preñez que es una constante alrededor de la cual se deben de adaptar otros mecanismos de la reproducción, es en sí cambiante en ciertas especies y responde a cambios de luz. La marta (*Martes americana*) tiene un período de celos en julio y agosto (cuando hay abundancia de alimento) pero no tiene cría hasta la primavera siguiente. Esto no se debe a que el largo de la gestación sea de 7 a 8 meses, sino a que el blastocisto, una vez formado, entra en un período

de adormecimiento, hasta que comienza a aumentar el largo del día, y realmente la gestación no se inicia hasta entonces. Para una revisión de éste y otros casos de retardo de la implantación del blastocisto, véase Amoroso y Marshall (1960).

Estos hechos han postulado la existencia de una hormona desconocida ajena a la progesterona, necesaria para la implantación, y cuya producción es influenciada por la luz. Las observaciones sobre las mareas, no son tan ajenas a la cría de animales domésticos. Ya se mencionó que la yegua tiene gestaciones muy diferentes cuando las crías nacen en marzo o en junio (20 días más en el primer caso, Asdell, 1946, Hammond, 1935). (Ver también Howell y Rollins, 1951 y Pacheco Jordao ya citados en el Capítulo IV). ¿Será que en la yegua hay retardo en la implantación como en la marta? Ya que el caballo se adapta al trópico, sería importante probar si el largo de la preñez en el trópico tiene variaciones como las observadas en tierra templada. Cabe reflexionar también por qué en la oveja no se tiene ningún éxito en la implantación de embriones producidos fuera de tiempo por medio de inyecciones de gonadotropinas (ver Robinson, 1951) mientras que cambiándolas de hemisferio, su gravedad cambia precisamente a las épocas en que no pudo efectuarse la implantación por ovulación inducida. ¿Necesitará la oveja de esta hormona de la implantación?

Efectos nutritivos. (Energía total)

Un estudio completo de relaciones entre la nutrición y la fisiología de la reproducción resultaría sumamente extenso, y hasta cierto punto inapropiado para esta obra, ya que requeriría entrar demasiado en el campo de la fisiología de nutrición. Quien esté interesado en esos aspectos puede consultar un texto de nutrición animal. Lo importante por el momento es hacer una revisión de las alteraciones fundamentales de la reproducción que se pueden atribuir a deficiencias nutritivas. Este conocimiento es necesario para no atribuir a defectos inhe-

rentes del animal, lo que en realidad pueda ser modificado por la administración alimenticia. Interesa especialmente en la práctica, el efecto de la nutrición sobre la vida productiva del animal, la pubertad, fertilidad durante la vida adulta en el macho y en la hembra y finalmente los efectos nutritivos sobre la vida del embrión y su sobrevivencia después de nacido.

I. Sobre la iniciación de la pubertad. Existen numerosas pruebas sobre el efecto de la desnutrición en la iniciación de la vida reproductiva. En los animales domésticos, se puede generalizar, que la pubertad se inicia alrededor de un peso relativamente constante para una especie o variedad. Toda deficiencia nutritiva que tienda a disminuir el crecimiento del individuo, retarda la iniciación de la pubertad. Esto lo demuestra entre otros experimentos, el de Bratton y asociados, (1959) quienes desarrollaron toretes Holstein bajo tres regímenes: Excesivo, en que los requisitos nutritivos fueron sobrepasados hasta un 140 ó 160 por ciento del normal; Medio, en que se llenaron los requisitos teóricos en un 100 por ciento y Deficiente, en que sólo se permitió un consumo de 60 a 75 por ciento de los requisitos teóricos. Estos requisitos teóricos fueron calculados de acuerdo con las normas de Morrison. Se procuró que las variaciones fueran de energía total de la ración. El Cuadro No. 8 muestra las constan-

tes de peso vivo, altura en la cruz y circunferencia del pecho de los toretes en la edad en que empezaron a producir semen. Para este fin fueron probados cada dos semanas a partir de las 24 semanas de edad, y se consideró iniciada la producción de semen cuando aparecieron los primeros espermatozoides móviles en el semen eyaculado.

Es notable constatar cómo las medidas que mejor reflejan el tamaño (libre de grasa) tales como la altura y la circunferencia son casi iguales para todos los toretes en el momento de la pubertad.

Cosa similar ocurre en la hembra. En un trabajo similar al anterior, y realizado en la misma institución, Sorensen y otros (1959) dan la edad, pesos y medidas de vaquillonas en el momento de la aparición del primer celo, y un resumen de ese trabajo aparece en el Cuadro N° 9.

Una vez iniciados los ciclos estruales, estos aparecieron con regularidad completamente normal en todos los grupos.

Estas experiencias sirven para dar validez a la recomendación de que la vida reproductiva o de explotación, de los animales no debe de hacerse de acuerdo con la edad, sino de acuerdo al peso y aún más exacto, de acuerdo al desarrollo esquelético. Los datos anteriores son válidos para ganado Holstein y no se tienen actualmente datos similares para otras razas. En el caso de los machos, es recomendable el exceso de alimentación,

CUADRO No. 8

Medidas de desarrollo y edad de toretes Holstein en el momento en que empezaron a producir semen viable, según tres tratamientos nutritivos (datos de Bratton et. al. 1959).

Nivel nutritivo	Constantes cuando empezaron a producir semen			
	Edad semanas	Peso Kgs.	Altura en la cruz. cm.	Circunferencia del pecho. cm.
Excesivo	37	293	116.2	150.7
Medio	43	263	115.7	145.3
Deficiente	51	236	113.5	143.6

CUADRO N° 9

Medidas de desarrollo y edad de vaquillonas Holstein al aparecer el primer celo, y después de recibir tres tratamientos alimenticios (Datos de Sorensen et. al. 1959).

Nivel nutritivo	Constantes en el momento de aparecer el primer celo			
	Edad semanas	Peso Kgs.	Altura en la cruz. cm.	Circunferencia del pecho. cm.
Excesivo 15 animales	37.4	262	108.4	145.4
Medio 10 animales	49.1	270	112.5	147.6
Deficiente 5 animales	72	241	113.2	139.8

para acelerar su utilización y el tiempo que hay que esperar para probarlos. En las hembras, varias investigaciones actuales ponen en duda que un desarrollo acelerado antes de la pubertad, conduzca a una vida económica más prolongada o remunerativa. Más bien lo contrario parece ser cierto como se verá más adelante.

2. Sobre la vida reproductiva en la hembra. Los efectos de nivel alimenticio sobre la vida reproductiva en la hembra tienen dos aspectos diferentes. En los animales de partos sencillos, principalmente la vaca lechera, la importancia de la alimentación sobre la reproducción tiene relación principal sobre la vida económica total de la vaca. Por otra parte en animales con partos múltiples, el nivel alimenticio tiene más importancia sobre el número de crías útiles que se obtienen de cada parto, que sobre la vida productiva de la madre.

En la vaca lechera lo que se busca es la regularidad de los partos, hay pruebas bastante concluyentes en el sentido de que las novillas engordadas con exceso en su desarrollo tienen menor fertilidad que las que se desarrollan en forma normal, o aún con hambre (Reid, 1960). Es bien sabido que los animales que han sido engordados con exceso para que participen en exposiciones, con mucha frecuencia tienen problemas de fertilidad. El experimento de Reid, está aún en curso, pero hasta el momento ninguna vaca ha sido eliminada por esterilidad en el grupo criado con alimentación deficiente. En cambio del

nivel medio ha sido necesario eliminar tres y de las criadas en un nivel excesivo ya se han eliminado cinco vacas. Datos similares se han obtenido en experimentos europeos.

En la oveja, ha existido desde hace años la creencia de que una elevación del nivel nutritivo antes del período de monta, aumenta el número de gemelos obtenidos. Varios experimentos demuestran que dicha aseveración es cierta en general si bien en algunos casos los resultados no son satisfactorios. Existen observaciones de ovarios y úteros de ovejas sobrealimentadas con grano y alimentadas normalmente con solo forrajes toscos (El-Sheikh et al. 1955). En dicho trabajo se sacrificaron las ovejas a los 3 y 40 días después del celo. Los datos que aparecen en el Cuadro No. 10 indican claramente que la ventaja de la superovulación debida a mejor alimentación resulta en una mayor pérdida de embriones después de la concepción (igual que ocurre con la superovulación por tratamiento hormonal). Debe aclararse que en el experimento de El-Sheikh, se continuó dando el grano hasta los 40 días después del celo. En la práctica común de "vigorizar" (flushing) ovejas antes del celo, la alimentación adicional se procura que no dure sino hasta la aparición de los primeros celos.

El mayor efecto de la sobrealimentación inmediatamente antes del período de monta es sobre el número de ovulaciones y no en la reducción de ovejas estériles. Así, se encontró en un experimento (Hoversland et al. 1956) que la alimentación de ovejas que iban

para primer parto con 220 gramos diarios de un suplemento proteico inmediatamente antes de la monta, aumentó el porcentaje de ovejas que no parieron. Con ovejas adultas la "vigorización" aumentó el número de partos múltiples en un 10.3 por ciento sobre los testigos, pero el aumento de ovejas paridas fue solo de 2.4 por ciento. Aparentemente esta práctica de "vigorizar" ovejas es más apropiada para rebaños pequeños en que se puede dar atención especial a los partos múltiples. En pastoreo extensivo, una prueba (Darrock, Nordskog y Van Horn, 1950) demostró que en ovejas muy flacas alimentadas con concentrados por 14 días antes del período de monta, se obtuvieron mayores porcentajes de nacimientos, pero en cambio las pérdidas fueron mayores antes del destete que en ovejas similares que no recibieron suplemento. Sin embargo las ventajas fueron

más palpables si además del primer período de alimentación con concentrados, se volvía a dar suplemento durante la gestación. (Ver capítulo XVI para otros ejemplos sobre ovinos).

En cerdos se ha encontrado mayor número de ovulaciones a mayor alimentación, pero la sobrevivencia de los embriones ha sido mayor si se reduce la alimentación después de la concepción, o si se ha mantenido baja durante todo el crecimiento, pubertad y concepción. Si se examinara en detalle los experimentos de Self, Grummer y Casida (1955), realizados en Wisconsin, encontrará que ellos utilizaron dos tipos de alimentación: consumo libre de una ración completa a base de maíz, avena, soya y harina de carne. A este régimen se le designó L. El otro que fue designado R consistía en la misma ración pero restringida a 2/3 del consumo de la

CUADRO N° 10

Condición de los ovarios y embriones en ovejas sobrealimentadas y alimentadas normalmente desde antes de que cumplieran el año hasta 3 y 40 días después del celo.
(Datos de El-Sheikh et. al., 1955).

	Forrajes toscos solamente		Forrajes toscos más 1 Kg. de concentrados diarios	
	3 días después del servicio	40 días después del servicio	3 días después del servicio	40 días después del servicio
Tamaño de los ovarios en mm.	1325		1644	
Producto de tres dimensiones	1113		1465	
Número de foliculas de más de 2 mm.	4.8	12.7	5.7	8.8
	5.0	6.4	5.6	6.6
Número de ovulaciones por oveja	1.27		1.81	
	1.04		1.66	
Número de óvulos fertilizados recuperados o embriones	0.73	0.5	1.04	0.7
	0.58	0.7	1.31	0.4
Cálculo de sobrevivencia de embriones por oveja servida	66.8%		57.5%	
	100.9%		26.9%	

Los datos dobles en cada casilla representan observaciones de dos años consecutivos de trabajo, cada medida es el promedio de 8 a 31 ovejas sacrificadas.

primera. Estos regímenes se adoptaron en diferentes secuencias en tres períodos de vida de cerdas Poland China y Chester White. El primer período era de los 35 kgs. hasta la aparición del primer celo; el segundo período era de la aparición del primer celo a la aparición del segundo; y el tercero, de la aparición del segundo celo y el apareamiento, hasta los 25 días de preñez. Se sacrificaron cerdas después del tercer día de apareamiento y a los 25 días para observar el número de ovulaciones y la sobrevivencia de embriones. En este estudio sobre número de óvulos producidos, se descubrió una gran diferencia entre las dos razas. La Poland China produjo de 9.6 a 12.3 óvulos sin que se notara mayor influencia del régimen alimenticio sobre la ovulación. En cambio la Chester White elevó su número de óvulos a 15 siempre en los casos de alimentación a libertad, aunque éstos solo hubieran durado entre un período de celo y el subsecuente. Es obvio,

que solo se puede generalizar en el sentido de que algunas razas pueden aumentar su número de óvulos producidos si se eleva su nivel alimenticio inmediatamente antes del celo, y que otras razas no responden con esta facilidad.

El número de óvulos producidos no significa mayor cosa en la explotación económica, si la cerda no es capaz de convertir a estos óvulos en embriones y finalmente en lechones vivos. Del estudio comparativo entre número de ovulaciones y número de embriones normales encontrados por Self, Grummer y Casida, 25 días después del apareamiento, se descubren peculiares influencias de la alimentación sobre la sobrevivencia de embriones. El Cuadro N° 11 resume los datos de dichos autores.

Las diferencias de sobrevivencia de embriones entre RRR y LLL es altamente significativa. Se desprende de estos estudios que la sobrealimentación, que es benéfica a la

CUADRO N° 11

Sobrevivencia de embriones en cerdas Chester White y Poland China bajo diferentes secuencias de alimentación libre y restringida.

Raza	Secuencias de alimentación libre y restringida (L y R) de los 35 kgs. al primer celo, al segundo y de ahí a los 25 días de preñez.							
	Experimento I				Experimento II			
	LLL	LRR	RLL	RRR	LLL	LLR	RLR	RRR
Número de cuerpos amarillos	14.7	9.5	14.7	12.0	15.7	15.0	15.6	12.3
Chester White Número embríos	3.5	3.7	5.7	7.0	10.0	5.7	10.2	9.2
%	25	40	39	58	62	38	68	75
Número de cuerpos amarillos	12.5	12.0	12.3	9.22	12.3	11.0	11.1	10.2
Poland China Número de embríos	4.2	6.7	4.3	5.7	5.2	3.5	8.4	8.4
%	39	56	38	56	43	32	74	85

Número de cuerpos amarillos encontrados en los ovarios. Número de embríos = Número de fetos normales encontrados en el útero 25 días después del apareamiento % = Porcentaje de sobrevivencia. Los promedios son de valores individuales de cuatro cerdas en el Experimento I y de ocho cerdas en el Experimento II.

superovulación, no lo es a la sobrevivencia de embriones. Los animales con menos comida a pesar de haber ovulado menos, terminaron con más embríos vivos. Estos datos han sido confirmados por Haines et. al. (1959). Nótese sin embargo que el número mayor de embriones en ambos experimentos se encuentra en el grupo de alimentación restringida pero que recibió alimentación libre inmediatamente antes del celo solamente (RLR).

En ganado vacuno algunos criadores son de opinión que las vacas excesivamente gordas producen becerros débiles. Esto parece ser confirmado por experimentos realizados en Sur Africa del efecto del nivel nutritivo sobre el peso al nacer de becerros Shorthorn, Afrikander, Friesian y Jerseys (Joubert y Bonsma, 1957). Los pesos al nacer de becerros hijos de madres en el nivel de baja alimentación fueron mayores que los de becerros de las mismas razas de madres en un elevado plano alimenticio. Esto se comprobó en los Shorthorns, Afrikander y Holsteins; pero el caso contrario ocurrió en los becerros Jerseys.

Otras observaciones del mismo autor (Joubert, 1954) indican que los bovinos, en alto nivel nutritivo necesitaron un poco más de servicios por preñez (1.59) que en bajo nivel (1.43). En cambio los períodos de ausencia de celos en invierno o después del parto, fueron mucho más largos en vacas en bajo que en alto nivel nutritivo.

3. Sobre la vida reproductiva en el macho. Si los datos anteriores demuestran que las funciones reproductivas en la hembra son bastante sensibles a los niveles nutritivos, cabe preguntarse si hay una sensibilidad igual por parte del macho. El exceso de alimentación ha sido considerado perjudicial para la fertilidad en el macho, sin embargo hay pocas pruebas experimentales convincentes.

La alimentación excesiva después de la pubertad puede ser definitivamente perjudicial al macho. Flipse y Almquist, (1961) probaron en toros, que el exceso de gordura reduce la actividad sexual y la facilidad de obtener semen después de los tres años de edad. Los toros de este experimento desarrollaron apatía sexual al mismo tiempo que

tuvieron dificultades en las pezuñas y patas, debido al exceso de peso. Sin embargo el semen cuando se logró obtener fue normal y fértil.

En muchos de los casos observados de animales estériles sumamente gordos no se sabe cuál es la causa y cuál es el efecto. En animales de laboratorio la inanición puede detener la espermatogénesis, pero se requiere llegar a un estado de hambre sumamente grave (pérdida de 35 por ciento del peso) para que esto ocurra, (ver revisión de Mann y Lutwak-Mann, 1951) y la recuperación es completa una vez que vuelve a ser alimentado normalmente el animal.

En toros ha habido gran interés en descubrir conexiones entre la nutrición y la calidad del semen producido para inseminación artificial. Se puede decir que la producción de semen es relativamente insensible a disturbios de la nutrición, sobre todo si son de corta duración. En un experimento de Mann y Walton (1953) mantuvieron un toro en raciones submínimas de mantenimiento por 23 semanas. Al final de este tratamiento no se notaba aún disminución en el número de espermatozoides, o volumen total del eyaculado, aunque el toro había perdido un sexto de su peso. Sin embargo la secreción de las vesículas seminales sí se había reducido. Puede decirse que una vez establecida la espermatogénesis en animales sanos, esta función es mucho menos afectada por fluctuaciones en el nivel nutritivo que las funciones de la reproducción en la hembra, en cuanto a cantidad total de alimento o energía total. La situación es un poco diferente si se examinan las deficiencias específicas de nutrimento.

Deficiencias nutritivas específicas

En ambos sexos se han encontrado complicaciones de la fertilidad cuando hay carencias de ciertos nutrimentos específicos. Así se descubrió que la carencia de vitamina A ocasiona degeneración de los tubos seminíferos en ratas. El daño puede llegar a ser tan grande que solo queden células de Sertoli en los tubos seminíferos, y sin embargo, dichas ratas se recuperan cuando reciben vita-

mina A, aún cuando el resto de la alimentación sea deficiente (Mason, 1933). Cosa similar ocurre bajo deficiencia de vitamina E, pero aquí el daño a los tubos seminíferos es irreparable en la rata. Otros estudios demuestran conexión entre ciertos nutrimentos (vit. C, zinc, manganeso) y la reproducción, sobre todo en animales de laboratorio. En el análisis que sigue se tratará únicamente aquellas pruebas que parecen más concluyentes al autor, y sobre temas de interés para la explotación práctica del ganado. Por ejemplo, el daño ocasionado a la espermatogénesis y a la fertilidad en la hembra por la carencia de vitamina E, dio cierta espectacularidad popular a dicha vitamina que fue nombrada como el factor antiesterilidad. Las casas productoras de extractos de dicha vitamina hicieron gran propaganda a sus preparados como capaces de curar esterilidad en vacas, ovejas y yeguas. Ningún trabajo experimental serio justifica semejante propaganda pues el hecho es que solo en la rata y probablemente en el *Hampster Dorado* (*Cricetus auratus*), se ha podido demostrar la conexión entre esterilidad y deficiencia de vitamina E (ver Gullickson, 1949).

En este último trabajo se informa sobre un grupo de ganado mantenido bajo régimen exclusivo de raciones deficientes en vitamina E por cuatro generaciones. No se había observado ningún trastorno aparente ni a la espermatogénesis, ni a la fertilidad de las hembras.

1. Proteína. Una deficiencia muy pronunciada de proteína ha sido demostrada como causante de atrofia de las vías genitales en vacas, en los países escandinavos. Esto ocurre en situaciones de inviernos sumamente prolongados en que los animales subsisten de paja, remolacha o pulpa de remolacha por muchos meses. Las vacas en producción reciben mejor ración, por lo que el mal se presenta principalmente en novillas, que llegan a tener completo anestro (Moustgaard, 1959). Las posibilidades de que esto ocurra en animales en libertad, comiendo en potreros aún mediocres o con heno de mediana calidad, es muy remota. Reid ha demostrado que en potreros aún de baja calidad, es más fácil que las novillas en crecimiento carezcan de

energía total que de proteína (Reid, et al., 1955).

Branton y asociados realizaron estudios sobre la calidad y producción de semen en toros de inseminación artificial sometidos a dietas de heno más concentrados con 12, 16 y 20 por ciento de proteína. También estudiaron el posible valor de agregar proteína de origen animal en comparación con proteína exclusivamente vegetal. En ningún caso pudieron confirmar que las diferencias en dieta ocasionaran cambios en las características del semen, o en la fertilidad que se obtenía con ese semen en pruebas extensivas de inseminación (Branton, et. al., 1947, 1949).

2. Minerales. Aquí aparece como indiscutible la influencia de las deficiencias de fósforo sobre la fertilidad del ganado, en zonas pastoriles del mundo (ver revisión de De Alba, 1959). En vacas, los síntomas sobre la reproducción son de irregularidad en las funciones ováricas con atraso de la pubertad y anestro. El hecho de que el suministro de hueso molido o fosfato dicálcico eleve los porcentajes de cría prueba definitivamente que el fósforo es el agente causal de dicha infertilidad. Es notable que a pesar de ser tan extensas las áreas del mundo en que existen deficiencias de fósforo, no se sabe mayor cosa sobre la influencia de esta deficiencia sobre la fertilidad en el macho, atribuyéndose todo el problema a infertilidad en la hembra.

En la explotación del ganado Zebú el retardo de la aparición de la pubertad ha constituido un serio obstáculo económico. Si bien gran parte de este problema es genético, hay pruebas de que la nutrición y muy especialmente la carencia de fósforo, juega un papel importante. En la India, Johari y Talapatra (1957), encontraron que la edad del primer parto en seis criaderos estatales oscilaba entre 3.6 años en el mejor establecimiento y 4.7 en el peor. Estos autores hicieron observaciones sobre dos grupos de novillas con tratamiento igual, excepto que parte del heno y paja que recibían unas, fue sustituido por un equivalente en energía de concentrado, pero este concentrado era más rico en fósforo, de tal manera que la dieta diaria de fósforo fue elevada de 5-7 gramos diarios a

10-15 gramos. En las novillas que recibieron más fósforo apareció el celo en una edad media de 2.9 años, mientras que las novillas que continuaron comiendo solo forraje toSCO bajo en fósforo, solo tres novillas entre ocho entraron en celo a los tres años y el resto aún a los cinco años no habían concebido.

Las deficiencias de calcio son poco menos que inexistentes en el ganado pastoril, y aún cuando se han provocado deficiencias en condiciones experimentales, no ha habido trastornos de la reproducción. El exceso de calcio por el contrario contribuye a acentuar las deficiencias de fósforo.

3. Vitaminas. En la práctica de la cría animal, sin duda alguna la vitamina A es la de mayor importancia. Su carencia es frecuente en raciones de animales de vida pastoril en zonas semi desérticas y aún en animales estabulados que reciben pajas o henos de muy baja calidad. En la vaca, la carencia provoca irregularidad en los estros, y aborto (Hart, 1940-41).

En el toro, la deficiencia de vitamina A, retrasa la madurez sexual, el libido y causa degeneración testicular con reducción de la cantidad y calidad del semen. Con una ración de pulpa de remolacha, paja y concentrado libre de vitamina A, la aparición de espermatozoides anormales aumentó gradualmente, y se llegó a demostrar daño degenerativo en el epitelio germinal de toros (Bratton et. al, 1948). En unas experiencias con moruecos, sin embargo, el interés sexual no disminuyó en animales deficientes en vitamina A que mostraban ceguera nocturna, espasmos y convulsiones después de 21 o más semanas de vivir en raciones carentes de esta vitamina (Lindley et al. 1949). Este experimento de Lindley es importante porque trata de elucidar el modo de actuar de la vitamina A sobre el testículo. Se había observado en animales deficientes de esta vitamina que su hipófisis desarrollaba ciertos quistes o alvéolos desprovistos de las células secretoras normales. Se pensó que la vitamina A dañaba primero las funciones de la pituitaria y ésta fallaba en su secreción normal de gonadotropinas. Por lo tanto supliendo estas hormonas o la propia testosterona a animales carentes sería posible restaurar las funciones

reproductivas sin recurrir a la vitamina A. En el experimento mencionado también aparecieron estos quistes hipofisarios (Lindley et. al. 1949). El peso testicular de moruecos deficientes fue de 239 gms. y con suplemento de vitamina A 639 gramos. Animales con la misma dieta deficiente pero recibiendo testosterona dieron un peso testicular de 293 gms. y cuando recibieron suero de yegua preñada el peso fue de 450 gramos. Evidentemente este tuvo algo de influencia sobre el testículo, pero no suficiente para contrarrestar la avitaminosis. El semen obtenido de estos moruecos fue uniformemente mediocre con cualquier tratamiento que no incluyera suplementación de la vitamina A carente en la ración basal.

En la hembra, la deficiencia de vitamina A es responsable de reducción de la fertilidad. En la vaca que vive en tierras semidesérticas es muy frecuente el aborto ocasionado por avitaminosis A cuando el animal ha estado comiendo forrajes secos durante la mayor parte de la gestación. En algunas ocasiones estos abortos adquieren características catastróficas y grandes pérdidas económicas que antiguamente eran muy difíciles de evitar por la escasez de forraje verde rico en vitamina A en grandes zonas desérticas productoras de carne. Actualmente se puede evitar esta pérdida con concentrados y comprimidos que lleven vitamina A sintética u hojas de alfalfa.

En cerdos y ovejas también hay pérdida de fertilidad ocasionadas por carencia de vitamina A pero se menciona menos el aborto como efecto principal, sino más bien irregularidad de los celos y concepción muy baja debido a estado anormal de todo el epitelio de las vías genitales.

Efectos de la temperatura ambiente sobre la fisiología de la reproducción

El estudio de la fisiología de adaptación al calor, ha recibido gran impulso después de las primeras publicaciones que probaron que el fracaso de las razas europeas en el trópico se debía en parte a factores difíciles de modificar por el hombre (para una buena revisión de esta materia ver Findlay y Beakley,

1954). En este estudio se pondrá énfasis sobre trabajos posteriores a dicha revisión.

Los animales de explotación pecuaria son todos homeotérmicos. Es decir su fisiología opera con extraordinaria uniformidad pero dentro de un margen pequeño de diferencias en temperatura corporal. Por el contrario, los animales poiquilotérmicos (batracios, reptiles, anfibios) tienen una fisiología que cambia de celeridad de acuerdo con la temperatura del ambiente. Con relación a la reproducción, se había creído que a mayor esfuerzo fisiológico hecho por el individuo para compensar excesos o deficiencias del calor ambiental con respecto al calor de su cuerpo, se causaba un desgaste que se traducía en menor fertilidad.

Sin embargo pronto se descubrió que el mecanismo reproductivo tiene sus demandas específicas de homeotermia. Las funciones del escroto, como termo reguladoras, fueron descubiertas desde 1924 (Moore, 1924) y se probó que la elevación de la temperatura de los testículos causaba degeneración testicular. De aquí siguieron numerosos estudios sobre el efecto de la temperatura sobre la espermatogénesis y la fertilidad en el macho. Más recientemente se ha probado que si bien la ovulación en la hembra no sufre mayores trastornos con cambios de temperatura, la implantación de estos óvulos o las pérdidas embrionarias, son afectadas por la temperatura. A continuación se ilustrarán estos puntos con experimentos representativos de efectos de temperatura sobre la reproducción en el macho y en la hembra.

1. Efectos sobre el macho. Ya se ha mencionado cómo, en tierras frías, los menores índices de fertilidad en vacas se obtienen en invierno Mercier y Salisbury, (1947 a y b). Sin embargo en tierras con verano prolongado y altas temperaturas, sucede lo contrario, como se puede ver en el Cuadro N° 12.

Para probar en qué grado estas diferencias en porcentajes de concepción en la vaca son debidos a cambios en la calidad del semen atribuibles a temperatura, se recurre a investigaciones bajo temperatura regulada. Un experimento hecho en toros prueba que la espermatogénesis es entorpecida por las temperaturas ambientales elevadas (Casady, et. al. 1953). Las pruebas son más interesantes en ovejas por la posibilidad de modificar este efecto por medio de la trasquila.

La efectividad de la trasquila en reducir la temperatura del cuerpo y la temperatura de los testículos al final del verano ha sido demostrada por Foote y asociados en Wisconsin (Foote et. al. 1957). Estos mismos investigadores descubrieron que la trasquila es más efectiva en mantener una temperatura normal en el testículo que en todo el cuerpo del animal. En ese tiempo, también se probó en Wisconsin (Hulet, et. al. 1956) que ovejas apareadas al final del verano con moruecos trasquilados dieron mayor porcentaje de crías que ovejas similares apareadas con moruecos que no habían sido trasquilados desde el principio del verano. La calidad del semen producido por moruecos Southdown en el ambiente de Kentucky

CUADRO N° 12

Porcentaje de vacas que no retornan a la inseminación, según la estación del año, en el Estado de Louisiana, EE.UU. (datos tomados de Johnston y Branton, 1953).

	Jersey	Holstein	Guernsey	Todas las razas	Media máxima °C.
Primavera	69.1	70.9	68.5	69.3	24.0
Verano	67.6	65.1	64.8	65.9	32.4
Otoño	67.3	66.0	63.6	65.1	24.3
Invierno	66.4	74.8	69.3	70.2	15.6

A pesar de las diferencias aparentes entre razas, éstas no fueron significativas.

y en aire acondicionado indicaron que estos producían mejor semen al principio de la estación de cría (Dutt y Simpson, 1957) como se puede ver en el Cuadro N° 13.

Con los animales de la prueba anterior se cubrieron 20 ovejas por cada morueco. Diez se sacrificaron a los tres días para contar el número de óvulos fertilizados. Otras diez se llevaron hasta el parto. El porcentaje de óvulos fecundados por machos en aire acondicionado fue de 64.2 por ciento y de los testigos 26 por ciento. Se concluyó que gran parte de la infertilidad al inicio de la época de "brama" en ovejas fue atribuible a mala calidad del semen. Esto a su vez fue ocasionado por los efectos del calor en los moruecos.

experimentación hecha en Kentucky, Estados Unidos, donde hay gran interés en la producción de corderos que alcancen el mercado antes que la producción en las grandes regiones pastoriles del Oeste de ese país (Dutt y Bush, 1955). Sus datos muestran que el máximo de fertilidad desde el primer servicio de la estación se obtiene cuando tanto los machos como las hembras han sido sometidos a temperaturas bajas (8°C,) desde mediados del verano (Cuadro No. 14).

Hay evidencia de que lo que ha ocurrido en ovejas refrigeradas es que ha habido un cambio de sus balances hormonales, puesto que estas ovejas tienen distinta sensibilidad a la inyección de hormonas gonadotrópicas. Contra lo que podía esperarse, al inyectar

CUADRO N° 13

Calidad del semen producido al final del verano por moruecos mantenidos en dos cámaras similares, pero una con aire acondicionado a 10°C.

(Datos de Dutt y Simpson, 1957).

Grupo	Vol. del semen ml.	Motilidad %	10,000/mm ³ Concentración de espermas	Porcentaje de anormales
Testigo	0.77	41.8	243.3	36.9
En aire condicionado	0.98	70.3	343.5	6.4

Promedios de seis colecciones semanales, tres machos en cada tratamiento.

Sin embargo, en estos estudios y otros similares en ovejas, la mala calidad del semen no podía ser considerada como la única causa de la baja fertilidad al principio de la época de celo pues el número de embriones defectuosos después de la fertilización era mayor en agosto que en setiembre. Por esta razón se buscó el efecto posible de la alta temperatura sobre la sobrevivencia de óvulos fecundados.

2. Efectos sobre la hembra. La temperatura elevada de verano tiende a retrasar la época de iniciación de la "brama" en ovejas. Así resulta que la oveja entra en celo en otoño por la conjunción de dos causas: disminución de luz y disminución de temperatura. Esto fue probado en una

siero de yegua preñada se obtienen más ovulaciones en ovejas testigo que están lejos de entrar en celo, que en ovejas "refrigeradas" que están a punto de entrar en celo, (Dutt et al, 1959).

Una prueba final de la acción de la alta temperatura sobre la segmentación de los óvulos de oveja fue presentada por Dutt (1959), en un ensayo en que se expusieron ovejas a una temperatura de 32°C. antes de la ovulación (día 12 del ciclo estrual) las cuales fueron sacrificadas tres días después del apareamiento para observar la fertilidad y número de óvulos anormales. Estos autores también tuvieron la precaución de contar el número de óvulos que tenían espermatozoides en su zona pellúcida, con el objeto

CUADRO N° 14

Fertilidad de ovejas colocadas en ambientes refrigerados desde mediados del verano, en comparación con animales similares expuestos a la misma alimentación y luz, pero sin refrigeración. (Datos de Dutt y Bush, 1955).

	Ovejas testigo apareadas con:		Ovejas "refrigeradas" apareadas con:	
	Machos testigos Temp. 31.5°C	Machos "refrigerados" 8°C	Machos testigos Temp. 31.5°C	Machos "refrigerados" 8°C
Número de ovejas	10	10	10	10
Fecha del primer celo (Promedio)	sept. 1	sept. 4	Julio 9	julio 11
Fecha media de nacimiento	feb. 20	feb. 10	feb. 15	dic. 10
Promedio de servicios por parto	2.8	2.0	5.3	1.9
Porcentaje de ovejas que concibieron al primer servicio	50.0	40.0	0.0	60.0

de determinar si la falta de segmentación era defecto del óvulo o de que no llegaban los espermatozoides hasta el óvulo. Estos datos se presentan en el Cuadro No. 15.

El número de óvulos anormales es mayor en las ovejas sometidas a temperaturas altas, pero también es menor el número de óvulos con espermatozoides. Por lo tanto es

posible que la alta temperatura sea perjudicial tanto al óvulo como a la penetración de los espermatozoides; es decir, que haya daño en ambos gametos.

En estos mismos estudios se mantuvieron otras ovejas en la cámara caliente hasta 24 días después del apareamiento. Otro grupo en ambiente normal fue sometido al

CUADRO N° 15

Fertilización e incidencia de óvulos anormales en ovejas sometidas a temperaturas altas (32°C) desde antes del celo hasta el tercer día después del apareamiento en comparación con testigos en ambiente normal. (Datos de Dutt et. al, 1959).

	Ovejas Testigo	Ovejas trasquiladas	Ovejas en cámara caliente sin trasquilar	ambas
Número de ovejas	20	20	20	40
Total de óvulos recuperados	27	25	27	52
Porcentaje de óvulos fecundados	92.6	64.0	40.7	51.9
Porcentaje de óvulos anormales	3.7	32.0	55.6	44.2
Porcentaje de óvulos con espermatozoides en la zona pellucida	88.9	44.0	18.5	30.8

ambiente caliente por primera vez ocho días después del apareamiento. En estas pruebas las pérdidas de embriones en ovejas en ambiente caliente fue de 9.7 por ciento; de 20 apareadas sólo una oveja parió. La pérdida embrionaria en ovejas en ambiente normal fue de 16.7 por ciento. Cuando las ovejas fueron expuestas al ambiente caliente ocho días después del apareamiento no sufrieron mayor pérdida embrionaria. Todavía Dutt perfeccionó más estos estudios colocando ovejas al día siguiente del apareamiento en cámaras calientes. En esa fecha debe de haberse completado el proceso de la ovulación. Aquí se descubrió que la pérdida embrionaria era de 84.6 por ciento cuando animales testigos no sufrían una pérdida sino de 23.1 por ciento.

No existen datos similares sobre el efecto de altas temperaturas en la temprana embriología en otras especies, pero en vacas se cuenta con un estudio interesante sobre el efecto de la temperatura sobre la edad de iniciación de la pubertad en novillas Shorthorn, Santa Gertrudis y Brahman (Zebú). Dicho estudio se realizó en la Estación Experimental de Missouri utilizando dos cámaras climáticas idénticas y un corral de ceba. Las novillas fueron colocadas en las cámaras, una a 10°C. y la otra a 27°C.

después del destete. En el corral prevalecían las condiciones de temperatura del lugar. Todas las observaciones sobre actividad ovárica fueron hechas por palpación rectal. Los resultados aparecen en el Cuadro N° 16.

Los datos no son muy concluyentes, debido a que algunos promedios incluyen sólo dos novillas sobre todo en las Brahman, pero es evidente que el calor es capaz de retardar la edad de la pubertad en las Shorthorn. Debido a la constancia de los datos de medidas del cuerpo, no se sabe si este es un efecto directo sobre el ovario o como en el caso del nivel nutritivo, el efecto principal es sobre el crecimiento y el celo no se presenta hasta haber llegado a un desarrollo esquelético mínimo. Es notable ver que las Santa Gertrudis se vieron muy poco afectadas en su crecimiento o pubertad por el ambiente, y los autores hacen ver que las Brahman fueron muy erráticas en la iniciación de su pubertad con períodos de anestro, después de la primera ovulación, cosa que no ocurrió en las otras razas en ningún ambiente.

Una investigación sobre iniciación de la pubertad en toretes Jersey sometidos a ambiente cálido indica mayor influencia de la temperatura sobre la calidad del semen que sobre el vigor sexual o libido (Riera, 1963)*.

CUADRO N° 16

Resultado del crecimiento y actividad ovárica en tres razas de ganado de carne sometidas a temperaturas constantes altas y bajas y al ambiente natural de Columbia, Missouri. (Datos de Dale, Ragsdale y Cheng, 1959).

Razas Ambientes	Brahman			Santa Gertrudis			Shorthorn		
	10°C	27°C	Corral	10°C	27°C	Corral	10°C	27°C	Corral
Edad media a la primera ovulación, días.	307	463	397	290	290	306	303	440	280
Peso en kilogramos	261	357	296	295	269	243	363	267	219
Altura en la cruz, cm.	114	118	118	112	109	110	110	111	108
Circunferencia del pecho en centímetros	154	171	156	153	148	145	152	152	137

* Tesis sin publicar, IICA, Turrialba, Costa Rica.

Efecto de la altitud sobre el nivel del mar

Los problemas de la reproducción a grandes alturas fueron dramatizados durante la conquista española del Imperio de los Incas y de Bolivia, debido a la esterilidad aparente de muchos mamíferos recién trasplantados del nivel del mar a alturas de más de 3.500 metros. El conquistador español sufrió esta misma esterilidad y se afirma que en la ciudad de Potosí (Bolivia) no nació un solo descendiente de españoles en las primeros 53 años de la ocupación. Se dice que la capital original del Perú que estuvo en Jauja, fue trasladada a su capital actual Lima, entre otras causas, debido a la esterilidad de los caballos, cerdos y aves en la ciudad alta. Existe muy poca información sobre problemas reproductivos en otras regiones montañosas con alturas menores de 3.500 metros. Los problemas del Perú y Bolivia no parecen haber ocurrido con la llegada de animales inadaptados a México (2.400 m.) o a Bogotá (2.800 m.).

De los propios Andes, la información es fragmentaria y en muchos estudios es difícil separar el efecto de la altura del efecto debido a mala alimentación, pero los estudios realizados por Monge en Perú así como los resultados realizados en cámaras de decompresión, indican que la baja presión atmosférica ocasiona un trastorno de la espermatogénesis en el macho de muchas especies domésticas, antes de su completa aclimatación. No se ha encontrado hasta ahora ningún daño similar en el ovario de las hembras.

Monge y Mori Chávez (1942) describen la apariencia histológica de los testículos de un gato que había permanecido por seis meses en Morococha (Perú) a una altura de 4.500 metros sobre el nivel del mar. Desde su apariencia y tacto se notaba una blandura excesiva y el examen microscópico reveló que los tubos seminíferos se encontraban llenos de un líquido turbio con células de núcleo voluminoso y con ausencia completa del proceso de espermatogénesis. Las células de Sertoli aparentemente eran

las que habían dado origen a esa masa celular no espermatogénica. El aspecto era similar al del testículo criptórcido. Casos similares fueron observados en conejos. En Ianares (San Martín y Atkins, 1942) encontraron en semen de animales no aclimatados indicaciones de disturbios de la espermatogénesis. Sin embargo el propio Monge indica que el disturbio es transitorio si bien no se sabe si todos los animales llevados a la altura son capaces de recuperar su fertilidad después de un tiempo, ni la rapidez de esta aclimatación. Aparentemente el espermatozoide normal sometido a bajas presiones después de la eyaculación (Accame, Monge y Miller, 1944) no sufre daño en su motilidad o metabolismo, por lo que en algunos casos puede considerarse el mantenimiento de los sementales a menor altura y transportar el semen a las regiones altas donde viven las ovejas.

Existe un buen informe sobre trabajo práctico de inseminación artificial con ovejas en Perú (Easley, 1951). La estación de inseminación se encontraba a 3.800 metros. Se estudiaron 24 moruecos de razas Merino, Corriedale y Karakul, de los cuales solamente 16 produjeron semen normal. Todos los moruecos habían permanecido varios años en esa altura por lo que se esperaba que los efectos transitorios hubieran desaparecido. De 10 Merinos importados, ocho produjeron semen normal. En cambio de nueve Corriedales sólo cuatro produjeron semen normal. El semen anormal se caracterizaba por elevado pH, cuentas bajas de espermatozoides, exceso de espermatozoides sin cola y semen turbio o café. En cuatro moruecos con semen anormal, éste mejoró mucho con alimentación suplementaria. Las ovejas mostraron ciclos estruales normales de 16 días, sin embargo el porcentaje de nacimientos fue sólo de 39 por ciento pero en un grupo que recibió mejor alimentación se llegó a 48 por ciento. Es evidente que en las alturas del Perú el problema de la baja fertilidad de las ovejas es un problema complejo en el cual la esterilidad del macho juega un papel importante pero no único. Además de la alimentación deficiente, la cercanía de esas altas mesetas al Ecuador,

presenta problemas de poca estacionalidad de la luz. En las observaciones de Easley se nota que las ovejas de esas regiones tienen partos todo el año. Sin embargo los ciclos estruales fueron más frecuentes en mayo que en otros meses.

Los trabajos de laboratorio realizados en animales pequeños sometidos a cámaras de decompresión confirman los hechos observados en el Perú sobre la espermatogénesis. Una revisión de esas investigaciones hasta 1953 fue hecha por Stickney y van Liere (1953). A 4.300 metros de elevación simulada, un grupo de ratas (durante 60 días de exposición) mostró reproducción normal, pero las hembras no amamantaron bien a sus crías. Este fenómeno está acompañado de un aumento de tamaño de la corteza suprarrenal.

Puesto que tanto el funcionamiento de la corteza suprarrenal como la espermatogénesis están reguladas por hormonas hipofisarias, parece importante determinar si el daño de altura ocurre directamente sobre las glándulas suprarrenales y testículo o a través de la pituitaria. Para este efecto San Martín y colaboradores (1957) llevaron a cabo un experimento con conejos llevados de la Costa Peruana a una altura de 4.650 metros. La inyección de hormonas gonadotróficas y adrenocorticotróficas fueron incapaces de evitar el efecto de la altura sobre la calidad del semen producido por estos conejos o la aparición de mayores números de espermatozoides anormales.

Debe anotarse que en los casos de "mal de montaña", o sea el síndrome completo de inadaptación a la altura además de los trastornos al sistema circulatorio, ocurren serios cambios en la corteza suprarrenal (Cuba Caparó, 1956) y lesiones musculares muy similares a las que ocurren por deficiencia de vitamina E (tocoferol), por lo que el papel que pueda jugar la altura sobre la espermatogénesis a través de entorpecimiento del metabolismo normal de dicha vitamina no se debe descartar.

A 4,800 m. la esterilidad en ratas machos fue completa. Apareció gran debilidad en

las hembras también pero no se pudo identificar ningún daño estructural en los ovarios.

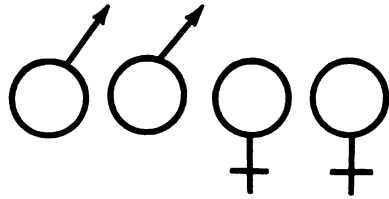
Bajo estas circunstancias es interesante ver que el daño al epitelio germinal es efecto directo de la baja tensión de oxígeno y no de fallas en la secreción gonadotrófica de la pituitaria. En efecto, (Gordon, Torretta y Charipper, 1943) en un estudio en que se exponían ratas adultas a más de 7.000 metros por seis horas diariamente durante 14 a 18 días se observó marcada degeneración de las células espermatogénicas. Las pituitarias de estas ratas mostraron aumento del número de basófilos y vacuolas similares a los que aparecen con la castración. Sin embargo, el contenido de hormonas gonadotróficas de estas pituitarias fue mayor que el de ratas que no habían sido sometidas a tratamiento de altura. Así mismo la inyección de gonadotropina a las ratas expuestas a altura de más de 7.000 metros no ocasionó ninguna reparación o recuperación de la degeneración espermatogénica. En cambio sí ocasionó hiperplasia de las células intersticiales. Las mismas dosis de gonadotropina repararon la espermatogénesis de ratas similares, castradas, pero sin exponer a grandes alturas. Estos resultados, así como el hecho de que se puede ocasionar también daño sobre la espermatogénesis mediante la reducción de la tensión de oxígeno (a presión atmosférica de nivel del mar) sustituyendo los porcentajes de oxígeno por gas carbónico, indican que es la baja tensión de oxígeno la causa directa del daño al proceso de espermatogénesis. Sin embargo, algunos estudios peruanos muestran la existencia de un trastorno hormonal de las suprarrenales que acompaña al proceso de adaptación a la altura (San Martín, Prato y Fernández Cano, 1953). Estos autores indican que hay un aumento en la excreción de cetosteroides en el proceso de adaptación a la altura, muy probablemente de origen suprarrenal. Es posible que este trastorno esté asociado al de la espermatogénesis.

REFERENCIAS

- ACCAME, F., MONGE, L. y MILLER, J. C. 1944. Effect of reduced barometric pressure on ram semen. *J. Anim. Sci.* 3:431. (Abstract).
- AMOROSO, E. C. y MARSHALL, F. H. A. 1960. External factors in sexual periodicity. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v I, 2ª parte, cap. 13.
- ANDERSON, J. 1944. The periodicity and duration of oestrus in Zebu and grade cattle. *J. Agr. Sci.* 34:57.
- _____, 1944. The periodicity and duration of oestrus in Zebu and grade cattle. *J. Agr. Sci.* 34:57.
- ASDELL, S. A. 1946. *Patterns of mammalian reproduction*. Ithaca, New York, Comstock.
- BENOIT, J. 1934. Activation sexuelle obtenue chez le Canard par l'éclaircissement artificiel pendant la période de repos génital. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 199:1671.
- _____, 1935. Nouvelles expériences relative a stimulation par la lumière du développement testiculaire chez le Canard. *C. R. Acad. Sci.*, Paris 201:359.
- BISSONNETTE, T. H. 1941. Experimental modification of breeding cycles in goats. *Physiol. Zool.* 14:379.
- BRANTON, C., BRATTON, R. W., y SALISBURY, G. W. 1947. Total digestible nutrients and protein levels for dairy bulls used in artificial breeding. *J. Dairy Sci.* 30:1003.
- _____, BRATTON, R. W. y SALISBURY, G. W. 1949. Semen production and fertility of dairy bulls fed rations containing proteins of plant and animal origin. *J. Dairy Sci.* 32:292.
- BRATTON, R. W., SALISBURY, G. W., TANABE, T., BRANTON, C., MERCIER, E. y LOOSLI, J. K. 1948. Breeding behavior spermatogenesis and semen production of mature dairy bulls fed rations low in carotene. *J. Dairy Sci.* 31:779.
- _____, MUSGRAVE, S. D., DUNN, H. O. y FOOTE, R. H. 1959. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. II. Influence of underfeeding and overfeeding from birth to 80 weeks of age on growth, sexual development and semen production of Holstein bulls. *Cornell Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 940.
- BURKHARDT, J. 1947. Transition from anestrus in the mare and the effects of artificial lighting. *J. Agric. Sci.* 37:64.
- CASADY, R. B., MYERS, R. M., y LEGATES, J. E. 1953. The effect of exposure to high ambient temperature on spermatogenesis in the dairy bull. *J. Dairy Sci.* 36:14.
- CHASE, E. B. 1941. Studies on an anophthalmic strain of mice. II. Effect of congenital eyelessness on reproductive phenomena. *Anat. Rec.* 80:33.
- COLE, H. H. y MILLER, R. F. 1933. Artificial induction of ovulation and oestrus in the ewe during anoestrus. *Amer. J. Physiol.* 104:165.
- CUBA CAPARO, A. 1956. Estudio comparativo del mal de montaña. *An. Fac. Med. Lima* 39:1104.
- DALE, H. E., RAGSDALE, A. G. y CHENG, C. S. 1959. Environmental physiology and shelter engineering with special reference to domestic animals. II. Effect of constant environmental temperatures of 50° and 80° F. on ovarian activity of Brahman, Santa Gertrudis, and Shorthorn calves with a note on physical activity. *Mo. Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 704.
- DARROCK, J. G., NORDSKOG, A. W. y VAN HORN, J. L. 1950. The effect of feeding concentrates to range ewes on lamb and wool production. *J. Anim. Sci.* 9:431.
- DAY, F. T. 1939. Sterility in the mare associated with irregularities of the oestrus cycle. *Vet. Rec.* 51:113.
- DE ALBA, J. 1959. Carencias minerales en el animal que vive de pastoreo. *Turrialba* 9:91.
- DUTT, R. H. y BUSH, L. F. 1955. The effect of low environmental temperature on initiation of the breeding season and fertility in sheep. *J. Anim. Sci.* 14:885.
- _____, y SIMPSON, E. C. 1957. Environmental temperature and fertility of Southdown rams early in the breeding season. *J. Anim. Sci.* 16:136.
- _____, ELLINGTON, E. F. y CARLTON, W. W. 1959. Fertilization rate and early embryo survival in sheared and unshorn ewes following exposure to elevate air temperatures. *J. Anim. Sci.* 18:1308.
- EASLEY, G. T. 1951. A report of artificial insemination factors affecting reproduction and semen studies in sheep of the highland pastures of Southern Peru. *J. Anim. Vet. Med. Ass.* 119:278.
- EL-SHEIKH, A. S. HULET, C. V. POPE, A. L. y CASIDA, L. E. 1955. The effect of level of feeding on the reproductive capacity of the ewe. *J. Anim. Sci.* 14:919.
- FINDLAY, J. D. y BEAKLEY, W. R. 1954. *Environmental physiology of farm mammals*. En: Hammond, J., ed. *Progress in the physiology of farm animals*. London, Butterworths. v. I, cap. 6.
- Traducción al castellano bajo el título: *Progreso en fisiología zootécnica*. Zaragoza, España. 1960.

- FLIPSE, R. J. y ALMQUIST, J. O. 1961. Effect of total digestible nutrient intake from birth to four years of age on growth and reproductive development and performance of dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 44:905.
- FOOTE, W. C., POPE, A. L. NICHOLS, R. E. y CASIDA, L. E. 1957. The effect of variations in ambient temperature and humidity on rectal and testis temperature of sheared and unsheared rams. *J. Anim. Sci.* 16:144.
- FRAPS, R. M., HERER, B. H. y ROTCHILD, I. 1947. The imposition of diurnal ovulatory and temperature rhythms by periodic feeding of hens maintained under continuous light. *Endocrinology* 40:241.
- GORDON, A. S. TORNETTA, F. J. y CHARIPER, H. A. 1943. Effect of low atmospheric pressures on reproductive system of the male rat. *Proc. Soc. Exp. Biol. N. Y.* 53:6.
- GOSSETT, J. W. M. y SORENSEN, A. M. 1959. The effects of two levels of energy and seasons on reproductive phenomena of gilts. *J. Anim. Sci.* 18:40.
- GREENWOOD, A. W. 1962. An experiment with a constant environment for the domestic fowl. *Anim. Prod.* 4:80.
- GULLICKSON, T. W. 1949. Vitamin E in the nutrition of cattle. I. Effect of feeding vitamin E poor rations on reproduction, health, milk production and growth. *J. Dairy Sci.* 32:495.
- HAINES, C. E., WARNICK, A. C. y WALLACE, H. D. 1959. The effect of two levels of energy intake on reproductive phenomena in Duroc Jersey gilts. *J. Anim. Sci.* 18:347.
- HAMMOND, J. 1935. Oestrus and ovulation in the mare. *Leningrad, 15th Int. Physiol. Congr.* p. 142.
- HART, D. S. 1950. Photoperiodicity in Suffolk sheep. *J. Agric. Sci.* 40:143.
- HART, G. H. 1940-41. Vitamin A deficiency and requirements of farm animals. *Nutr. Abstr. Rev.* 10:261.
- HOVERSLAND, A. S. y VAN HORN, J. L. THOMAS, O. O. y FLOWER, A. E. 1956. The influence of age and flushing treatment on reproduction of range ewes. *J. Anim. Sci.* 15:1219. (Abstract).
- HOWELL, C. D. y ROLLINS, W. C. 1951. Environmental sources of variation in the gestation length of the horse. *J. Anim. Sci.* 10:789.
- HULET, C. V., EL-SHEIKH, A. S. POPE, A. L. y CASIDA, L. E. 1956. The effect of shearing and level of feeding on fertility of rams. *J. Anim. Sci.* 15:617.
- JOHARI, M. P. y TALAPATRA, S. K. 1957. Sex maturity in dairy cattle and the probable causes of delayed puberty. *Indian J. Vet. Sci.* 27:85.
- JOHNSTON, E. E. y BRANTON, C. 1953. Effects of seasonal climatic changes on certain physiological reactions, semen production and fertility of dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 36:934.
- JOUBERT, D. M. 1954. Influence of high and low nutritional planes on the oestrous cycle and conception rate of heifers. *J. Agric. Sci.* 45:164.
- _____, y BONSMMA, J. C. 1957. Duration of pregnancy in the domestic pig. *S. Afr. J. Sci.* 53:340.
- KAMMLADE, W. G., WELCH, J. A., NALBANDOV, A. V. y NORTON, H. W. 1952. Pituitary activity of sheep in relation to the breeding season. *J. Anim. Sci.* 11:646.
- LINDLEY, C. E. BURGMAN, H. H. CUNHA, T. J. y WARWICK, E. J. 1949. The effect of vitamin A deficiency on semen quality and the effect of testosterone and pregnant mare serum on vitamin A deficient rams. *J. Anim. Sci.* 8:590.
- MANN, T. y LUTWAK-MANN, C. 1951. Secretory function of male accessory organs of reproduction in mammals. *Physiol. Rev.* 31:27.
- _____, y WALTON, A. 1953. The effect of under feeding on the genital functions of a bull. *J. Agric. Sci.* 43:343.
- MARSHALL, F. H. A. 1937. On the change over in the oestrous cycle in animals after transference across the equator, with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling sexual periodicity. *Proc. Roy. Soc.* 122:413.
- _____, 1942. Exterioceptive factors in sexual periodicity. *Biol. Rev.* 17:68.
- MASON, K. E. 1933. Differences in testis injury and repair after vitamin A deficiency, vitamin E deficiency and inanition. *Amer. J. Anat.* 52:153.
- MERCIER, E. y SALISBURY, G. W. 1947a. Fertility level in artificial breeding associated with season, hours of daylight, and the age of cattle. *J. Dairy Sci.* 30:817.
- _____, y SALISBURY, G. W. 1947b. Seasonal variations in hours of daylight associated with fertility level of cattle under natural breeding conditions. *J. Dairy Sci.* 30:747.
- MONGE, C. y MORI CHAVEZ, P. 1942. Fisiología de la reproducción en la altura. La espermatogénesis en la altura. *An. Fac. Med. Lima* 25:34.
- MOORE, C. R. 1924. Scrotal replacement of experimental cryptorchid testes and the recovery of spermatogenic functions (Guinea pig). *Biol. Bull.* 51:112.
- MOUSTGAARD, J. 1959. Nutrition and reproduction in domestic animals. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T. eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. II, cap. 6.
- MURPHY, R. C. 1936. *Oceanic birds of South America*. New York, American Museum of Natural History.
- ORTAVANT, R. 1956. Action de la durée d'éclaircissement sur les processus spermatogénétiques chez le bélier. *C. R. Soc. Biol., Paris.* 150:471.

- PENQUITE, R. y THOMPSON, R. B. 1940. Results of a ten year study of the influence of artificial light on egg production. *Poultry Sci.* 19:358. (Abstract).
- POMEROY, R. W. 1960. Infertility and neo-natal mortality in the sow. III. Neo-natal mortality and foetal development. *J. Agric. Sci.* 54:31.
- RADFORD, H. M. 1961. Photoperiodism and sexual activity in merino ewes. *Austr. J. Agric. Res.* 12:139.
- REID, J. T. 1960. Effect of energy intake upon reproduction in farm animals. *J. Dairy Sci. Suppl.* 43:103.
- _____ TURK, K. L. HARDISON, W. A. MARTIN, C. M. y WOOLFOLK, P. G. 1955. The adequacy of some pastures as the sole source of nutrients for growing cattle. *J. Dairy Sci.* 38:20.
- ROBINSON, T. J. 1951. The control of fertility in sheep. II. The augmentation of fertility by gonadotrophin treatment of the ewe in the normal breeding season. *J. Agric. Sci.* 41:6.
- ROWAN, W. 1925. Relation of light to bird migration and developmental changes. *Nature* 115:494.
- _____ 1938. Light and seasonal reproduction in animals. *Biol. Rev.* 13:374.
- SAN MARTIN, M., y ATKINS, J. 1942. Estudio sobre la fertilidad del ganado lanar en la altura. *An. Fac. Med. Lima* 25:41.
- _____ PRATO, Y. y FERNANDEZ CANO, L. 1953. Excreción urinaria de esteroides en la adaptación a la altura. *Rev. Sanid. Polic., Lima.* 13:75.
- _____ PRATO, Y., FERNANDEZ, L., ANDRESEN, H., CALDERON, A., FERNANDEZ BACA, S., y SALCEDO, J. 1957. Concentración espermática, espermatozoides normales y excreción de 17-cetosteroides en cambios de altitud, solos o asociados a tratamientos hormonales. *Rev. Fac. Med. Vet., Lima* 12:5.
- SELF, H. L. GRUMMER, R. H. y CASIDA, L. E. 1955. The effects of various sequences of full and limited feeding on the reproductive phenomena in Chester White and Poland China gilts. *J. Anim. Sci.* 14:573.
- SORENSEN, A. M. HANSEL, W. HOUGH, W. H. ARMOSTRONG, D. T. McENTEE, K. y BRATTON, R. W. 1959. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. I. Influence of underfeeding and overfeeding on growth and development of Holstein heifers. *Cornell Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 936.
- STICKNEY, J. C. y VAN LIERE, E. S. 1953. Acclimatization to low oxygen tension. *Physiol. Rev.* 33:13.
- SWEETMAN, W. J. 1950. Artificial breeding in Alaska and the effect of extra light during the short winter days. *J. Dairy Sci.* 33:391. (Abstract).
- SYMINGTON, R. B. 1961. Studies on the adaptability of three breeds of sheep to a tropical environment modified by altitude. V. The annual fluctuation in breeding ability of rams maintained on Rhodesian highveld. *J. Agric. Sci.* 56:165.
- WARREN, D. C. CONRAD, R. SCHUMACHER, A. E. y AVERY, T. B. 1950. Effects of fluctuating environment on laying hens. *Kansas Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.* N° 68.
- WATSON, R. H. y GAMBLE, L. C. 1961. Puberty in the merino ewe with special reference to the influence of season of birth upon its occurrence. *Austr. J. Agric. Res.* 12:124.
- WHETHAM, E. O. 1933. Factors modifying egg production with special references to seasonal changes. *J. Agric. Sci.* 23:383.
- WILSON, R. L. GODLEY, W. C. y HURST, V. 1961. Effect of light, temperature and hormones on the reproductive performance of ewes. *J. Anim. Sci.* 20:693.
- YEATES, N. T. M. 1949. The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial means using light. *J. Agric. Sci.* 39:1.



El desarrollo del sexo y la fertilidad

Los problemas de la fertilidad son de tan variada naturaleza que cualquier aspecto de la fisiología de la reproducción tiene conexiones con la fertilidad. Es así como se ha visto en capítulos anteriores que el número de ovulaciones y el número de crías se ven afectados por influencias externas; éstas a su vez ocasionan diferentes balances internos que resultan en grados variables de fertilidad. En la cría práctica es sumamente difícil encontrar animales con fertilidad perfecta, pero algunos se acercan a ella. En el otro extremo están los completamente estériles y una vez descubiertos estos, causan una pérdida a la cría, pero en su propia esterilidad termina esta pérdida. En cambio entre los estériles y los de reproducción perfecta se encuentran la gran mayoría de los animales de explotación pecuaria. Con fertilidad muy variable, a veces influenciada por la acción del hombre y en otras completamente fuera de su manejo. Aquí se encuentran animales que afectan a la explotación en una forma continua. Puesto que se pueden reproducir, aunque en forma ineficiente, pueden perpetuar los defectos reproductivos que poseen y que sean de naturaleza hereditaria.

Si bien la eficiencia reproductiva es problema que afecta todos los aspectos de cría

que trata este libro, se han reunido en este capítulo algunos temas especiales de fertilidad. La idea de agruparlos se ha hecho en la creencia de que se comprende mejor así el problema total de la fertilidad que si se dejan dispersos en todo el texto. Para ahorrar repetición, en algunos casos se hace referencia a temas ya tratados o por tratar.

Clasificación general de los problemas de infertilidad

Cinco tipos fundamentales de infertilidad pueden ocurrir en la explotación animal: 1), Por defectos anatómicos del canal genital y de las gónadas; 2), Por defectos de los gametos producidos por un aparato genital macroscópicamente normal, 3), Por desbalance o mal funcionamiento fisiológico principalmente de los sistemas hormonales; 4), Por influencias ambientales o externas al individuo y 5), Por infecciones específicas del canal genitourinario.

Las infecciones específicas del canal genitourinario serán mencionadas ligeramente, debido a que su estudio no pertenece al campo de la fisiología de la reproducción o al mejoramiento animal sino a la clínica veteri-

naria. Un tercer tipo de problemas de infertilidad se podría establecer, y es el de aquellos casos de reproducción defectuosa que no están asociados a ninguna de las cuatro causas mencionadas. Muchos de estos casos pueden tener una clasificación dudosa aún cuando sean estudiados en detalle. Tal ocurre con las pérdidas embrionarias, cuando no se sabe si obedecen a un defecto en los gametos o al ambiente hormonal de la hembra en el momento de la implantación. También se encuentran muchos casos de elevada infertilidad sin ninguna causa aparente aún después de hacer estudios fisiológicos o patológicos de los individuos.

Los efectos ambientales sobre la fertilidad ya han sido mencionados en el Capítulo V.

Tanabe y Casida (1949), estimaron que en ganado lechero un 40 por ciento de las crías potenciales eran pérdidas en estas proporciones: 3 por ciento por vacas que no se cubren debido a defectos visibles en los órganos genitales; 9 por ciento por defectos inherentes en los óvulos; 12 por ciento porque no son fertilizados los óvulos normales y finalmente un 14 por ciento por muerte de embriones que habían iniciado su desarrollo en forma aparentemente normal.

En ovejas se ha estimado que la pérdida de óvulos que no llegan a producir crías es de 40 por ciento, y en cerdos la pérdida es de 45 por ciento (Casida, 1953).

Sin embargo, es obvio que no se puede generalizar sobre la naturaleza de los problemas de infertilidad, entre una raza y otra o entre un país y otro. La frecuencia de ciertos defectos hereditarios es modificable por la selección. Ciertos defectos anatómicos en el bovino solo han sido descritos en Europa y su frecuencia puede alcanzar proporciones muy elevadas en un país y ser de poca importancia en otro.

En cerdos, en que ha habido estudios con gran número de animales, se ha demostrado que las imperfecciones anatómicas constituyen el principal defecto encontrado en cerdas con fertilidad reducida. En Estados Unidos un 63.9 por ciento de cerdas con baja esterilidad mostraron defectos anatómicos contra 25.1 por ciento con anomalías atribuibles a desbalance hormonal. Por otra par-

te en Europa las aberraciones anatómicas fueron de muy poca frecuencia y los trastornos hormonales relativamente más importantes (Nalbandov, 1958).

Debido a que el estudio de los defectos anatómicos que contribuyen a la esterilidad están tan íntimamente ligados con el desarrollo diferencial del sexo y los órganos sexuales, antes de seguir adelante con los problemas de la infertilidad conviene repasar, aunque sea rápidamente, algunos aspectos de la determinación y desarrollo del sexo que a continuación se exponen.

La fertilidad y el desarrollo sexual

La reproducción animal está regida por la existencia de dos sexos capaces de producir gametos que se unen para formar un nuevo ser, macho o hembra. Dentro de este concepto no cabe sino la existencia de estos dos sexos perfectos, el masculino y el femenino, pero en biología todos los fenómenos están sujetos a variación. Ya se ha visto (pág. 66) que una ley aparentemente tan universal como la unión de gametos femeninos y masculinos para producir un nuevo ser, tiene excepciones en el caso de la partenogénesis, y estas excepciones hacen más urgente que se comprenda la verdadera organización del desarrollo normal del sexo.

Es condición indispensable para obtener alta eficiencia en la reproducción que la sexualidad de los padres sea bien definida, es decir, que uno de los padres esté perfectamente especializado en la producción de gametos macho: espermatozoides; y el otro esté perfectamente especializado en la producción de gametos hembra: óvulos.

Hay amplia evidencia de que la masculinidad y la feminidad en ningún caso son absolutas. Lo que se obtiene es una predominancia de un sexo sobre el otro, pero esta predominancia no es completa ni durante la vida embrionaria ni a través de toda la vida adulta del individuo. Ya se ha visto cómo la hormona masculina se puede recuperar de las heces de vacas preñadas, y cómo en el hombre senil, con frecuencia adquiere mayor tamaño el vestigio de útero que está encerrado en la próstata. Asimismo, ciertos tu-

mores de la corteza suprarrenal pueden cambiar la apariencia externa de la mujer (distribución de pelo, grasa) de tal modo que adquiriera aspecto masculino. Más dramático es aún el caso de individuos que han trocado de sexo, después de haber pertenecido al opuesto durante parte de su vida adulta. Es obvio por lo tanto que en todo individuo existe la potencialidad de los dos sexos. Se necesita sin embargo una base firme a qué atenerse para iniciar el análisis sobre qué factores son los que determinan el sexo. Esta base es de origen genético.

Sexo genético y sexo aparente

La determinación del sexo se origina en la dotación de cromosomas que recibe un

individuo en el momento de la fertilización, o más específicamente durante la singamia. Los cromosomas que provienen del óvulo y los que provienen del espermatozoide son similares en forma y tamaño, excepto uno de los pares de cromosomas. Estos son los llamados cromosomas del sexo. Es una pareja de cromosomas disímil. Esta disimilitud está esquematizada en el Cuadro N° 17. En él se muestra que en ciertos animales la disimilitud es diferente a la de otros. Por lo tanto, en el tipo *Drosófila* es el espermatozoide el que determina el sexo, mientras que el tipo *Aviar*, es el óvulo el que lo determina. En el primer caso todos los óvulos son idénticos en su dotación cromosómica. En el segundo son los espermatozoides los idénticos.

CUADRO No. 17

Determinación sexual típica en mamíferos (tipo *Drosófila*) y en aves, así como en abejas.

Sexo y tipo de animal	Tipos de cromosomas sexuales en germoplasma	Tipos y proporciones de gametos producidos
Hembra <i>Drosófila</i>	X apareado con X	Todos los óvulos llevan una X.
Macho <i>Drosófila</i>	Par desigual X Y	50% de los espermatozoides llevan X. 50% de los espermatozoides llevan Y.
Hembra Mamífero	X apareado con X	Todos los óvulos llevan una X.
Macho Mamífero	Par desigual X Y	50% de los espermatozoides llevan X. 50 % de los espermatozoides llevan Y.
Gallina	X sin pareja = O	50% de los óvulos llevan X y darán origen a machos. 50% de los óvulos no llevan cromosoma del sexo = O y darán origen a hembras.
Gallo	X X	Todos los espermatozoides llevan X.
Abeja hembra	Posee dos juegos completos de cromosomas = 2n	Puede producir óvulos fertilizados = hembras, y óvulos sin fertilizar que se desarrollan sin ayuda de espermatozoides = machos, 1n.
Abeja macho	Posee un solo juego de cromosomas 1n.	Produce solo un tipo de espermatozoides, que no difieren de los óvulos, pero al fecundarlos dan origen a una nueva hembra = 2n.

De acuerdo con la determinación genética no existe más que una alternativa sexual; o se producen machos o se producen hembras. Se ha explicado esto en una forma simplista diciendo que el cromosoma Y es el de la masculinidad y el X el de la feminidad, pero en el caso de la abeja esta explicación no es sostenible, puesto que el sexo lo determina la cantidad de cromosomas que posee el individuo.

Por lo tanto, se postuló la idea de que el sexo está determinado por numerosas unidades (masculinas y femeninas) hereditarias que se alojan en todos los cromosomas, no solo en los X o Y, llamados del sexo. Lo que hacen estos últimos es mover la balanza definitivamente hacia un sexo, o hacia el otro, sin embargo, en los otros cromosomas pueden existir suficientes unidades masculinas para darle un aspecto menos femenino a una hembra o viceversa. En el caso de la abeja, se cree que se necesita un número mayor de unidades sexuales para producir una hembra, y al faltar este número, porque el individuo se desarrolló sin fecundación, lo que resulta es un macho.

El sexo genotípico, o sea determinado por los cromosomas sexuales, es relativamente inalterable y no admite variaciones entre los extremos de macho y hembra, sin embargo el sexo aparente o fenotípico, sí admite variaciones según la cantidad de unidades sexuales macho o hembra que posean los otros cromosomas. Esta es en esencia la teoría sobre proporciones de determinantes macho y hembra. Esta teoría presupone variaciones en la potencia de estos determinantes, capaces de quitarle o agregarle feminidad o masculinidad a un individuo (ver exposición de Bridges, 1939). La explicación de proporciones entre los determinantes recibe apoyo en el descubrimiento de algunas *Drosófilas* con tres juegos de X en vez de dos. Si el resto de los cromosomas tienen un valor de masculinidad menor a la feminidad de X, una mosca con tres X debe ser una super hembra. En la *Drosófila* se ha encontrado precisamente ese caso.

Esta explicación no es útil para la determinación del sexo en la abeja, salvo que se estime que la mitad de los cromosomas que le

corresponden al macho $1n$, no es una mitad tomada al azar de la dotación diploide de la hembra, sino una mitad que posee más determinantes masculinas que la otra.

En los mamíferos también ocurren aberraciones en la distribución de los cromosomas del sexo. Se han descubierto seres humanos de composición XO, XXY, así como XXX, XXXY y XXXX o bien XXYY. En el ratón ocurren situaciones similares y por medio de marcadores ligados al sexo, se ha podido descubrir que el cromosoma Y es en realidad fuertemente productor de masculinidad. Un ratón XXY era en todo su fenotipo un macho normal y actuaba sexualmente como macho pero era estéril. Son más frecuentes en el ratón las hembras de composición XO. Por lo tanto la situación es muy diferente en el Mamífero que en la *Drosófila*, a pesar de que ambos aparentemente tienen su sexo determinado por cromosomas XX en la hembra y XY en el macho. En *Drosófilas*, al contrario que en el ratón, la combinación XO es un macho y la XXY es una hembra. El cromosoma Y se ha encontrado desprovisto de genes cualitativos de fácil reconocimiento fenotípico. En mamíferos, aparentemente la combinación YO es letal y por lo tanto estos individuos no existen. Recientemente se ha descubierto que la frecuencia de individuos XO en el ratón, se puede aumentar mediante irradiaciones sobre la ratona en el mismo día de la fertilización (Russell, 1961).

Origen normal de las estructuras genitales

En el desarrollo del individuo, no es suficiente que sea macho o hembra en su origen genético, sino que debe de seguirlo siendo en su desarrollo. Además no es suficiente que posea ovarios o testículos perfectamente funcionales, sino que se requiere que unos vayan acompañados de estructuras femeninas y los otros de estructuras masculinas.

En el desarrollo normal del sistema genital hay un periodo embrionario indiferente que es común a machos y hembras. Existe una gónada, pero no está organizada en forma de ovario ni de testículo. A esta gónada primi-

tiva acompañan dos juegos completos de conductos, uno capaz de dar origen a las estructuras tubulares características de la hembra: oviducto, útero, vagina; y otro capaz de dar origen a los conductos masculinos: tubos eferentes, epidídimo, conductos deferentes. En el feto el primer grupo recibe el nombre de conducto de Müller y el segundo se denomina de Wolff. Tan pronto se define en el embrión el sexo de la gónada y ésta empieza a tomar forma de testículo o de ovario, desaparece o adquiere preponderancia uno de los sistemas de conductos. Si se trata de ovarios, los conductos de Wolff casi desaparecen, y en cambio los de Müller se desarrollan hasta formar los tubos de Falopio, los cuernos del útero, el útero, el cuello del útero y la vagina. En el caso contrario, al definirse la gónada en un testículo, casi desaparecen las estructuras capaces de dar origen a conductos femeninos, se desarrollan preponderantemente los conductos de Wolff (mesonéfricos) y se organiza el epidídimo, el conducto deferente, y las vesículas seminales.

Algunos problemas de esterilidad están relacionados con una diferenciación imperfecta de las estructuras femeninas y masculinas. Ya se ha visto (Cap. I) cómo las secreciones hormonales de las propias gónadas son capaces de provocar el desarrollo de las estructuras sexuales que deben corresponder a esa gónada, pero sea por deficiencias hormonales o por variaciones de origen genético, en la determinación del sexo ocurren trastornos de malformación sexual, con graves consecuencias para la fertilidad.

Proporciones normales y anormales entre los sexos

Si el sexo es determinado por la presencia o ausencia del cromosoma sexual, el número de hembras y machos nacidos debe de ser exactamente igual, es decir, 50 por ciento de cada uno. Las observaciones efectuadas en varias especies revelan que esta igualdad numérica entre los sexos casi no existe en ninguna muestra de la naturaleza. En general es más frecuente una proporción excedida en

machos, pero en ciertas especies ocurre lo contrario. El estudio de las proporciones entre los sexos tiene varios aspectos de interés práctico y teórico. En primer lugar si las proporciones no son de igualdad, tiene importancia averiguar cuáles factores son capaces de alterar esta igualdad. En la cría animal es de interés poder reproducir solamente animales del sexo que tiene más valor económico. Por otra parte, las desviaciones de igualdad pueden adquirir proporciones anormales que indiquen que uno de los sexos tiene alguna afección hereditaria que lo hace menos viable. Muchos problemas de interés teórico nacen del examen de la desproporción entre los sexos. ¿Tienen diferente poder fecundante los espermatozoides que llevan X o Y o es el poder selectivo de parte del óvulo, u ocurre toda la diferencia después de la fertilización por viabilidad diferencial de los embriones de sexos distintos?

Estas consideraciones hacen pensar cuál es el momento oportuno de medir la proporción normal entre los sexos: ¿en el momento de la fertilización, a mitad del embarazo, al nacimiento, o cuando los individuos llegan a la pubertad, o a la senectud? Para facilitar estos estudios se han distinguido tres proporciones fundamentales entre los sexos: primaria, secundaria y terciaria.

La proporción primaria entre los sexos es la que ocurre en el momento de la fertilización o fecundación. En realidad es imposible medirla en ese momento debido a que no se puede averiguar el sexo del óvulo fecundado. Se puede uno aproximar a su medición con el examen de fetos cuando ya se distingue el sexo. Recientemente se ha descubierto un hecho insólito que puede adelantar el momento de determinación del sexo antes de que sean visibles las diferencias sexuales. Este descubrimiento (Barr y Bertram, 1949) indica que los núcleos de las células hembra poseen un punto cromático que está ausente de las células machos. Por lo tanto en el futuro se tendrán medidas de proporciones de los sexos muy cercanos al momento de la fecundación.

La proporción secundaria entre los sexos es fácil de observar ya que es la proporción en el momento del nacimiento. Esta es la de

más interés práctico y sobre la que hay mayores datos en la literatura, como se verá a continuación.

Por proporción terciaria entre los sexos se entiende la proporción que se encuentra en el momento de la pubertad, o sea cuando los individuos alcanzan la edad de reproducirse.

Las proporciones generalmente se miden en porcentaje de machos con respecto al de hembras, pero es también común usar el número de machos por cada cien hembras. Del examen del Cuadro No. 18 se descubre que en todos los ejemplos medidos, hay tres especies en que la proporción de machos en el momento del nacimiento es menor que el de hembras: caballos, ovejas y gallinas. En todas las demás especies es frecuente encontrar ejemplos de poblaciones en que los machos exceden a las hembras, pero muy especialmente en el perro aún en estudios en que las proporciones de machos fueron bajas todavía éstas excedían al de hembras.

Debido a que hay tanta variación en las proporciones que se encuentran entre los sexos, es interesante tratar de buscar las causas de ellas. Quizás así se podrían modificar y obtener mayor proporción de hembras de un toro probado para alta producción de leche, u obtener solo gallinas de una selección para alta postura. Hasta el momento no se

ve en el futuro un método práctico de realizar esto. En animales de laboratorio se han logrado aislar influencias genéticas sobre la desigualdad de los sexos. En *Drosófila* se ha descubierto una variedad en la cual los espermatozoides con el cromosoma Y no maduraban o no tenían poder de fertilización y por lo tanto se producían hembras casi en exclusividad. En la *Drosófila*, la proporción normal es de 49 por ciento de machos (Bridges, 1939). En ratas se ha demostrado que se pueden producir por selección variedades con alta y con baja proporción de machos. Sin embargo en un estudio sobre la influencia del toro sobre la proporción de los sexos en las crías no se ha podido demostrar que haya influencias atribuibles al toro (Baier y Haeger, 1958). En ratas también se ha probado que los nacimientos de primavera tenían una menor proporción de machos que los nacimientos de otoño, pero ninguna influencia similar se ha podido demostrar en ganado.

Estudios sobre las proporciones entre los sexos antes del nacimiento (entre la proporción primaria y secundaria) han revelado que el grado en que desaparecen los embriones no es igual para los dos sexos. Es decir, que las proporciones primarias son muy diferentes de las secundarias. En pollos, Coles (1956) observó 9 por ciento de muertes de embri-

CUADRO N° 18
Proporciones secundarias entre los sexos en varias especies.
(Datos tomados de Nalbandov, 1958).

Especie	Número observado	Porcentaje de machos (ejemplos altos)	Número observado	Porcentaje de machos (ejemplos bajos)
Canario	68	77.9	200	43.5
Perro	1,400	55.4	6,878	52.4
Cerdo	2,357	52.8	16,233	48.8
Ratón	2,903	52.6	1,464	44.4
Rata	1,001	51.9	1,862	46.2
Bovinos	4,900	51.8	982	48.6
Cobayo	7,989	51.7	2,014	49.4
Caballo	25,560	49.9	135,826	49.1
Oveja	50,685	49.5	8,965	49.2
Gallina	20,037	48.6	2,501	46.8

nes machos y 14 por ciento de muertes de embriones hembras.

En el hombre por el contrario siempre se ha encontrado que en abortos en todas las edades del embarazo hay mayor número de machos que hembras que no llegan al parto normal.

En ganado, del examen de fetos de 5 a 10 centímetros se encuentra una proporción de 66 por ciento de machos, mucho más alta que al nacimiento. Es decir, que mayor número de preñeces de machos que de hembras terminan en aborto. En cerdos puede ocurrir muerte fetal de algunos de los fetos sin que termine la gestación para otros. Pomeroy (1960) encontró que había 334 fetos machos muertos por 313 hembras. No existe una explicación satisfactoria para estos hechos. Se puede creer igualmente que los espermatozoides con X e Y no se producen en proporciones iguales, o que la mortalidad es realmente selectiva antes del parto.

Se han efectuado numerosos intentos de modificar las proporciones entre los sexos por medios artificiales y ninguno de los métodos usados ha dado resultados consistentes. Se ha creído que la alcalinidad o acidez, puede favorecer la sobrevivencia de un tipo de espermatozoides sobre el otro y asimismo que el peso o tamaño del espermatozoide que lleva X puede ser distinto del que lleva Y. La centrifugación de semen podría separar los dos tipos. Se han refinado muchas técnicas de centrifugación, pero ninguna ha dado resultados convincentes. Recientemente se han hecho experimentos sobre la electroforesis de semen de conejo y se ha postulado que los espermatozoides con X emigran hacia el ánodo y los que llevan Y emigran hacia el cátodo. Los primeros trabajos fueron hechos por Schröder hace 30 años (ver citas en Bishop y Walton, 1960) y aunque no ha habido confirmación definitiva de esa teoría esta se sigue reviviendo de tiempo en tiempo. (ver Gordon, 1957, Lindahl, 1958).

Fertilidad afectada por malformación de los órganos genitales

En la raza lechera Roja Danesa se ha estudiado un tipo de esterilidad ocasionado por

falta de desarrollo de una parte de los conductos de Wolff. A este defecto se le ha llamado aplasia segmental, y se caracteriza por ausencia del cuerpo y cola del epididimo. Blom y Christensen, probaron después de examinar 5,382 toretes que dicha malformación es más frecuente en los hijos de ciertos toros y en esa raza puede alcanzar frecuencias de más de 2 por ciento. Este defecto no ha sido localizado en otras razas y los propios autores no lo encontraron en los Jerseys examinados en Dinamarca (Blom y Christensen, 1956).

Un defecto en el desarrollo de los conductos de Müller, ha recibido más atención y publicidad en la cría animal. Se trata de la llamada enfermedad de "vaquilla blanca" (white heifer disease). Este nombre se debe a que aparentemente dicha esterilidad es más frecuente en la vaquilla Shorthorn de color blanco y también en la raza Chiana de Italia. Sin embargo la misma enfermedad aparece en otras razas y se ha descrito su presencia en Angus, Holstein, Guernsey y Ayrshire (Johansson, 1960). En esta enfermedad las estructuras que no se desarrollan son el útero, el cuello del útero y la parte anterior de la vagina. Por lo tanto, los animales afectados presentan una vulva, así como ovarios y tubos de Falopio completamente normales. La falta de desarrollo, (hipoplasia) puede ser de diferente grado, con oclusión del canal uterino o cervical, o ausencia completa de todo canal y solo un cordón sólido en vez de útero, cuello y parte anterior de la vagina. Nordlund (1956) ha descrito la enfermedad en el Holstein Sueco. Descubrió un toro usado en inseminación artificial que transmitió el defecto a 2.9 por ciento de su progenie hembra. En todos los casos estudiados, animales consanguíneos son más propensos a la enfermedad, y se cree que se hereda como un recesivo simple.

Las mismas gónadas pueden sufrir malformación. Varios autores han descrito un desarrollo subnormal de los testículos en toros (hipoplasia testicular). En Inglaterra donde existe una ley que obliga al examen de los toros antes de que puedan ser usados para cría, Laing y Young (1956), encontraron que un toro de cada 350 examinados, fue

rechazado por hipoplasia testicular, lo mismo se ha encontrado en las hembras que en algunos casos casi no poseen ovarios. Cuando la afección es de solo un testículo u ovario, la fertilidad puede ser casi normal, pero si la afección es de ambas gónadas, en casos extremos se puede llegar a la completa esterilidad. Es curioso que esta enfermedad también se ha asociado con el color blanco, en la raza lechera Blanco Orejinegro de Suecia (SKB). En ella es más frecuente la hipoplasia, en ambos sexos, en animales más desprovistos de pigmentación (Johansson, 1960). En esta raza la hipoplasia alcanzó frecuencias alarmantes, hasta de 30 por ciento.

Se ha descrito en toros un defecto anatómico que impide la extrusión normal del pene y que puede corregirse mediante una intervención quirúrgica. El defecto es hereditario, por lo que no es conveniente la reproducción de dichos toros (citado por Mixner, 1959). Otros defectos que impiden la copulación normal en el toro, son difíciles de clasificar entre los anatómicos o los hormonales. En toros Zebús es común encontrar individuos que muestran libido normal y montan vacas en celo pero son incapaces de copular con algunas vacas, aunque lo hacen con facilidad con otras (Villa Corta, 1959). El resultado es un descenso en la fecundidad del hato, a pesar de que obteniendo el semen con vagina artificial éste se encuentre de alta calidad.

En el cerdo las anomalías anatómicas del sistema reproductivo se estiman que causan más del 50 por ciento de las pérdidas o ventas de animales por infertilidad. La incidencia de estas anomalías anatómicas en Estados Unidos han sido estudiadas por Wiggins, Casida y Grummer (1950), de la Universidad de Wisconsin. Ellos examinaron los órganos genitales de 5,088 cerdas enviadas al sacrificio y encontraron que 1.5 por ciento de estas cerdas tenían anomalías anatómicas en los tubos de Falopio. Los defectos de estructuras anatómicas presentaron las frecuencias que aparecen en el Cuadro No. 19.

En otros estudios sobre incidencia de defectos anatómicos en cerdas que habían sido desechadas por estériles, Nalbandov (1958) encontró que 63 por ciento de ellas tenían defectos anatómicos que podían ser la causa de la esterilidad. Estos defectos anatómicos son definitivamente hereditarios y muestras de cerdas de diferentes razas o regiones tienen mayor o menor grado de incidencia del anotado en estos ejemplos.

Fertilidad afectada por dimorfismo o intersexualidad

Ya se ha mencionado el caso más común de dimorfismo sexual en la vaquilla gemela del toro. En ésta, el desarrollo de los órganos genitales puede ser hipoplástico, y aún sin conocer su historia se puede notar fácil-

CUADRO N° 19

Incidencia de ausencia o duplicación de partes del sistema genital en 5088 cerdas sacrificadas en Wisconsin. (Datos de Wiggins, Casida y Grummer, 1950).

Ausencia de un cuerno uterino	0.3	Porcentaje de casos
Ausencia de un segmento de cuerno	0.3	
Ausencia de vagina, cuello y cuernos del útero y pronunciación de partes masculinas	0.02	
Ausencia de cuello de la matriz	0.02	
Ausencia de todos los órganos reproductivos excepto la vulva	0.04	
Doble cuello de la matriz	0.04	
Duplicación de cuernos uterinos	0.02	
Incidencia total	0.72	+ 1.5% de anomalías de los tubos = 2.22%

mente porque tiene vulva muy rudimentaria, así como un orificio vaginal muy estrecho. En cambio el clítoris es más grande que lo normal y frecuentemente tiene un mechón de pelo. La frecuencia de este defecto en el bovino está asociado con la frecuencia con que ocurren los gemelos en las diferentes razas (ver más adelante, partos múltiples).

Fuera de este problema de las vaquillas gemelas de toro, la intersexualidad no es problema serio en el bovino ni en el ovino, pero sí en cerdos y especialmente en cabras donde puede ocasionar graves pérdidas. En ciertas partes de Alemania los intersexos en cerdos alcanzan una frecuencia de 1 en 500 y en algunos lugares de Dinamarca hasta 1 en 170 (Johansson, 1960). El problema fue estudiado en la estación experimental de Beltsville, E.E. U.U. (Johnston, Zeller y Cantwell, 1958), y aunque hubo variaciones del grado de intersexualidad, en ningún caso hubo gametogénesis.

En la cabra la intersexualidad alcanza niveles alarmantes, al menos en las razas lecheras europeas estudiadas por Asdell (1944) y por Eaton, (1945). En estas razas, Saanen y Toggenburg, la existencia de intersexos está asociada con la ausencia de cuernos, y puede alcanzar una frecuencia de 11 por ciento en ciertos rebaños.

Eficiencia reproductiva afectada por malformación de los gametos

Hasta aquí se ha considerado algunos ejemplos de entorpecimiento de la fertilidad por defectos de las estructuras sexuales y puede decirse que se trata de defectos macroscópicos o anatómicos. Aún existiendo estas estructuras en su forma normal, pueden ocurrir disturbios en el nivel microscópico o celular. Ya se han considerado algunos de estos problemas en relación con las influencias ambientales sobre la reproducción. La influencia de la luz sobre la espermatogénesis y la ovogénesis, se ejerce sobre el número de gametos producidos. Para completar este análisis sobre fertilidad se debe examinar lo que se sabe sobre la calidad o cualidades internas de los gametos producidos.

Johansson (1960) en una excelente revisión de literatura sobre este tema, describe tres

clases de disturbios celulares en la espermatogénesis: adhesiones cromosómicas, formación de husos múltiples en la meiosis, y aberraciones cromosómicas. Lo que ocurre en adhesiones cromosómicas es que los cromosomas se pegan unos a otros, especialmente los homólogos y no emigran después de la formación del huso a sus polos respectivos (ver en la sección de Genética, sobre movimientos cromosómicos en la meiosis). El resultado es que se forma un solo núcleo, y no hay división normal, ni prosigue la maduración de espermatozoides. El semen es aguanoso y contiene núcleos picnóticos pero no hay espermatozoides.

La formación de husos múltiples resulta en núcleos gigantes, y el desarrollo de espermatozoides no prosigue normalmente. El semen es aguanoso y se distinguen algunas células gigantes.

Bajo aberraciones cromosómicas se clasifican tipos de infertilidad del semen, en que la apariencia microscópica de éste es perfectamente normal. Es decir, la concentración y motilidad es buena y aún la estructura del espermatozoide, pero su organización interna es defectuosa. Se sospecha en estos casos que han ocurrido traslocaciones o inversiones de cromosomas, es decir, la meiosis puede proseguir aparentemente en forma normal, pero en alguno de los cromosomas se ha invertido el orden de los genes, se ha perdido un segmento de cromosoma o ha cambiado de posición. El resultado es que en la meiosis o división de reducción, el complemento de cromosomas que reciben las espermátidas no es normal, puede proseguir la espermatogénesis y los espermatozoides pueden tener poder de fertilización, pero el embrión no se desarrolla ya que no es perfecto debido a las aberraciones. Estos defectos se cree que son hereditarios y los más peligrosos son aquellos que permiten una reproducción por no resultar en absoluta esterilidad. Es decir algunos de los espermatozoides que se producen pueden dar origen a nuevos seres con el mismo bajo nivel de fertilidad porque perpetúan el defecto cromosómico.

En el óvulo puede ocurrir también disturbios cromosómicos que reduzcan las posibilidades de desarrollo embrionario. Se han ob-

servado en el microscopio irregularidades en la meiosis que pueden resultar en óvulos sin reducción de cromosomas, o en óvulos sin pronúcleo, o cromosomas aislados que no emigran a su polo respectivo, después de la división. Sin embargo, la frecuencia de estas anomalías en la cría práctica no se ha podido precisar. Sin duda muchos defectos de los óvulos son causa de pérdidas embrionarias, sin que se pueda precisar qué proporción es de origen ovular, espermática o de ambiente materno.

Fertilidad afectada por la ovulación

Tanto en especies que producen generalmente una sola cría, como en las de crías múltiples, la ovulación tiene gran influencia sobre la eficiencia reproductiva. En las primeras la frecuencia de más de una ovulación por período de celo puede dar origen a aumentos de la eficiencia reproductiva, deseable en algunos casos e indeseable en otros. También puede ocurrir que el ciclo estrual termine con un celo sin ovulación y por lo tanto sea estéril el apareamiento.

La existencia de celos normales pero sin ovulación ha sido observada por varios autores pero la frecuencia no ha sido anotada en muchos casos. Van Rensburg (1956) hizo un estudio en vacas Friesian y Africander en Sud Africa y encontró un 11 por ciento de casos sin ovulación durante celos normales.

En yeguas, Cummings (1942), encontró que de 40 ciclos estruales observados, seis de ellos no fueron acompañados de ovulación.

El caso opuesto, o sea la ovulación sin muestras aparentes de celo puede ocasionar también infertilidad, pues en muchos de estos casos, aún viviendo las hembras en libertad con machos, éstos no descubren el celo. En un estudio en ganado lechero, se encontró que estas ovulaciones sin celo eran muy frecuentes en los primeros 60 días después del parto. En ese período alcanzaron una frecuencia de 44.3 por ciento, mientras que de los 61 a los 308 días después del parto la incidencia fue de 11 por ciento (Kidder et al, 1952). Localizando estas ovulaciones por palpación rectal, y efectuando la inseminación se obtiene una fertilidad comparable a

la que se obtiene con inseminación en celos normales (Trimberger, 1956).

De interés para la cría es el aumento de fertilidad resultante de la superovulación, o sea la producción de mayor número de ovulaciones que el promedio general en una especie. En los bovinos y equinos, la frecuencia de partos múltiples es tan rara que no presenta ninguna posibilidad económica. Además, en la yegua sobre todo, gran proporción de preñeces múltiples terminan en aborto. En las razas lecheras la frecuencia de gemelos es mucho mayor que en las de carne, lo que hace pensar a algunos autores que se pueda originar en mayor actividad de la pituitaria asociada con la secreción láctea. Un estudio en la raza Holstein en un establo de alta producción, alcanzó una frecuencia de 338 partos múltiples en 7.387 embarazos. De ellos, dos fueron de triples, y 25 de los gemelos resultaron en aborto (Erb y Morrison, 1959). El porcentaje parece ser más elevado aún en ganado Pardo Suizo con muestras de 8.85 por ciento. En un estudio de 10,885 nacencias, Meadows y Lush (1957) trataron de averiguar si había alguna relación entre los partos múltiples y la producción láctea. Las madres de gemelos produjeron apenas 1.5 kgs. más de leche por lactancia que sus compañeras de establo, y la producción después de un parto múltiple fue menor que después de un parto sencillo. La presencia de trastornos reproductivos en edad avanzada es mayor en vacas que han producido partos múltiples, y la tendencia a estos es hereditaria, aunque en un nivel bajo (Erb et. al. 1960). Otras estadísticas sobre frecuencia de partos múltiples se presentan en los capítulos sobre cría práctica de ganado de leche, de carne y ovinos, Capítulos XIV, XV y XVII.

En ovejas, las diferencias entre razas con respecto a superovulación son muy marcadas y cuando interesan al criador, estos partos múltiples pueden ser fuente de mayores ingresos (generalmente no son deseables los partos múltiples en cría extensiva de ovejas o cabras, pero sí son deseables en pequeños hatajos). El Cuadro No. 20 presenta algunos promedios para razas comunes y para la raza rusa, Romanov.

CUADRO N° 20
Porcentajes de crías en diferentes razas de ovinos. (Datos tomados de Asdell, 1946 y otros indicados).

Raza	Porcentaje	Raza	Porcentaje
Cheviot	89.1	Suffolk	144.3
Escosés cara negra	93.1	Leicester.	146.0
Karakul	110.0	Texel	191.0 (Karam y Ragab, 1958)
Karakul	120.0 (Nel et. al. 1960)	Lechero Frison	205.1
Corriedale (E.U.A.)	118.0	Romanov	238.0
Corriedale (Canadá)	146.0	Shropshire	126.2
Dorset	127.4	Shropshire (Inglaterra)	162.0
Lincoln	138.9	Romney Marsh	121.1 (Goot, 1951)

En la raza Romanov hay un estudio que muestra que la tendencia a los partos múltiples es hereditaria, debido a que las gemelas produjeron un promedio de 2.36 cordeiros, las que nacieron triples un promedio de 2.63 y las que nacieron cuádruples un promedio de 3.01 (datos rusos citados por Nalbandov, 1958). La frecuencia de partos múltiples es mayor en ovejas de más edad que en primerizas (Goot, 1951).

Si es cierto que escogiendo una raza adecuada se puede aumentar el número de partos múltiples, es lógico preguntarse si con el conocimiento actual de las causas hormona-

les de la superovulación se puede provocar ésta por tratamientos endocrinos.

Los datos existentes indican que el simple uso de suero de yeguas preñadas en dosis adecuadas puede convertir a la oveja en productora de partos múltiples, por lo menos hasta la producción de cuádruples. Esto fue probado por investigadores rusos en 1940, y un trabajo más detallado con dosis variables ha sido publicado por Robinson (1950), y un resumen de esos datos aparece en el Cuadro No. 21.

Aunque no se puede recomendar el uso de suero de yegua preñada en forma general,

CUADRO N° 21
Relación entre la superovulación y el porcentaje de implantaciones en ovejas tratadas con suero de yegua preñada. (Datos de Robinson, 1950).

Número de ovulaciones	Número de ovejas	Porcentaje de ovejas que concibieron	Número de fetos implantados	Porcentaje de óvulos implantados
2	5	80	1.8	70
3	5	100	2.4	80
4	8	100	3.0	75
5	2	100	3.0	60
6	4	100	3.3	54
7	4	100	4.8	68
8-9	3	100	4.0	48
10-12	4	100	5.6	49
13-15	3	67	5.5	26
15	5	40	11.5	17

Robinson cree que la dosis para obtener la mayor fertilidad con la menor pérdida embrionaria puede encontrarse con un poco de mayor investigación (Ver Cap. XVII).

La producción de ovulación fuera de estación en ovejas y las influencias nutritivas sobre la ovulación han sido presentadas en los Capítulos IV y XVII.

La eficiencia reproductiva afectada por la fertilización

El máximo de eficiencia en la fertilización consiste en que el 100 por ciento de los óvulos producidos sean penetrados por espermatozoides y se inicie la segmentación. Esta perfección depende de muchos factores. La eficiencia perfecta de fertilización no es difícil de obtenerse en la naturaleza, si se cuenta con una ovulación normal y la presencia de un número óptimo de espermatozoides normales y vigorosos llegados a la bursa de las trompas de Falopio poco antes de la ovulación.

En condiciones óptimas para los gametos de ambos sexos, todos los óvulos liberados son fecundados sobre todo en animales de partos múltiples como el cerdo, el conejo, perro, rata, etc. En especies que paren una sola cría como la vaca y la yegua el 100 por ciento de fertilización es más difícil de que ocurra. Sin embargo, en este caso como en el de los primeros, el porcentaje de fertilización es mucho más alto que el porcentaje de crías que llegan a nacer. Por lo tanto, puede suponerse que ocurra alguna de estas cosas: 1) Que los defectos que traen los gametos no interfieren con la fertilización, pero que entorpecen el desarrollo posterior del embrión. 2) Que las condiciones existentes en el útero son las que reducen (después de la fertilización) el número de fetos que se llevan a su término normal, 3) Que es la naturaleza misma del embrión o nuevo ser la que reduce su viabilidad y no los defectos de sus progenitores.

Un examen somero de lo que ocurre en las pérdidas entre la fertilización y el nacimiento indica que las tres posibilidades, o combinaciones de ellas están operando para producir estas pérdidas. Ya se ha visto cómo

(pág. 111) defectos de los gametos en su composición cromosómica no impiden la fertilización pero sí el desarrollo ulterior del embrión, y cómo la temperatura alta interfiere con la implantación de los embriones en la oveja (pág. 95). Un ejemplo de interrupción del embarazo por condiciones del feto mismo se obtiene en los casos de incompatibilidad sanguínea entre el feto y la madre, aunque aquí no se puede decir que la incompatibilidad sea defecto materno o fetal. En aves es más fácil distinguir los defectos del embrión de los del medio ambiente y es evidente que ocurren pérdidas embrionarias aún cuando los gametos hayan sido perfectos y el ambiente favorable. De la unión de esos dos gametos resulta un individuo con características poco viables. Esos mismos gametos unidos con otros podrían dar origen a un embrión de mayor viabilidad.

Una incógnita que ha preocupado a los fisiólogos y al criador práctico es sobre cuánto tiempo retienen los gametos su poder de fecundar o ser fecundados después de la ovulación o la eyaculación o cómo afecta la edad del gameto a su poder de fecundación. En los espermatozoides, estos estudios están ligados con los de la inseminación artificial. Precisamente los métodos de conservación del semen, son todos métodos de evitar que los espermatozoides envejecan una vez salidos del epidídimo. Lo que ocurre a los espermatozoides dentro del canal genital femenino es sumamente variable de acuerdo con la especie. El caso extremo es el de la abeja, que puede depositar huevos fecundados hasta más de dos años después del vuelo nupcial. Estos aspectos de la fertilización son analizados en la siguiente sección.

Sobrevivencia de los gametos libres después de la ovulación o la eyaculación

El caso insólito de prolongación del poder fecundante de los espermatozoides por años dentro del canal genital femenino no es aislado en la naturaleza, sino que es común en ciertos insectos y también en tortugas y algunas serpientes y peces (ver Parkes, 1960). En mamíferos el único caso de conservación

prolongada de espermatozoides vivos dentro del canal genital femenino ocurre en murciélagos. Estos animales poseen estructuras especiales en el oviducto (spermatheca o criptas) en que se pueden guardar los espermatozoides. En la abeja sin duda hay un mecanismo que permite cerrar o abrir la salida de estos espermatozoides ya que antes de que se termine la dotación de ellos, se producen huevos sin fecundar para dar origen a los machos. Es de gran interés científico averiguar qué ocurre en estas spermathecas para permitir a los espermatozoides sobrevivir por tanto tiempo. El hombre desearía utilizar estos mismos mecanismos en la conservación de semen para inseminación artificial, pero en realidad se sabe muy poco sobre ellos hasta el momento.

Entre los animales de explotación agrícola, el caso más notable es el de la gallina. Esta puede poner huevos fértiles por 8 y hasta 20 días después de una sola fecundación. En un tiempo se creyó que esto se debía a la fecundación de oogonios inmaduros en el ovario mismo, pero se ha confirmado definitivamente que en las aves existen criptas en el oviducto que guardan espermatozoides vivos por algunos días, aunque al finalizar este período de fecundidad prolongada el porcentaje de óvulos fertilizados va decreciendo. Polge (1955), encontró que después de una sola inseminación en gallinas, se obtenían huevos con más de 75 por ciento de fertilidad y buen porcentaje de nacimiento hasta 7 días después de la inseminación. De aquí en adelante el porcentaje de huevos fértiles fue en

descenso y menor de 10 por ciento hasta el día 21 en que se obtuvo el último huevo fértil.

Es significativo que la sobrevivencia de espermatozoides en la gallina, obedece a un proceso específico que ocurre en el oviducto, puesto que el semen de gallo es muy difícil de ser conservado en vitro, muriendo unas horas después de eyaculado. En cambio en mamíferos en que la vida de los espermatozoides en el canal genital femenino es muy corta, se han podido conservar en vitro y con poder durante varios días, y bajo congelación, aún años.

La edad de los espermatozoides no solo afecta su poder fecundante, como se vio en el caso de la gallina, sino la sobrevivencia de los embriones resultantes. Esto se puede probar con algunos datos de Salisbury y asociados (1952) Cuadro N° 22, obtenidos con semen envejecido de toro, en vitro hasta más de cinco días.

Es evidente por lo tanto que los espermatozoides envejecidos en vitro, pierden gradualmente su poder de fertilización y aún con más rapidez su poder de producir embriones viables. Dentro del canal genital femenino, también envejecen los espermatozoides y en la mayoría de los mamíferos el poder fecundante es reducido drásticamente después de 24 horas de permanecer en el interior de la hembra. Alguna evidencia indica que no solo pierden su poder fecundante, sino que son absorbidos y desaparecen, sobre todo de los cuernos del útero. En la cerda, Du Mesnil y asociados (1955) encon-

CUADRO N° 22

Efecto de la edad del semen de toro en vitro sobre la fecundidad observada un mes y cinco meses después de la inseminación. (Datos de Salisbury, et. al. 1952).

	Mismo día de colección	2o. día	3er. día	4o. día	5o. día
Número de inseminaciones	12	726	756	970	56
Porcentaje de vacas que no retornaron a servicio					
En un mes	57.3	67.0	62.8	54.3	57.2
En cinco meses	50.0	57.0	50.7	41.5	39.3
Diferencia	8.3	10.0	12.1	12.8	17.9

traron casi desaparición completa de espermatozoides en el útero o vagina cinco horas después del servicio. Espermatozoides vivos existían en los tubos de Falopio hasta 30 horas después del servicio, pero no a las 50 horas. El plasma seminal, que es abundante en el cerdo, también es absorbido rápidamente del útero. Sin embargo en la yegua algunos experimentos han probado que los espermatozoides pueden retener su poder fecundante hasta por 5 ó 6 días (Burkhardt, 1949). El problema de viabilidad de los espermatozoides en el canal genital femenino ha sido discutido en una brillante revisión de literatura por Van Demark, (1958).

Ya se ha mencionado que los espermatozoides sufren en el canal genital femenino una capacitación sin la cual aparentemente no pueden fertilizar el óvulo (ver pág. 65). De importancia para la fertilidad es también el descubrimiento de que números iguales de espermatozoides vivos, pero de distintos padres dan origen a un número muy variable de fetos dentro de una misma hembra. Parece como si hubiera un poder selectivo por parte de la hembra o que espermatozoides de diferente origen encontraran mayor o menor compatibilidad en una hembra determinada. Esto se desprende de experimentos realizados en conejos por Beatty (1960), que inseminó conejas con semen de dos machos y el número de crías favoreció a uno de los machos en proporción de 1 a 5. En otro de sus experimentos no obtuvieron crías de un macho, pero cuando su semen fue mezclado con el

de otros, sí se obtuvieron crías de él. Esto hace pensar que en el proceso de capacitación cuya naturaleza es aún desconocida, una vez iniciado por unos espermatozoides, se pueden favorecer otros incapaces de fertilizar por sí solos. Será interesante ver si se confirman estos hechos en animales de mayor tamaño.

Así como los espermatozoides pierden su poder de fecundación, los óvulos pierden su poder de ser fecundados en un tiempo relativamente corto después de la ovulación. Por lo tanto, al pensar en la eficiencia de la reproducción debe de tomarse en cuenta que el máximo de fertilidad solo se obtiene cuando los espermatozoides no han envejecido esperando la ovulación en el oviducto, ni los óvulos han envejecido esperando la llegada de los espermatozoides. Estos problemas de la sincronización del encuentro de óvulos y espermatozoides son de gran importancia para la cría práctica. En animales que solo permiten el coito durante el celo, este mecanismo asegura que la sincronización sea adecuada, y cuando la ovulación es inducida por el coito mismo, la sincronización es casi perfecta. Sin embargo, en condiciones de inseminación artificial, se puede perder gran efectividad en la fertilidad si la inseminación se hace fuera del momento óptimo aún durante el celo. En la vaca el problema adquiere especial importancia, no solo porque es la especie en que está más difundida la inseminación artificial, sino porque en esa especie la ovulación no ocurre si-

CUADRO N° 23

Efecto del envejecimiento de óvulos sobre la fertilidad en la vaca.
De una tesis de G. R. Barret, citada por Nalbandov, 1958.

Horas transcurridas entre la ovulación y la inseminación	Fertilidad 2 a 4 días después		Fertilidad 21 a 35 días después	
	Número de vacas	Porcentaje de óvulos fertilizados	Número de vacas	Porcentaje de embriones normales
2- 4	4	75	4	75
6- 8	4	75	10	30
9-12	5	60	13	31
14-16	4	25	8	0
18-20	5	40	6	17
22-28	1	0	11	0

no diez o más horas después de que termina el celo (ver Capítulo III). Cuando la inseminación se efectúa muy al principio del celo, los espermatozoides van a estar envejecidos cuando se libera el óvulo, y la fecundidad va a ser menor. Por el contrario lo que ocurre con la inseminación demasiado tarde es que los óvulos van a estar envejecidos cuando llegan los espermatozoides. Algunos datos presentados por Nalbandov (1958) ilustran cómo en el caso de óvulos envejecidos, no solo hay pérdida de poder fecundante, sino también menor sobrevivencia de los óvulos fecundados (Cuadro N° 23).

La eficiencia reproductiva después de la fertilización. Mortalidad embrionaria

Recientemente se ha incrementado el interés en los problemas de mortalidad embrionaria por haberse descubierto que este fenómeno contribuye en gran parte a las imperfecciones de la reproducción que ocurren en la cría práctica.

Erb y Holtz (1958) estudiaron la incidencia de muertes embrionarias en un hato comercial y encontraron que las muertes embrionarias tenían una frecuencia de 20.6 por ciento, cuando los abortos visibles solo llegaron a 7.2 por ciento. Ellos usaron un método de estimación original para utilizar apuntes de cría de muchos años. La mortalidad embrionaria fue estimada usando la diferencia entre ciclos estruales que ocurrían 18 y 25 días después del servicio en comparación con vacas que no eran servidas. La teoría era que el grado en que el grupo con servicio no volvía en celo entre los 18 ó 20 días era reflejo de intentos de implantación o implantación imperfecta que atrasa la recurrencia del próximo celo, pero sin que ocurra una gestación de longitud normal. Las pérdidas embrionarias fueron mayores en vaquillas primerizas que en vacas. La reducción de pérdidas prosiguió hasta el cuarto y quinto parto, después aumentó otra vez. Otro estudio (Fosgate y Smith, 1954) hecho con métodos más precisos, midió las pérdidas de fetos después de que habían sido palpados en el útero entre los 34 y 50 días después del ser-

vicio. Según autores el 6.4 por ciento de dichos fetos ya palpables por una persona de experiencia, no llegaron a terminar en partos normales, y las pérdidas ocurrieron por igual en todos los meses del embarazo, después del diagnóstico por palpación.

Un estudio hecho en Inglaterra por Pomeroy (1960) en cerdas que tenían historia de infertilidad arroja fuertes pérdidas entre el 7o. y 21o. días después del servicio; al sacrificar 10 cerdas en el séptimo día después del servicio encontró siete gestando. Otro grupo similar de 26 cerdas sacrificado entre los 12 y 21 días de la gestación, solo dio cuatro embarazos. Esto ocurrió en cerdas con ovarios aparentemente normales. En cerdas con ovarios anormales se encontró una preñez entre cinco cerdas sacrificadas siete días después del servicio, pero ninguna en 14 cerdas sacrificadas entre el 1o. y 21o. días.

Lo anterior parece indicar que los trastornos hormonales en la hembra pueden ser responsables de las pérdidas embrionarias por falta de balance favorable a la gestación, pero otra parte variable de las pérdidas embrionarias tiene su origen en el macho, o la naturaleza de su semen. Esto se desprende de varios estudios en que después de clasificar toros según su fertilidad en circuitos de inseminación artificial, fueron utilizados sobre hembras de fertilidad uniforme y éstas sacrificadas en distintos periodos después del servicio, para averiguar las pérdidas embrionarias que iban ocurriendo. Datos de uno de esos estudios aparecen en el Cuadro No. 24.

Como se ve la muerte de óvulos después de la fecundación no fue mayor para algunos toros. Por otra parte, es posible probar que algunos de los casos de pérdida embrionaria se deben a defectos de la hembra aún cuando ésta no presente ningún defecto en sus vías genitales, lo que hace sospechar que los óvulos mismos puedan estar en falta o existan desbalances hormonales que no se descubren por examen anatómico. Tanabe y Casida (1949) inseminaron grupos de vacas que habían tenido partos normales pero que no se podían preñar después de muchos servicios. Se utilizó semen de toros de alta fertilidad únicamente. Los resultados (Cuadro N°

CUADRO N° 24

Fertilización y pérdidas embrionarias en vacas inseminadas con semen de toros de diferente nivel de fertilidad. (Datos de Kidder et. al. 1954).

	Número de toros	Porcentaje de preñeces estimadas	Porcentaje de óvulos fertilizados recuperados	Porcentaje de muerte de óvulos después de fecundados
Alta fertilidad	22	75.8	100.0	24.2
Mediana fertilidad	28	68.3	82.1	16.8
Baja fertilidad	14	54.1	71.4	24.2

25), muestran que las pérdidas embrionarias en estas vacas eran considerables ya que el porcentaje de óvulos fértiles era muy inferior en hembras sacrificadas 34 días después del servicio que en hembras sacrificadas tres días después del servicio.

Eficiencia reproductiva afectada por trastornos hormonales

Es común clasificar como de origen hormonal al infantilismo ovárico y testicular y a los quistes ováricos en las hembras. En el macho, la falta de libido o interés sexual es en la mayoría de los casos atribuible a deficiencias hormonales. Se asume en todos estos casos que la anatomía del sistema genital no tiene defectos, ni la formación potencial de gametos fértiles. Se supone que la secreción hormonal para sincronizar los eventos de la gametogénesis con los de la ovulación, ferti-

lización e implantación es la responsable de la infertilidad.

Los quistes ováricos se pueden formar por diferentes tipos de desbalance hormonal y no son iguales en todas las especies. En el cerdo, Nalbandov (1958) cree que se deben reconocer tres tipos de quistes ováricos: los llamados pequeños, en que los ciclos estruales no se han alterado, pero una o dos foliculas no liberan el óvulo cuando las otras sí lo hicieron. Las foliculas que no ovularon continúan creciendo en la fase luteal del siguiente ciclo; entonces se pueden luteinizar sin ruptura, o se vuelven atréticas; posiblemente estos pequeños quistes no interfieren mucho con la fertilidad; por el contrario, los quistes de gran tamaño van asociados a infertilidad. El gran tamaño se debe al enquistamiento de un número de foliculas igual al de una ovulación normal, y a su crecimiento más allá del tamaño que antecede a la ovu-

CUADRO N° 25

Porcentajes de óvulos fertilizados a los 3 y 34 días después de la inseminación, en vacas declaradas como difíciles de cubrir, pero que habían tenido partos normales anteriormente. (Datos de Tanabe y Casida, 1949).

Raza	Vacas sacrificadas 3 días después de un 2o. servicio		Vacas sacrificadas 34 días después del 1er. servicio	
	Número	Porcentaje con óvulos fecundados	Número	Porcentaje con óvulos fecundados
Guernsey	20	60.0	11	63.3
Holstein	20	70.0	8	75.0
Ambas	40	65.0	19	68.4

lación. Estas foliculas contienen células luteínicas y un aspecto completamente anormal. El tercer tipo es de quistes múltiples, pero sin luteinización ni gran aumento de tamaño, es decir las foliculas parecen normales, excepto que la ovulación no se ha producido a su tiempo. Estos últimos se pueden producir por un exceso de hormona foliculo estimuladora inyectada artificialmente. Estos casos no van acompañados de minfomanía, sobre todo en la cerda en que este fenómeno es sumamente raro. Los casos de grandes quistes múltiples con células luteínicas dentro del quiste, van asociados a ciclos estruales muy irregulares y completo anestro. Puesto que ya hay luteinización y tumefacción es casi imposible producir la ovulación o reabsorción, por lo que el animal es prácticamente inútil para la cría. Algunas de estas hembras tienen un crecimiento excesivo del clitoris, lo que hace pensar que la progesterona secretada por el quiste, es convertida en andrógenos.

Los quistes ováricos de la vaca son completamente diferentes a los de la cerda. La frecuencia de estos en diferentes poblaciones de vacas es de 18 por ciento (de la población total). A pesar de que la minfomanía está asociada a los quistes ováricos, su frecuencia es mucho menor. Es decir, una pequeña proporción de los casos de quistes ováricos resultan en minfomanía; por otra parte algunos casos ocurren sin que existan quistes ováricos (Garm, 1946). En ambos casos se cree que el asiento inicial del mal funcionamiento hormonal está en la pituitaria; y el virilismo mostrado por vacas con minfomanía se debe a estrógeno y progesterona (¿convertida a andrógeno?) cuando hay quistes, o en hormonas androgénicas producidas por la suprarrenal.

La frecuencia de quistes ováricos es definitivamente hereditaria en la vaca y es distinta en descendencias de diferentes toros. Es más frecuente en ganado de leche que de carne y los quistes se inician generalmente a los 15-44 días después del parto (Mixner, 1959).

Algunos autores (Wilbank et. al. 1953) consideran que el tipo de quiste ocasionado por atresia folicular, es simplemente la persistencia de una folicula que no llegó a ovu-

lar y con más de 25 mm. de diámetro, fácilmente palpable por el recto. Este tipo de quiste no está asociado en ningún caso con minfomanía, pero sí está asociado con la herencia, puesto que en una de las líneas genéticas observadas no ocurrió ningún quiste en 44 períodos reproductivos. En otras líneas varió entre 6 y 18 quistes y la más alta llegó a 22.7. La recuperación de estos animales fue completamente espontánea.

En la vaca también ocurre un tipo de quiste puramente luteínico, que se ha llamado cuerpo amarillo retenido. En algunos casos adquieren mayor tamaño que el natural y McEntee (1958) ha encontrado una incidencia de 12 por ciento de estos quistes en ganado enviado al rastro sin que se encontrara un solo caso en vacas preñadas. Muchas vacas con quistes luteínicos tienen ciclos estruales normales pero se cree que su fertilidad es muy baja.

El infantilismo ovárico se caracteriza por un tamaño subnormal de los ovarios debido en gran parte a falta de foliculas en crecimiento. Al haber poca secreción de estrógenos, también el canal genital tiene un tamaño subnormal, pero la deficiencia original es de gonadotropinas. Los casos ya analizados de ausencia de ovulación con estro normal, u ovulación sin estro, pueden clasificarse también como originados en trastornos hormonales.

En el toro se han identificado tres trastornos hormonales que puedan ocasionar infertilidad. Uno, por hipofunción de la tiroides. Esto se ha deducido del hecho de que la mala calidad del semen va asociada a una reducción de tiroxina circulante, cosa que también ocurre en los moruecos en la época de anestro. También se deduce de algunos casos de infertilidad que se curan con el suministro de tiroxina. Además algunas sustancias como el thiouracilo, que deprime la actividad de la tiroides, también ocasiona infertilidad. Los otros dos trastornos son de origen hipofisiario; puede haber espermatogénesis normal sin deseo sexual o viceversa. La falta de espermatozoides se atribuye a deficiencia de hormona foliculo estimuladora. En algunos casos se ha mejorado la concentración de espermatozoides con inyección de

gonadotropinas. La falta de deseo sexual atribuible a mal funcionamiento de las células de Leydig, también es de origen hipofisario (deficiencia de hormona luteinizante) pero se puede corregir directamente con suministro de andrógenos. En muchos casos de infertilidad del macho, se encuentran trastornos en las células secretoras de la corteza suprarrenal (ver Mixner, 1959). La verdadera naturaleza de las deficiencias hormonales que ocasionan esterilidad en el toro, no se puede descubrir con exactitud sino con el sacrificio del animal. Por lo tanto, a pesar del gran número de estudios publicados sobre condiciones encontradas en toros infértiles, la corrección de la esterilidad se sigue intentando con el uso de preparados hormonales no específicos.

Cupps y asociados (1954) sacrificaron una serie de toros que habían sido desechados por falta de deseo sexual, mala calidad del semen o baja fertilidad en general. Hicieron un examen de la constitución celular de todas sus glándulas de secreción interna y llegaron a la conclusión de que se podían identificar deficiencias celulares en la hipófisis variables según la condición de los toros. Tres tipos de trastornos hormonales fueron encontrados: 1) Falta de masculinidad y mal desarrollo de la espermatogénesis en toros que tenían deficiencia de tejido basofílico en la pituitaria. 2) Semen con gran cantidad de espermatozoides anormales, y apariencia anormal de la pituitaria, la corteza suprarrenal y los testículos. 3) Toros con crecimiento excesivo de la corteza suprarrenal y aumento del tipo Beta de células de la pituitaria anterior. Dos de estos toros tenían verdaderos tumores de la corteza suprarrenal. Los espermatozoides se caracterizaban por mala motilidad.

Eficiencia reproductiva afectada por la edad de los padres

Varios estudios en diferentes especies demuestran que la mayor eficiencia reproductiva no se obtiene ni en animales que inician su vida reproductiva, ni en animales en la senectud. Sin embargo, un verdadero período crítico de suspensión de las actividades reproductivas, o climatérico en las hembras de

animales domésticos no existe, como existe en el hombre y algunos primates.

La adquisición de la mayor eficiencia reproductiva es gradual después de la pubertad, y la disminución también es gradual. Estos hechos son comprobables fácilmente en la cerda en que el primer parto y a veces el segundo son siempre menos numerosos que los subsecuentes. El parto más prolífico, sin embargo es el quinto (Lush y Molln, 1942) y después viene un descenso gradual. En animales que tienen una sola cría el efecto de edad se nota en los porcentajes de cría obtenidos por número de hembras expuestas a servicio. Esto lo demuestran en yeguas, los datos de Speelman, Dawson y Phillips (1944) que aparecen en el Cuadro No. 26.

Sin embargo, esto no debe de interpretarse en el sentido de que en la cría animal es preferible esperar mucho tiempo después de la pubertad para iniciar la reproducción. Este es un punto de interés general para el criador y es frecuente oír opiniones en el sentido de que los animales iniciados en la cría demasiado jóvenes se agotan, o dan un rendimiento posterior poco satisfactorio. En realidad, siempre que la nutrición sea adecuada, lo contrario es más cierto. Es decir, los animales que empiezan la vida reproductiva demasiado tarde tienen en general menor eficiencia reproductiva.

Las consecuencias de la edad del primer parto sobre la capacidad reproductiva del mamífero fueron estudiadas en detalle en un brillante experimento realizado sobre ratas por Asdell, Bogart y Sperling (1941). Estudiaron 50 hembras en cada uno de tres tratamientos que consistían en obtención del primer parto a los 87, 133 y 305 días de edad. Las ratas que tuvieron su primer parto a mayor edad tuvieron una vida reproductiva muy deficiente, menores porcentajes de crías destetadas y mayores problemas en el parto.

En ovejas, Spencer y asociados (1942) hicieron un estudio comparativo de la producción de ovejas que tuvieron su primera cría antes de cumplir el año y de ovejas dejadas sin cubrir hasta su segundo año. El peso de ambas al llegar a los cinco años era idéntico, o sea que no hubo efecto permanente de re-

CUADRO N° 26

Fertilidad de acuerdo con la edad, en yeguas mantenidas en condiciones de libertad en agostaderos del oeste de Estados Unidos. (Datos de Speelman et. al. 1944).

Edad de las yeguas al momento del servicio en años	Número de yeguas estudiadas	Porcentaje de crías de acuerdo al número de yeguas	Número de celos con servicio	Porcentaje de crías de acuerdo con el número de celos
2	4	25.0	4	25.0
3	99	56.6	124	45.2
4	125	57.6	165	43.6
5	105	58.1	141	43.3
6	96	60.4	129	45.0
7	94	70.2	118	55.9
8	78	65.4	88	58.0
9	67	67.2	77	58.4
10	56	69.6	66	59.1
11	47	57.4	57	47.4
12	40	50.0	61	32.8
13	29	58.6	37	45.9
14	24	50.0	32	37.5
15	18	61.1	23	47.8
16	12	41.7	15	33.3
17	7	0.0	11	0.0
18	2	0.0	4	0.0
19	2	50.0	3	33.3

tardar el crecimiento en las que criaron más jóvenes. En cambio las que empezaron a criar antes del año habían producido al terminar la quinta estación de cría mucho más corderos y mayor peso total de corderos destetados. Estudios similares, han demostra-

do que la cría temprana no es dañina al bovino o porcino.

Un experimento bien diseñado sobre este tema se lleva a cabo actualmente en Francia. Se han utilizado vaquillas gemelas idénticas y fraternales. Un miembro de cada par se

CUADRO N° 27

Efecto de la edad al primer parto sobre el desarrollo corporal de la vaca lechera.

(Datos de Auriol y Grosclaude, 1960). Vacas gemelas idénticas y fraternales.

Grupo A manejado para que tuviera su primer parto a los 24 meses; Grupo B, a los 36 meses

	Peso inicial cuando se inseminaron las vacas A.	Peso a los 6 meses después del 1er. parto de A.	Peso a los 6 meses después del 3er. parto de A y 2o. de B.
Gemelas A idénticas	340 kgs.	445	520
Gemelas B idénticas	355 kgs.	495	535
Gemelas A fraternales	360 kgs.	485	565
Gemelas B fraternales	345 kgs.	515	565

manejaba para que tuviera el primer parto a los 24 meses, y el otro par a los 36. El experimento solo ha llegado al tercer parto de las primeras y al segundo de las segundas. Si bien el desarrollo corporal es retardado por el parto temprano, al llegar al tercer parto no había diferencia entre los dos grupos, como se muestra en el Cuadro N° 27.

Tratamientos contra la infertilidad

Con frecuencia se ven anuncios en revistas pecuarias de tratamientos específicos para aumentar la fertilidad o curar la esterilidad en vacas y otros animales de granja. Del estudio presentado sobre la multiplicidad de causas de infertilidad y de la fisiología normal de la reproducción es fácil comprender que esos tratamientos difícilmente están sostenidos por buena evidencia científica. Típico de esta falta de comprensión del problema es el de la venta de preparados con vitamina E vendidos como capaces de curar toda clase de infertilidad. Es obvio que los problemas de infertilidad competen al especialista, pero el criador necesita tener criterio propio para poder juzgar la honradez o solidez científica de quien pretende venderle productos o servicios para curar la esterilidad.

Quizás el punto fundamental que debe de considerar el criador es sobre las ventajas que obtiene con reproducir animales con fertilidad dudosa. Se ha visto que gran variedad de disturbios en la fertilidad son hereditarios.

De tal manera que cada vez que se hace un tratamiento para lograr obtener una cría de un animal de baja fertilidad, lo único que se obtiene, además de perder el tiempo, es una cría que lleva muchas probabilidades de perpetuar el defecto. Aún en el caso de animales valiosos, el criador consciente beneficiará su hato si elimina esos animales después de esperar un tiempo prudencial para obtener crías de ellos.

En muchos casos el criador aislado no puede hacer mucho con eliminar animales infértiles de su hato, cuando también es necesario que los centros de inseminación artificial o las asociaciones de las razas hagan esfuerzos en conjunto. Esto es de particular importancia en ciertos defectos anatómicos, en que se hace necesario eliminar parientes de los animales estériles, que son los que perpetúan el defecto. Estos problemas son ilustrados dramáticamente por unos datos europeos de la raza Blanco Orejinegro de Suecia (Lagerlof y Settergren, 1953). La hipoplasia ovárica hereditaria alcanzaba una incidencia hasta de 30 por ciento en algunos distritos en 1936. Se inició una campaña de eliminación de todos los posibles portadores y en el término de 10 años se obtuvo una reducción considerable del defecto (Cuadro No. 28).

Otro punto importante por considerar en los problemas de tratamiento de infertilidad, es que ésta es rara vez absoluta y que muchos grados de infertilidad son temporales o

CUADRO N° 28

Incidencia de la hipoplasia ovárica en ganado Blanco Orejinegro Sueco y el efecto de selección genética contra ese defecto. (Datos de Lagerlof y Settergren, 1953).

Año	Número de vacas estudiadas	Vacas con hipoplasia de uno o ambos ovarios Número	Porcentaje
1936	2,194	384	17.5
1937-39	1,173	179	15.2
1940-42	1,438	162	11.3
1943-45	1,588	176	11.1
1946-48	1,752	164	9.4

La proporción de animales con hipoplasia bilateral y completamente estériles era de 5 por ciento en 1935, y se redujo a menos de 1 por ciento para 1949.

de curación espontánea. Es por lo tanto muy importante poder saber lo que hubiera sucedido con animales llamados estériles, si en vez de tratarlos con preparados hormonales o de otra naturaleza se hubieran dejado sin hacerles nada.

En unos experimentos de Illinois (Nalbandov, 1958), se compraron 79 cerdas que según sus dueños eran estériles. Es decir había sido imposible obtener crías de ellas a pesar de ser servidas repetidamente. Su alimenta-

ción o manejo no eran deficientes en ninguna forma marcada y el 53 por ciento de esas cerdas concibieron en el siguiente intento. Muy pocas concibieron después y un 45 por ciento que fueron sacrificadas mostraron varias anomalías anatómicas y hormonales.

En Cornell, (Asdell et. al, 1942) estudió un lote de vacas llamadas estériles, las cuales fueron divididas en dos grupos. A uno se le hicieron tratamientos hormonales diversos y se obtuvo un 44 por ciento de preñeces nor-

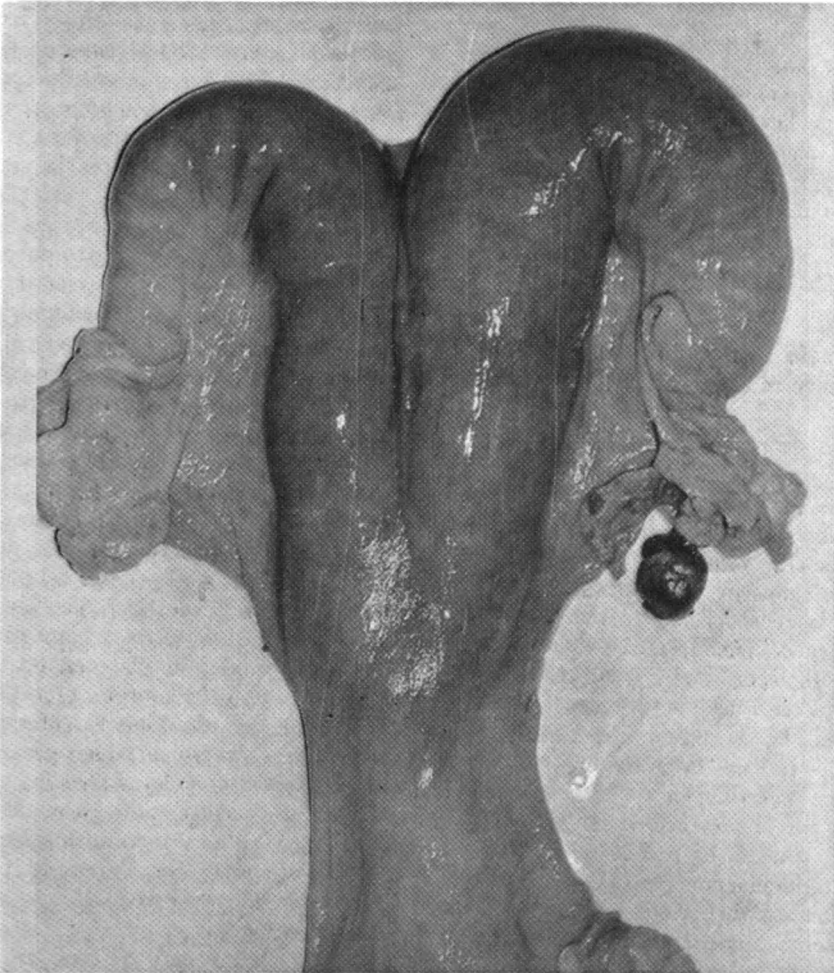


Fig. 19. El útero en el inicio de la gestación de una vaca. El cuerno derecho muestra apenas un pequeño aumento de volumen a los 35 días después del servicio. El ovario derecho muestra el cuerpo amarillo de la preñez extraído del ovario. En este estado la cápsula amniótica del feto tiene el tamaño de una bola de "ping pong" y se puede palpar por vía rectal. (Foto cortesía del Laboratorio de Cría Animal, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas).

males. Al otro grupo no se le hizo absolutamente nada, y se obtuvo un 50 por ciento de preñeces, a pesar de lo obvio de estas conclusiones, la literatura clínica está plagada de casos de supuesta curación de infertilidad con diferentes preparados y sin que se incluyeran animales testigos. Los problemas de infertilidad se pueden considerar esencialmente como problemas de selección para el criador, principalmente cuando se trata de causas no infecciosas. Con estas últimas el problema es completamente diferente. Conviene por lo tanto al criador tener algunas nociones sobre el papel que juegan las enfermedades venéreas en la fertilidad de los animales. Los conocimientos que se han presentado aquí llevan el único objeto de darle al criador algún criterio sobre la materia. Para elaborar programas de eliminación o tratamiento de estas enfermedades es indispensable que consulte especialistas en clínica y profilaxis de la reproducción.

La eficiencia reproductiva afectada por las enfermedades infecciosas

El hecho de que este estudio quede restringido en este tratado a una fracción de un capítulo, se debe exclusivamente a que esta obra es sobre las bases fisiológicas y genéticas para la cría y mejoramiento animal. Es lógicamente imposible cubrir todos los aspectos de la reproducción en una obra que pretende ser de fácil lectura y útil a estudiantes de zootecnia y al criador práctico. El aspecto infeccioso debe dejarse a otras especialidades. En la propia experiencia del autor, varios trabajos de genética y selección se han visto interrumpidos o totalmente entorpecidos por la presencia de enfermedades infecciosas, y no se ha podido restablecer el ritmo de mejoramiento o estudio, hasta eliminar o dominar dichas enfermedades.

Para ampliar conocimientos sobre esta materia se sugiere la lectura del libro de Millar y Ras (1962), en castellano o el de Roberts (1956) o Laing (1955) en inglés, y los boletines de este último sobre Trichomoniasis y Vibriosis traducidos al castellano por la FAO (Laing, 1956).

Las enfermedades infecciosas de la reproducción se pueden clasificar según su agente causal en bacteriales, virosas y protozoarias. Tres son las más importantes de origen bacterial: la brucelosis, la leptospirosis y la vibriosis. Las infecciones virosas venéreas son de importancia en equinos y caninos, pero en los animales de explotación pecuaria solo el cólera porcino puede causar serias pérdidas por interrupción del embarazo. Entre las infecciones protozoarias, la de mayor importancia económica es la trichomoniasis.

1. **La brucelosis.** La brucelosis tiene tres variaciones específicas para tres especies domésticas. La *Brucella melitensis* de la cabra, la *abortus* del bovino, y la *suis* del cerdo. Las tres son transmisibles al hombre, y son la causa de la fiebre de Malta, pero no ocasionan aborto en gran escala sino en la vaca y en el cerdo.

La pérdida más importante que sufre la explotación es en abortos. Estos pueden ocurrir en cualquier mes de gestación. Las vacas adultas que han sufrido la enfermedad rara vez vuelven a abortar, pero siguen ocasionando pérdidas al criador en forma de excesivo número de servicios para obtener preñez o pérdidas embrionarias que no llegan a llamarse aborto ante los ojos del criador por no ser visible el feto expulsado. Las vacas que ya no abortan y han sufrido la enfermedad siguen siendo portadoras y fuentes de infección, sobre todo en el período del parto. Por lo tanto, se debe tener la precaución de aislarlas poco antes del parto y hasta cinco días después. El número de placentas retenidas es alto en vacas que han sufrido brucelosis. Las novillas jóvenes adquieren la enfermedad y generalmente abortan su primer parto, y después se vuelven portadoras silenciosas. Por lo tanto un hato puede estar fuertemente infectado y después de un tiempo sufrir relativamente pocas pérdidas por aborto de fetos en estado avanzado de preñez.

La infección se adquiere por la vía oral y también por contacto de otras membranas mucosas con material infectado, principalmente de origen placentario. Es conveniente destruir las placentas por fuego en hatos infectados y evitar todo contacto de animales sanos con ellas. La bacteria también es

eliminada por la leche y debido al peligro de infección en el hombre nunca se debe beber leche sin pasteurizar, sobre todo de cabra.

El diagnóstico es muy específico y sencillo. Se puede hacer primero en leche de todo el hato, o en suero de dicha leche. Esta es la llamada prueba de anillo, muy útil para descubrir en un área lechera los establos que estén enviando leche con *Brucella abortus* al mercado o cremería. El animal individual que ha sufrido la enfermedad se descubre por la aglutinación de su suero sanguíneo al mezclarse con un antígeno especialmente preparado. Mientras menor sea la cantidad de suero necesaria para provocar la aglutinación completa hay más confianza en llamar al animal como positivo portador de la enfermedad.

Los becerros pequeños, hijos de vacas infectadas pueden adquirir la enfermedad con la ingestión de leche, sin embargo ésta no se alberga en el becerro en forma permanente hasta que llega a la madurez sexual. Este mismo principio se usa para proporcionar resistencia a un hato muy infectado, mediante una vacuna de *Brucella* de virulencia atenuada. Cuando se vacunan con esta bacteria viva (cepa 19) a becerros de cuatro a ocho meses, adquieren resistencia que evita que aborten cuando llegan al primer parto. Es lógico pensar que es inútil vacunar animales ya infectados y peligroso vacunar vacas preñadas. Sin embargo, los métodos más eficaces de eliminación de la enfermedad requieren el sacrificio de animales positivos. El programa exacto que se debe de seguir para eliminar la enfermedad de un hato depende de la incidencia de la enfermedad en la zona, de la práctica que sigan los vecinos del hato y de los programas oficiales que existan en el país. Debe de considerarse que solo es práctico y económico pensar en la erradicación o eliminación completa de la enfermedad del hato, región o país. La curación de animales infectados, no es económica ni práctica y el criador debe de rechazar toda propaganda en ese sentido.

En el toro la *Brucella* suele localizarse en el epidídimo y causar inflamación de todo el testículo (orquitis) en casos avanzados. Entonces puede el semen ser portador de *Bruce-*

llas, sin embargo no es a través del contacto sexual que se extiende más esta enfermedad.

La prueba de aglutinación individual no es muy exacta en cerdos, y la eliminación de la enfermedad se hace en estos en forma global para piaras infectadas, reponiendo la cría total con animales recién destetados. Los cerdos se mantienen limpios si del destete en adelante no entran en contacto con animales infectados. No hay vacuna de brucelosis para cerdos o cabras.

2. Leptospirosis. La comprensión completa de las leptospirosis es sumamente complicada por el número de tipos o variedades que existen; aún su clasificación es discutible entre unos especialistas y otros que han trabajado con esta enfermedad, pero se considera en general que el nombre de *Leptospira* debe aplicarse a microorganismos de 10 a 20 micras de largo enrollados en forma espiral. Poseen algunas características de verdaderos protozoarios. No menos de 36 tipos patógenos han sido descritos, que pueden afectar equinos, caprinos, ovinos, porcinos, caninos y aún hay un tipo que ocasiona una fiebre en el hombre y es transmitida por el ratón.

La enfermedad se caracteriza por fiebre elevada que puede ser mortal sobre todo en becerros. Puede haber falta de apetito, sangre en la orina, supresión completa de la producción láctea o aparición de leche sanguinolenta, y anemia. El aborto ocurre solamente como una secuela, en el período de recuperación, aún en casos en que la fiebre ha sido ligera o ha pasado desapercibida.

No hay pruebas fáciles de laboratorio para realizar el diagnóstico y aún los laboratoristas con mayor experiencia prefieren pronunciar un diagnóstico positivo solamente cuando han recuperado el organismo de la sangre o de la orina.

El organismo puede vivir hasta tres meses después del ataque agudo en el riñón y ser diseminado por la orina. La infección se adquiere por contacto con esta orina en las mucosas o conjuntiva; por el contrario de la brucelosis, la leptospirosis no se adquiere por vía digestiva. No hay vacuna que proteja por más de seis meses, pero la curación con antibióticos es más prometedora que en

el caso de la Brucelosis. Las medidas sanitarias son importantes y debe recordarse que la salpicadura de orina sobre las mucosas nasales o del ojo es el principal medio de transmisión. Los cerdos adquieren con facilidad la infección en esta forma cuando viven con vacas, y los becerros también. Toda aglomeración de ganado conduce a multiplicar la infección.

3.—La Vibriosis. Esta enfermedad deriva su nombre del agente causal llamado *Vibriofetus*. Las principales pérdidas que ocasiona son por aborto y difícil concepción. El número de abortos no es muy elevado y puede no pasar del 10 por ciento en hatos infectados. Estos ocurren con más frecuencia entre el cuarto y séptimo mes. La mayor dificultad en cubrir vacas ocurre en primerizas y de segundo parto. McEntee y asociados (1954) agregaron cultivos de *Vibrio* al semen usado en inseminar vaquillas y observaron que se necesitaron cinco servicios antes de lograr una concepción, mientras que en un grupo inseminado con el mismo semen pero sin *vibrio* se necesitó solo un servicio y fracción, en promedio. Los ciclos estruales después de la infección son irregulares y largos lo que hace sospechar muerte embrionaria.

Parece que la enfermedad no persiste en vacas que han desarrollado resistencia o después de tres meses de ciclos estruales sin servicio. Es decir, evitando nuevas infecciones, las vacas que eliminan el agente patógeno dejan de ser transmisoras de la enfermedad y solo quedan los toros como portadores de la misma, por fortuna el *Vibrio* se puede matar tratando el semen con antibióticos, por lo que una de las principales medidas profilácticas y de erradicación que hay que adoptar al entrar una infección de *Vibrio* o sospecharse su existencia, es la del uso exclusivo de inseminación artificial con semen tratado con antibióticos.

El diagnóstico más seguro se hace con pruebas de aglutinación usando secreciones de la mucosa cervical. El mismo McEntee y sus colaboradores encontraron que aparecía la reacción 60 días después de la infección, y persistía por siete meses. No existe ninguna vacuna para proteger contra la vibriosis.

4. Trichomoniasis. Es una enfermedad venérea, transmitida por el toro; el organismo causal es un protozooario flagelado, de 10 a 25 micras de largo con tres flagelos anteriores y una membrana ondulatoria a todo lo largo y termina en otro flagelo en la parte posterior. Se puede demostrar su presencia en fetos recién abortados, sobre todo en líquidos del estómago y también en exudados vaginal o en lavados del prepucio del toro. Sin embargo en algunos casos es sumamente difícil encontrar al organismo en material sospechoso, por lo que un diagnóstico negativo no constituye nunca una prueba final de ausencia de la enfermedad.

La enfermedad puede tener acceso a un hato mediante la compra de una vaca o toro infectado. Puede diseminarse a muchos animales sanos, antes de que se descubra su presencia. Las vacas recién infectadas pueden requerir más servicios que de costumbre, pero se establece la preñez sin ninguna anomalía hasta que sobreviene el aborto, generalmente a los tres o más meses. En muchos casos el feto es retenido y macerado o momificado. El primer síntoma raro que nota el criador es que muchas vacas que se creían preñadas de más de cuatro meses, vuelven en celo. El cuello de la matriz no se dilata fácilmente al morir el feto, dándose casos de vacas que expulsan el feto el mismo día que entran en celo. La vaca infectada transmite la enfermedad con facilidad al toro. Este sufre una pequeña irritación en el pene o prepucio pero no demuestra ningún síntoma más serio. Sin embargo, la infección en el toro es de carácter permanente, aunque se conocen tratamientos que pueden librarlo de ella. Estos son difíciles e inseguros, y si el objetivo del criador, una vez descubierta la enfermedad, es erradicarla, el toro debe eliminarse. Puede ser usado, si es valioso, en algunas vacas viejas que se cree ya han sido expuestas a la enfermedad, pero nunca en novillas jóvenes.

En la vaca, a pesar del aborto, la enfermedad encuentra su propia limitación tanto en resistencia adquirida por la vaca como en el reposo sexual. El útero en completo reposo y la renovación del epitelio genital durante tres o cuatro celos sin servicio, eliminan el

organismo de la vaca. Todo lo que se requiere después de eso es que los toros o semen usado estén libres de la infección.

La inseminación artificial, aún con adición de sulfonamidas y antibióticos, no es efectiva contra la diseminación de la enfermedad de

toros infectados. Hay algunos informes en el sentido de que la adición de glycerol y la congelación matan al *Trichomonas fetus* pero falta confirmación de este descubrimiento. Toros infectados no deben de ser usados por ningún concepto en servicio artificial.

Referencias

- ASDELL, S. A. 1944. The genetic sex of intersexual goats and a probable linkage with the gene for hornlessness. *Science* 99:124.
- _____. 1946. Patterns of mammalian reproduction. Ithaca, New York, Comstock.
- _____, BOGART, R. y SPERLING, G. 1941. The influence of age and rate of breeding upon the ability of the female rat to reproduce and raise young. *Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Memoir* No. 238.
- _____, FINCHER, M. G., SMITH, S. E. y ELLIOTT, F. I. 1942. A controlled attempt to restore fertility in dairy cattle by treatment with gonadic and gonadotrophic hormones. *Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Memoir* N° 243.
- AURIOL, P. y GROSCLAUDE, F. 1960. Recherches sur juneaux bovins. I. Production et développement corporel des vaches laitières en fonction de l'age au premier velage. *Ann. Zootech.* 9:301.
- BAIER, W. y HAEGER, O. 1958. Über das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen aus der künstlichen Besamung. (The sex ratio of progeny got by artificial insemination). *Berl. Munch. Tierarztl. Wschr.* 71:426.
- BARR, M. L. y BERTRAM, E. G. 1949. A morphological distinction between neurones of the male and female and the behavior of the nuclear satellite during accelerated nucleoprotein synthesis. *Nature* 163:676.
- BEATTY, R. A. 1960. Fertility of mixed semen from different rabbits. *J. Reprod. Fertil.* 1:52.
- BISHOP, M. W. H. y WALTON, A. 1960. Spermatogenesis and the structure of mammalian spermatozoa. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. I, 2a. parte, cap. 7.
- BLOM, E. y CHRISTENSEN, N. O. 1956. Examination of the genitals of slaughtered male calves as a means of elucidating the frequency of genital malformations in the bovine male. *Studies on pathological conditions in the testis, epididymis and accessory sex glands in the bull*. Pap. 3rd. Congr. Anim. Reprod., Cambridge Sect. 2:76.
- BRIDGES, C. B. 1939. Cytological and genetic basis of sex. En: Allen, E. ed. *Sex and internal secretions*. Baltimore, Williams and Wilkins. cap. II.
- BURKHARDT, J. 1949. Sperm survival in the genital tract of the mare. *J. Agric. Sci.* 39:201.
- CASIDA, L. E. 1953. Prenatal death as a factor in the fertility of farm animals. *Iowa Sta. Coll. J. Sci.* 28:119.
- _____. 1953. Some factors affecting fertilization and embryo death. En: Wolstenholme, G. E., ed. *Mammalian germ cells; a Ciba foundation symposium*. London, Churchill. Parte II.
- COLES, R. 1956. Primary and secondary sex ratios in domestic fowl. *Emp. J. Exp. Agric.* 24:167.
- CUMMINGS, J. N. 1942. A study of estrus and ovulation in the mare. *J. Anim. Sci.* 1:309.
- CUPPS, P. T., LABEN, R. C. y MEAD, S. W. 1954. Histology of the pituitary, testis, and adrenal in relation to reproduction in the bull. *J. Dairy Sci.* 37:1074.
- DU MESNIL DU BOUISSON, F. y DAUZIER, L. 1955. Distribution et résorption du sperme dans le tractus génital de la truie: survie des spermatozoides. *Ann. Endocr., Paris* 16:413.
- EATON, O. N. 1945. The relation between polled and hermaphroditic characters in dairy goats. *Genetics* 30:51.
- ERB, R. E. y HOLTZ, E. W. 1958. Factors associated with estimated fertilization and service efficiency of cows. *J. Dairy Sci.* 41:1541.
- _____, y MORRISON, R. A. 1959. Effects of twinning on reproductive efficiency in a Holstein Friesian herd. *J. Dairy Sci.* 42:512.
- _____, ANDERSON, W. R. HINZA, P. M. y GILDON, E. M. 1960. Inheritance of twinning in a herd of Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 43:393.
- FOSGATE, O. T. y SMITH, V. 1954. Prenatal mortality in the bovine between pregnancy diagnosis at 34-50 days post insemination and parturition. *J. Dairy Sci.* 37:1071.
- GARM, O. 1949. Investigations on cystic ovarian degeneration in the cow with special regard to Etiology and pathogenesis. *Cornell Vet.* 39:39.
- GOOT, H. 1951. Statistical analysis of some measurements of fertility in sheep. *J. Agric. Sci.* 41:1.
- GORDON, M. J. 1957. Control of sex ratio in rabbits by electrophoresis of spermatozoa. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 43:913.

- JOHNSTON, G. R., ZELLER, J. H. y CANTWELL, G. 1958. Sex anomalies in swine. *J. Hered.* 49:255.
- JOHANSSON, I. 1960. Genetic causes of faulty germ cells and low fertility. In: 4th Biennial Symposium on Animal Reproduction, June 18-20, 1959, University of Illinois, Urbana. *J. Dairy Sci.* (Suppl.) 43:1.
- KARAM, H. W. y RAGAB, M. T. 1958. Multiple birth in the Texel sheep. *J. Anim. Sci.* 17:235.
- KIDDER, H. E., BARRETT, G. R. y CASIDA, L. E. 1952. A study of ovulation in six families of Holstein-Friesians. *J. Dairy Sci.* 35:436.
- _____, BLACK, W. G. WILTBANK, J. N. ULBERG, L. C. y CASIDA, L. E. 1954. Fertilization rate and embryonic death rates in cows bred to bulls of different levels of fertility. *J. Dairy Sci.* 37:691.
- LAGERLOF, N. y SETTERGREN, I. 1953. Results of 17 years of control of hereditary ovarian hypoplasia in cattle of the Swedish Highland breed. *Cornell Vet.* 43:51.
- LAING, J. A. 1955. Fertility and infertility in the domestic animals; aetiology, diagnosis and treatment. London, Bailliere, Tindall and Cox.
- _____. 1956. La vibriosis genital de los bovinos. FAO. Estudios Agropecuarios N° 32.
- _____. 1956. La tricomoniasis de los bovinos. FAO. Estudios Agropecuarios N° 33.
- _____. y YOUNG, C. B. 1956. Observations on testicular hypoplasia in British cattle. Pap. 3rd. Int. Congr. Anim. Reprod., Cambridge. Sect. 2:68.
- LINDAHL, P. E. 1958. Separation of bull spermatozoa carrying X and Y Chromosomes by counter-streaming centrifugation. *Acta Agric. Scand.* 8:226.
- LUSH, J. L. y MOLLN, A. E. 1942. Litter size and weight as permanent characteristics of sows. *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.* N° 836.
- MEADOWS, C., y LUSH, J. L. 1957. Twinning in dairy cattle and its relation to production. *J. Dairy Sci.* 40:1430.
- McENTEE, K. 1958. Cystic corporalutea in cattle. *Int. J. Fertil.* 3:120.
- _____, HOUGHES, D. E. y GILMAN, H. L. 1954. Experimentally produced vibriosis in dairy heifers. *Cornell Vet.* 44:376.
- MILLAR, P. G. y RAS, N. P. 1962. Infertilidad e inseminación artificial. Buenos Aires, Kraft.
- MIXNER, J. P. 1959. Anatomical and physiological factors affecting fertility in domestic animals. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in domestic animals*. New York, Academic Press. v. II, cap. 8.
- NALBANDOV, A. V. 1958. Reproductive physiology; comparative reproductive physiology of domestic animals. laboratory animals, and man. San Francisco, Freeman.
- NEL, J. A., MOSTERT, L. y STEYN, M. G. 1960. Karakul breeding and research in South West Africa with special reference to the Neudam Karakul Stud. *Anim. Breed. Abst.* 28:89.
- NORDLUND, S. A. 1956. A new type of genital malformation in Swedish Friesian cattle. Pap. 3rd. Int. Congr. Anim. Reprod., Cambridge. Sect. 2:80.
- PARKES, A. S. 1960. The biology of spermatozoa and artificial insemination. En: Marshall, F. H. A. *Physiology of reproduction*. London, Longmans. v. I, 2a. parte, cap. 9.
- POLGE, C. 1955. Artificial insemination in fowl. Thesis. London, University of London.
- POMEROY, R. W. 1960. Infertility and neonatal mortality in the sow. I. Lifetime performance and reasons for disposal of sows. *J. Agric. Sci.* 54:1.
- _____. 1960. Infertility and neonatal mortality in the sow. II. Experimental observations on sterility. *J. Agric. Sci.* 54:18.
- ROBERTS, S. J. 1956. Veterinary obstetrics and genital diseases. Ithaca, New York. (Publicado por el autor).
- ROBINSON, T. J. 1950. The control of fertility in sheep. II. The augmentation of fertility by gonadotrophin treatment of the ewe in the normal breeding season. *J. Agric. Sci.* 41:6.
- RUSSELL, L. B. 1961. Genetics of mammalian sex chromosomes. *Science* 133:1795.
- SALISBURY, G. W., BRATTON, R. W. y FOOTE, R. A. 1952. The effect of time and other factors on the non return to service estimate of fertility level in artificial insemination of cattle. *J. Dairy Sci.* 35:256.
- SPEELMAN, S. R., DAWSON, W. M. y PHILLIPS, R. W. 1944. Some aspects of fertility in horses raised under Western range conditions. *J. Anim. Sci.* 3:233.
- SPENCER, D. A., SCHOTT, R. G., PHILLIPS, R. W. y AUNE, B. 1942. Performance of ewes bred first as lambs compared with ewes bred first as yearlings. *J. Anim. Sci.* 1:27.
- TANABE, T. Y. y CASIDA, L. E. 1949. The nature of reproductive failures in cows of low fertility. *J. Dairy Sci.* 32:237.
- TRIMBERGER, G. W. 1956. Ovarian functions, interval between estrus and conception rates in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 39:448.
- VAN DEMARK, N. L. 1958. Spermatozoa in the female genital tract. *Inter. J. Fertil.* 3:220.
- VAN RENSBURG, S. W. J. 1956. The role of delayed ovulation and anovulatory oestrus in the aetiology of functional infertility in bovines. Pap. 3rd. Int. Congr. Anim. Reprod., Cambridge. Sect. 2:52.
- VILLA CORTA, E. 1959. Ciclo estrual, duración del calor y tiempo de ovulación de bovinos en el trópico. Tesis Mag. Agr. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- WIGGINS, E. L., CASIDA, L. E. y GRUMMER, R. H. 1950. The incidence of female genital abnormalities in swine. *J. Anim. Sci.* 9:268.
- WILTBANK, J. N., TYLER, W. J. y CASIDA, L. E. 1953. A study of atretic large follicles in six sire-groups of Holstein-Friesian cows. *J. Dairy Sci.* 36:1075.

SEGUNDA PARTE

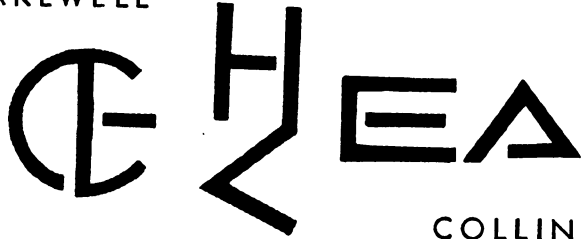
Bases genéticas de la cría animal

The key is man's power of accumulative selection: nature gives successive variations; man adds them up in certain directions useful to him.

(La clave radica en el poder del hombre de hacer una selección acumulativa: la naturaleza provee las variaciones sucesivas; el hombre las agrega en cierta dirección de utilidad para él).

Darwin, "El Origen de las Especies" 1859.

BAKEWELL



COLLING

Ideas genéticas en el desarrollo de la ganadería

El desarrollo de la ganadería productiva, desde los comienzos de la domesticación de las especies fue sumamente lento. Este desarrollo fue tan lento y tan remoto que el origen de nuestras especies domésticas se pierde por completo mucho más allá de la historia escrita por el hombre.

Sin embargo, es evidente que desde esa prehistoria y desde los albores de la inteligencia humana el hombre empezó a preocuparse por los problemas de la herencia. El mismo proceso de la domesticación fue sin duda un fenómeno de selección inconsciente por parte de él. Aquellos individuos más mansos y dóciles fueron los que empezaron a compartir la vida del hombre y a reproducirse entre sí alejados de sus congéneres más salvajes. Esto se puede haber repetido varias veces, pero no se requería mucha inteligencia para observar que los animales nacidos cerca del hombre y de aquellos animales más mansos ofrecían menos dificultades de manejo. Es así como el hombre primitivo al iniciar la domesticación empezó a trabajar con problemas de herencia y de cuidado. Estos dos elementos de la ganadería más primitiva, todavía forman la base fundamental de la ganadería más moderna con los nombres de Genética y Manejo.

Preocupaciones genéticas en la mentalidad del ganadero

Se sabe tan poco del hombre que domesticó nuestras especies, que es mejor no especular mucho sobre él y sus métodos, pero sí es interesante recordar como han prevalecido muchas ideas tradicionales que tienen conexión con la genética.

En primer lugar, el ganadero cuidadoso es esencialmente un observador de diferencias entre sus animales. Siempre ha causado respeto entre ganaderos aquel que posee gran perspicacia para distinguir sus animales y sus características. Actualmente se sistematiza ese conocimiento mediante descripciones del exterior y métodos de calificación, pero el buen ganadero, aún sin escuela y sin nomenclatura exacta ha sido siempre un hombre capaz de distinguir detalles y diferencias entre los individuos de sus hatos.

Un buen observador no tarda en convertirse en estudioso de la herencia y puesto que los animales que cuida tienen una duración de vida menor que la de él, si persiste en su negocio, puede observar varias generaciones de sus animales. Si ha sido buen observador no tarda en descubrir que muchas de

las peculiaridades de los progenitores se repiten en las progenies. Este fenómeno, observado varias veces da al hombre confianza para creer que eso seguirá sucediendo en el futuro, y se formula el bosquejo de una ley sobre la naturaleza. La ley de que las diferencias observadas en los animales, se heredan o se legan de los padres a los hijos.

Cree implícitamente, por lo tanto, que si se obtienen crías de dos animales que por sus cualidades han dado mejor servicio al hombre, éstas serán en general más útiles también. Sus ideas simplistas se ven a veces sacudidas por el hecho de que ciertos detalles observados en los padres desaparecen en las crías, o solo aparecen en unas cuantas de éstas, o en los nietos, en vez de los hijos; sin embargo estos detalles no destruyen todavía su fe en la herencia.

En toda la ganadería este principio es respetado y tenido como cierto, pero al mismo tiempo, el ganadero no solo es observador de lo que ocurre de una generación a otra, sino de lo que ocurre con todo individuo según el cuidado que se le da. Entonces el criador de ganado trata de ampliar sus generalizaciones y se encuentra ante serias alternativas que lo hacen hasta dudar del principio fundamental de la herencia. Observa que ciertos animales son buenos en manos de un criador y mediocres en manos de otro y si trata de formular leyes sobre esto termina por creer que el cuidado hace todo y que la herencia no es importante. Todo este conflicto nace de la tendencia del hombre a simplificar los problemas para tratar de entenderlos, pero los problemas nacidos de la capacidad de observación de un buen criador, no son simples. Se requiere no solo la capacidad de observación que se preocupa por el fenómeno total observado en un animal o en un hato, sino una metodología completa capaz de aislar los componentes de esa observación total y estudiarlos separadamente para lograr entender las leyes que los rigen. El ganadero, por muy desarrollado que tenga su poder de observación necesita de la ayuda de la ciencia acumulada a través de muchas generaciones, para poder comprender sus problemas de cría y mejoramiento.

La teoría evolutiva y la ganadería

El ganadero, como observador de detalles que diferencian sus animales, es un naturalista especializado. Los grandes naturalistas que dieron origen a la teoría de la evolución fueron observadores de muchas especies y en un área geográfica mucho más grande que la que abarca un ganadero común, pero las primeras leyes que trataron de formular eran tan simples como las que se formula un ganadero común que es buen observador. La teoría evolutiva fue el resultado concreto y comprensivo de la acumulación de observaciones hechas por los naturalistas. Las conexiones de dicha teoría, que abarca el mundo de los seres vivientes en general, con el pequeño mundo de los ganaderos, son múltiples y muy importantes para su trabajo de mejoramiento animal.

Los procedimientos de la cría animal no son sino una fase minúscula dentro del gran conjunto de mecanismos que constituyen la evolución del reino animal.

El hombre ha partido de lo que encontró en la naturaleza. La domesticación de los animales para hacerlos más útiles al hombre, ha sido un proceso lento con relación a la duración de una generación humana. Además solo en una fracción muy pequeña de la historia del hombre se han llevado apuntes sobre las características de sus animales. Por lo tanto, la conexión entre las especies domésticas y las especies salvajes ha sido perdida en la historia. Las peculiaridades hereditarias de los animales domésticos han sido estudiadas muy recientemente, sin embargo, de este estudio se ha deducido que lo que el hombre ha hecho no es sino dar cierta dirección a la variación natural que existe en la naturaleza. Es ventajoso para él conocer las limitaciones de su poder de selección y reconocer su posición dentro de un proceso evolutivo en que la selección impuesta por la naturaleza está siempre constante. Del poder de ambas fuerzas de selección, han nacido las razas domésticas de mayor utilidad. De un mejor conocimiento de las leyes que rigen esas dos fuerzas, nacerán razas y tipos de explotación más útiles para el futuro del hombre.

En la actualidad es difícil imaginar como se conceptuaba el mundo de los seres vivientes antes de la teoría de la evolución. Actualmente muy pocos leen lo expuesto por Darwin; sin embargo sus conceptos han llegado a formar parte de la cultura del hombre moderno en tal forma, que ya no se discuten, sino que se aceptan como parte de las bases que sirven para comprender el mundo.

Desde el punto de vista de la cría animal, tres conceptos importantes eran generalizados antes de Darwin:

- 1) Que cada especie doméstica había sido creada independientemente. Esto basado en el concepto bíblico de la creación. Esta generalización era aceptada a tal grado que se consideraban sacrílegos ciertos cruzamientos entre especies.
- 2) Que las variaciones existentes habían sido creadas con un propósito. Es decir, aquí era generalizado también un concepto de intervención divina, para dar a cada animal agallas si se requería que respirara bajo el agua o pulmones si necesitaba respirar sobre la tierra. La única ley biológica que se requería para explicar la variación era la del designio pre-determinado por mandato divino.
- 3) Que estas variaciones eran transmitidas con cierta constancia de una generación a otra. Por lo tanto el criador y mejorador de animales no tenía más que seguir el principio que los hijos se asemejan a los padres.

Sin embargo en la mente de muchos naturalistas que precedieron a Darwin, ya había serias dudas sobre la solidez de esos principios, y hasta cierto punto estas dudas llegaban a los criadores más notables, aunque no a la masa popular. Sobre la creación de las especies por separado, lo que más preocupaba a los naturalistas y geólogos era la existencia de fósiles, sobre todo de especies que ya no existían. Había evidencia de que ciertas especies habían desaparecido, y que muchas de ellas tenían semejanza por igual con dos o más especies existentes.

La predestinación divina de la variación con fines utilitarios, empezaba a ser puesta

en duda por múltiples observadores que veían que gran parte de la variación existente en los animales no era útil a la vida de estos. En los criadores de animales se hacía frecuente la observación de que algunas variaciones eran completamente inútiles, y debían de ser eliminadas. Por otra parte las variaciones útiles al hombre era obvio que no se transmitían con una constancia y regularidad del todo sencilla. A este respecto lo que más preocupaba a los criadores era que algunos de los caracteres deseables desaparecían de una generación a la siguiente y volvían a aparecer en generaciones subsecuentes. Estas y otras observaciones prácticas crearon una atmósfera fértil para la formulación de algunas leyes o principios que explicaran lo que el hombre estaba acumulando sobre la variación animal y vegetal.

En realidad Darwin no fue el primero en hacer declaraciones bien fundadas sobre la evolución de las especies, o destruir el dogma de la inmutabilidad de éstas. El tuvo cuidado de publicar un opúsculo histórico sobre la opinión existente acerca del Origen de las Especies antes de sus propias publicaciones; lo que hizo fue reunir en un solo trabajo infinidad de observaciones acumuladas, que lo llevaban a dar sostén a la teoría de la evolución de las especies, que ya había sido sospechada por otros autores. Puso además orden en muchos conocimientos dispersos para probar la idea fundamental de la evolución de las especies. Entre los puntos más importantes de la teoría de la evolución expuesta por Darwin, aquellos de mayor interés para la cría animal son los siguientes:

- 1) La variación existente dentro de las especies domésticas es sumamente grande. No es lógico creer que cada una de estas variedades cultivadas por el hombre haya tenido un origen distinto. Sí es lógico creer que bajo la domesticación se han conservado ciertas variaciones que en la vida natural hubieran tenido una corta existencia.
- 2) La variación observada en animales domésticos también existe en las especies salvajes. Puesto que nacen mucho más individuos de los que pueden sobrevivir,

aquellos que poseen variaciones que los adaptan mejor a luchar por la vida sobreviven mejor.

- 3) A través de estos fenómenos de variación y de adaptabilidad para la supervivencia, las especies se han ido modificando, se han creado nuevas, y algunas han desaparecido. Esto es esencialmente el proceso de la evolución y la fuerza que la motiva es la selección natural.

Estado de la zootecnia cuando se formuló la teoría de la evolución

Cuando Darwin puso de manifiesto la fuerza y naturaleza de la selección natural, los ganados que poseía el hombre estaban sufriendo una transformación muy avanzada mediante la selección artificial, o sea la selección del hombre.

La época de mayor celeridad en la formación y perfeccionamiento de razas de utilidad para el hombre se inició antes de la era de Darwin. "El Origen de las Especies" fue publicado en 1859. Robert Bakewell, el más famoso de los criadores de todos los tiempos, había empezado su trabajo en 1760, es decir cien años antes de Darwin (Pawson, 1957). Los hermanos Colling, fundadores de la raza Shorthorn, y grandes discípulos de Bakewell habían establecido amistad con éste en 1783. El primer libro genealógico de una raza, fue el libro "Coates" de los propios Shorthorns, y fue fundado en 1822. La Gran Exposición Real Inglesa de ganado fue fundada en 1839.

En el continente europeo era esa también una época de gran florecimiento del mejoramiento animal y se fundaban las bases de grupos de animales notables. Los criadores europeos que fundaron las bases de núcleos tan notables como el Holstein, Charollais, Limousin y Suizo, no tuvieron el prestigio y popularidad de los criadores ingleses, pero sus esfuerzos, aunque anónimos no dejan de ser menos notables. El gran comercio de exportación de ganado Holstein a otras partes del mundo ya estaba bien establecido en 1870, y la primera asociación de criadores holandeses data de 1873. Esa es la época de Darwin, y es, en el mundo entero, la época de la gran revolución industrial. Desde el punto de vista

de la ganadería, lo que esto significa es que es una época de nuevas posibilidades económicas para la población en general, que crea una demanda y paga mejores precios por los productos animales. El desarrollo de las ideas de Bakewell, antecede al gran desarrollo industrial, ya que el primer ferrocarril inglés no se inauguró hasta 1826. Una curiosa anécdota describe como llegaban hasta la finca de Bakewell verdaderas peregrinaciones de visitantes a caballo (Coleman citado por Vaughan, 1947, p. 408) y en diligencia.

Los métodos de Bakewell y sus discípulos probaban entonces que la evolución de los animales domésticos se podía acelerar para beneficio del hombre. Esta aceleración era debida principalmente a métodos de consanguinidad que permitían fijar o dar mayor uniformidad a los animales, que cuando se habían usado métodos de selección masal exclusivamente, pero dichos métodos no eran precisos, todos los discípulos de Bakewell tenían diferentes interpretaciones sobre ellos. Lo cierto es que esos grandes criadores de fines del siglo XVIII y del XIX habían desarrollado y perfeccionado un arte pero no una ciencia. La consanguinidad moderada daba grandes resultados en algunas ocasiones pero no en otras. Los escritos de Darwin daban cierta explicación a los esfuerzos de los criadores hacia una evolución forzada o acelerada, pero no ayudaban a explicar el por qué de los fenómenos observados. La conexión de la variación natural con los esfuerzos de los grandes criadores se refleja en sus métodos de cría. Bakewell era un gran trotamundos, y siempre que veía un animal que le gustaba lo compraba y lo mandaba a su granja. La famosa vaca "Duchess", fundadora de la familia de ese nombre entre los Shorthorns, fue comprada por Charles Colling en el mercado público de Darlington. Es obvio que esos fundadores de la ganadería moderna daban dirección a las nuevas razas, concentrando animales con características deseables que encontraban en diferentes lugares y perpetuándolas con los métodos de consanguinidad y selección. Es decir, daban dirección y propósito a la variación natural.

Los naturalistas de esa época veían con sumo interés la relativa facilidad con que los

criadores moldeaban sus razas, y las alejaban cada vez más de la especie ancestral primitiva. Sin embargo es notorio que esos mismos criadores notables contribuían con su práctica a demostrar la plasticidad y naturaleza evolutiva de sus especies, pero no se preocupaban por el fenómeno de la evolución en general. El mismo Darwin cita que en conversación con criadores de ganado de diferentes razas, llegó a la conclusión de que ellos creían en un origen independiente de cada una de las razas.

Es decir, los criadores estaban probando la naturaleza evolutiva y plástica del material con que trabajaban, pero la ciencia de esos días no les parecía muy atractiva ni digna de estudio. Las grandes dudas que ellos tenían sobre los procesos de la herencia no estaban siendo contestadas por los debates sobre la evolución que se suscitaron después de Darwin. La verdadera conexión entre el progreso ganadero y la ciencia, debería esperar el desarrollo de las leyes de la genética.

Las leyes de la herencia y los problemas zootécnicos

A pesar de la fuerza lógica de la teoría evolutiva, en todos los escritos de Darwin, falta en ella por completo la prueba de los mecanismos de la herencia. Estos mecanismos no podían ser descubiertos por los métodos de observación de la naturaleza que seguía Darwin y que eran en realidad los mismos métodos que usaron los criadores para derivar sus prácticas. La misma variación que tanto fascinó a Darwin presentaba tal cantidad de aspectos de observación simultánea que se hacía poco menos que imposible juzgar las leyes que regían la transmisión de estos caracteres de una generación a otra.

Es una ironía de la historia que las leyes de la herencia fueron descubiertas por Mendel en 1865 y sin embargo Darwin que murió en 1882 no las conoció. Esto se debe a que Mendel era un monje anónimo en un convento de Brünn, Austria, (ahora Checoslovaquia). Nunca participó en el debate científico que se desató después de las publicaciones de Darwin. Su publicación humilde

hecha en una revista científica local tenía sin embargo la clave para explicar los procesos de la transmisión de la variabilidad de una generación a otra (Mendel, 1865). En dicha publicación se hallaban muchos hechos bien fundados por experimentación que hubieran llamado a muchas de las especulaciones infundadas que se exponían acerca de la evolución, pero el trabajo de Mendel no fue tomado en cuenta por estos polemistas sino hasta 1900. En los experimentos de Mendel se encontraban formuladas las respuestas a algunas de las preguntas que más habían confundido al propio Darwin. Este había observado la gran uniformidad de la primera generación de un cruzamiento de palomas de aspecto muy diferente (el buchón y el colipavo) y la diversidad casi infinita de tipos obtenidos del cruzamiento de dos de estos híbridos entre sí.

Los trabajos de Mendel daban una explicación perfecta a estos fenómenos de variación divergente en la primera y subsecuentes generaciones de cruzamientos. La clave del éxito de dichos trabajos radicaba en haber concebido la posibilidad de la independencia hereditaria de los diferentes caracteres que forman un individuo. Por fortuna todos los caracteres que estudió en la arveja eran en realidad independientes y su comportamiento se podía seguir a simple vista de una generación a otra. Sus leyes daban una explicación sencilla y perfectamente lógica al hecho observado por los criadores de que algunos caracteres de los padres desaparecían en una generación para volver a aparecer en generaciones posteriores. Con Mendel, y con los sistemas de investigación iniciados por él, nace la nueva ciencia denominada *Genética*. El impacto de esta nueva ciencia sobre la cría animal fue muy grande, sobre todo cuando se repitieron las experiencias de Mendel sobre animales, escogiendo caracteres de fácil identificación.

Actitud de los criadores ante la nueva Genética

Para los criadores fueron particularmente atractivos los aspectos de las leyes de la he-

rencia que se relacionaban con la diferencia hereditaria entre caracteres *dominantes* y *recesivos*. Mendel había formulado las leyes de la dominancia y recesividad basándose en sus experimentos de cruzamiento entre plantas con caracteres diferentes, y la observación de lo que ocurría en la primera y segunda generaciones. Así, al cruzar un chícharo de flores de color con uno de flores blancas, (ambos de líneas puras que solo daban flores iguales) todas las plantas obtenidas de la primera generación resultaron con flores de color, pero al volver a cruzar estas plantas entre sí, las plantas de la segunda generación volvían a tener una pequeña proporción de individuos con flores blancas. Cosas similares ya habían sido observadas por los criadores en ciertos caracteres que desaparecían en una generación para volver en otra. Lo que hizo Mendel fue observar cuántos de cada color aparecían en la segunda generación. Así pudo descubrir que el color blanco sólo ocurría en uno de cada cuatro de los individuos de la segunda generación. A este denominó un carácter *recesivo*, que podía permanecer oculto en ciertas generaciones, en cambio el otro carácter que era visible en todas las generaciones fue llamado *dominante*. El concepto de líneas puras, es decir que no presentaban variación en algunos caracteres de generación en generación, también era muy atractivo a los criadores, sobre todo a aquellos que habían formado los libros genealógicos y preconizaban los méritos de sus razas como "puras".

En la época gloriosa de la confirmación de las leyes de Mendel en experimentos sobre animales (1910-1925) muchos genetistas creyeron tener la clave del mejoramiento animal en la simple aplicación de las leyes de la herencia a los caracteres bajo consideración. Del estudio de la forma en que se heredan los caracteres sencillos que distinguen a una raza de otra (color, manchas, distintivas, presencia o ausencia de cuernos), nació un optimismo excesivo sobre la aplicación de la genética a la cría animal. Sin embargo, este optimismo era más característico de los genetistas que de los criadores mismos. Estos, con visión algunas veces y con suspicacia de la ciencia en otras, comprendían que el tra-

bajo del mejoramiento animal según su experiencia era demasiado complicado para ser explicado por unas cuantas leyes sencillas. Es decir creían todavía en la superioridad de su arte, por encima de la ciencia que se iniciaba.

La experimentación misma vino a demostrar que los criadores tenían razón. Cuando se trató de averiguar cuál era la forma en que se heredaba la variabilidad en producción de leche por ejemplo, la genética de aquel entonces fue completamente incapaz de explicar los resultados obtenidos en algunos cruzamientos. Se pueden citar por ejemplo los cruzamientos hechos en Maine, E. U.A. entre Angus y Jersey y Holsteins e iniciados en 1913, (Gowen, 1920) y continuados por varios años. Las complicaciones encontradas fueron tan grandes y el costo de mantener tantos animales de diferentes generaciones era tan elevado, que fueron abandonadas antes de que se pudiera descubrir la verdadera naturaleza de las dificultades encontradas. Los estudios realizados en plantas y animales de laboratorio, pusieron de manifiesto que gran parte de la variación existente en los individuos no obedece al concepto de caracteres aislados y sencillos de Mendel. Nació entonces una rama nueva de la genética, llamada genética cuantitativa. Esta genética reconoce que el número de factores que determinan algunos caracteres en los animales y las plantas, tales como rendimiento, tamaño, producción de leche, etc., son tan numerosos que no se les puede aislar y estudiar independientemente. Sólo se puede estudiar su forma de actuar en grupos de individuos y tratar de formular leyes sobre su actuación mediante el estudio de las poblaciones en vez de los individuos aislados. Esta nueva genética ya ha venido a dar explicaciones y ayuda directa al mejoramiento animal, pero como lo sospechaban los criadores no se trata de unas cuantas leyes sencillas sino de una ciencia complicada, y cuyas leyes más elementales son bien complejas.

Dentro de esta nueva ciencia se ha venido a conceder la importancia debida a la fuerza de la selección natural como parte integrante de la cría animal. Es conveniente que el criador se de cuenta en todo momento que



Fig. 20. La variación natural dirigida por el hombre para la creación de razas. El ganado Guzerat en Brasil, donde se han creado estirpes productoras de carne y otras de leche que llegan a niveles insospechados en su lugar de origen: La India. (Foto cortesía del Ing. José M. Sampaio, Bahía, Brasil).

su labor de selección es apenas una fuerza que moldea sus razas y sus tipos; la otra fuerza que está siempre presente es la selección natural. Ignorar esta fuerza puede traer sorpresas desagradables para la cría. Aún peores resultados se obtienen cuando la selección del criador trabaja en dirección opuesta a la selección natural.

La importación indiscriminada de razas no adaptadas a una región desfavorable generalmente anula el esfuerzo mejorador por efectos de la selección natural.

¿Qué es lo que observa el ganadero y qué es lo que heredan los animales?

La fe del criador en la herencia de ciertas características de sus animales lo puede llevar al serio error de confundir en su pensamiento a la transmisión de caracteres con la transmisión de la potencialidad para que se desarrollen esos caracteres. Es decir, lo

que se observa como características de un animal, es el resultado de un proceso de desarrollo en que han actuado dos tipos de influencias: las hereditarias y las ambientales.

Para demostrar las peculiaridades de estas dos influencias tómesese como ejemplo un caballo azabache (negro) pero cuatralvo (es decir con las cuatro patas blancas de la rodilla o corvejón a la pezuña) y además careto, el que por causa de una montura defecuada sufrió una herida en la piel en la región del sillar que se transformó en una llaga (pasmadura) de larga y difícil curación. Cuando sanó, en la región de la llaga el pelo salió normal en todos sus aspectos, pero de color blanco en vez de negro. Por lo tanto, una descripción completa de su color, diría que tiene una marca blanca de montura en el sillar.

Cabe preguntarse cuáles de estas características son hereditarias y cuáles no. Quien haya tenido experiencia con cría de caballos sabrá que algunas de las crías de este caba-

llo tendrá las marcas blancas en las patas y cara, pero otras no. Esto se debe a que dichas marcas son de naturaleza recesiva. Es decir un hijo de este caballo con una yegua sin dichas marcas producirá algún animal también cuatralvo si la yegua posee el mismo recesivo, pero si la yegua no ha tenido ningún animal cuatralvo en su ascendencia o si es pura para la ausencia de patas blancas, la cría que se obtenga de ellos no será cuatralva. Sin embargo la mancha en el sillar no aparecerá en ninguna cría.

Esta última mancha es parte integrante de la apariencia de dicho caballo. Es decir, es parte de su *Fenotipo*, pero es un carácter adquirido que no se hereda.

En realidad el caballo expuesto en el ejemplo tampoco heredó las patas blancas. Lo único que heredó de su padre y su madre fue una dotación genética que venía en el óvulo y otra que venía en el espermatozoide. Al decir que se heredan las patas blancas en realidad lo que se quiere decir es que se hereda la potencialidad de desarrollar patas blancas. Si se creyera literalmente que se heredan las patas blancas habría que pensar que en el óvulo y en el espermatozoide había unas patas en miniatura.

Esto, que parece ridículo, es sin embargo lo que creían algunos biólogos antiguos. El óvulo y el espermatozoide constituyen la única conexión entre una generación y otra. Ahí no hay patas, ni ojos, ni cabeza. Lo que hay es un conjunto de *genes* organizados en cromosomas, y que en un ambiente adecuado determinarán el desarrollo de un individuo con ciertas proporciones de un caballo, y además con patas blancas, entre muchas otras características. Esa dotación de genes, constituyen el *genotipo* del individuo. Darán ciertamente origen a un individuo de la misma especie que sus padres, y similar a estos en algunos caracteres. Pero el fenotipo exacto del individuo dependerá no solo de su dotación genotípica sino de la clase de ambiente, oportunidades, que tenga ese genotipo para desarrollar al nuevo individuo.

Si el caballo en cuestión se desarrolla en el útero de una yegua pony, su tamaño al nacer será más pequeño que si se hubiera desarrollado en el útero de una yegua perche-

rona. El útero de las dos yeguas ya constituyen dos ambientes muy diferentes que resultan en fenotipos distintos. El ambiente está constituido por todas las influencias externas que pueden modificar al fenotipo de un individuo: incluyen nutrición, clima, manejo, entrenamiento, aprendizaje. También debe de recordarse que el fenotipo es cambiante no sólo por el ambiente, sino por la edad. El caballo del ejemplo anterior, puede desarrollar muchos pelos blancos en toda su capa cuando llegue a los 15 ó 18 años. Esto no quiere decir que en esa edad vaya a dar hijos canosos y que cuando era joven no los dio. Si se creyera en eso, se tendría que creer que un toro viejo con cuernos muy desarrollados tendría crías más cuernudas que un toro joven con cuernos pequeños.

En concreto, se puede decir que lo único que se reproduce con exactitud son los genes. Los individuos y su apariencia son un subproducto de estos genes que toman un aspecto especial en cada generación, según el ambiente en que les toca desarrollar este subproducto, que es el ser vivo. Por lo tanto, lo único continuo y capaz de autoperpetuación es el genotipo. El fenotipo es un estado temporal, y que no dura más que la vida del individuo. Cabe agregar, para los fines de ganadería, que es el fenotipo el único que se puede observar y que la explotación animal se hace con fenotipos, no con genotipos. Por lo tanto, el fenotipo es de gran importancia económica.

Cómo distinguir las diferencias genotípicas de las fenotípicas

Conocer que parte de las diferencias que se observan en un animal son de origen genético, es decir, posibles de volver a verse en nuevas generaciones, y que parte son de origen ambiental, es de gran interés para la cría animal y esta distinción no es siempre fácil. En los mismos ejemplos sencillos descritos anteriormente existen complicaciones que sin duda algunos ganaderos experimentados ya han pensado. En el caso de los caballos hay potros que nacen negros y se vuelven grises a temprana edad y casi blancos cuando son adultos. (Los Lipizzas de Aus-

tria) y muchos caballos grises nacen casi negros. En los bovinos desprovistos de cuernos hay becerros que hasta los 5 ó 9 meses aparentan ser completamente romos y sin embargo al año o dos años desarrollan unos cuernos rudimentarios. Una diferenciación de su genotipo a los dos meses diría que son sin cuernos y posteriormente habría que modificar dicha clasificación.

Esto quiere decir que la predicción del genotipo por medio de la observación del fenotipo está sujeta a errores. En el caso de caracteres de importancia económica como producción de leche, o número de huevos que pone una gallina, o de cerdos que para una marrana, los errores de juzgar el genotipo son todavía mayores que donde la distinción es entre sí posean o nó un carácter fácil de distinguir. Todas las vacas producen leche, pero en qué grado es reflejo de una diferencia genotípica entre la que produce 30 litros y la que produce sólo cinco? Si las condiciones ambientales que contribuyeron a esas diferencias fenotípicas han sido idénticas para las dos vacas, habrá razón para creer que el fenotipo es buen reflejo del genotipo, pero

es difícil asegurar que esas condiciones han sido idénticas, no sólo en el momento de medir la producción sino en el desarrollo completo del individuo. Es decir, las diferencias ambientales se iniciaron en el momento en que las dos vacas tuvieron un desarrollo fetal en úteros de diferentes madres.

Todo esto indica que el estudio del papel que juega la genética en la producción animal no es sencillo, pero no por complicado es menos atractivo o menos remunerativo. Muchos de los grandes secretos intuitivos del arte que poseían los grandes criadores de animales, ya han sido reducidos a conocimiento exacto y predecible. El criador moderno, con conocimientos de genética puede evitar muchos errores de criterio y desarrollar una labor más rápida que si tuviera que atenerse exclusivamente a su experiencia o a su intuición. El estudiante y técnico que pretenden dar buenos consejos al criador, tienen obligación de conocer los problemas de la genética. Se espera que de la lectura y estudio de las páginas que siguen el criador y el estudiante adquieran un mejor criterio sobre los problemas que confronta la cría animal.

Referencias

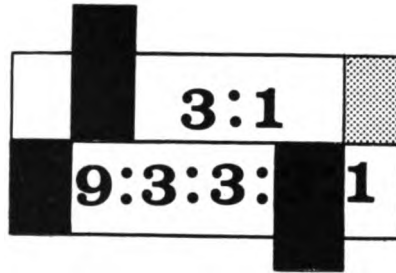
GOWEN, J. W. 1920. Inheritance in crosses of dairy and beef breeds of cattle. II. On the transmission of milk yield to the first generation. III. Transmission of butterfat percentage to the first generation. *J. Hered.* 11:300, 365.

MENDEL, G. 1865. Experiments in plant hybridization. En: Peters, J. A., ed. *Classic papers in genetics*. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall. 1959. pp. 1-20.

Traducción al castellano en: Sinott, E. W., L. C. Dunn y T. Dobzhansky. *Principios de Genética*. Traducida por A. Prevosti. Barcelona, Omega, 1961. pp. 525-560.

PAWSON, H. C. 1957. *Robert Bakewell, pioneer livestock breeder*. London, Lockwood. p. 200.

VAUGHAN, H. W. 1947. *Breeds of livestock in America*. Columbus, Ohio, Long's College Book. p. 780.



La genética mendeliana

Uno de los puntos más sobresalientes de los descubrimientos de Mendel es el que se refiere a la transmisión de caracteres en unidades independientes. De aquí nace el concepto de que el genotipo es un conglomerado de estas unidades hereditarias, y el fenotipo es el resultado de la acción conjunta de estas unidades y el ambiente para producir la apariencia de un individuo en un momento dado. Se han encontrado múltiples complicaciones, excepciones y modificaciones a las leyes de Mendel después de que él las descubrió, pero el principio del carácter unitario de la herencia, que fue tan novedoso para sus primeros lectores, sigue siendo el principio básico de toda la genética.

La ley de segregación y la recombinación

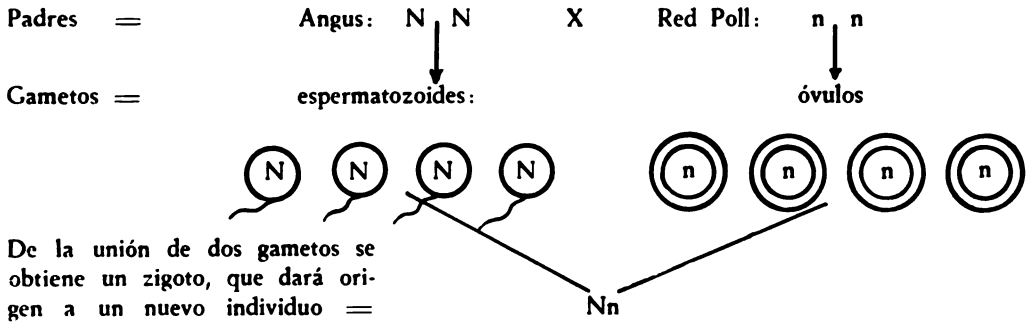
Los métodos de investigación de Mendel se fundaban en el estudio de caracteres de identificación fácil en una planta autógama. Sus observaciones le permitieron darse cuenta de lo que pasaba con un carácter aislado, y cuando hubo descubierto cómo se transmitían las diferencias en este carácter, estudió dos a la vez; como Mendel trabajó con la arveja

que es autógama, para hacer un cruzamiento perfecto él sólo tenía que introducir polen de una planta con un carácter peculiar, en la flor de otra planta con un carácter distinto, en la que oportunamente había extirpado los estambres. Observando los caracteres de las plantas resultantes de la semilla obtenida del cruzamiento pudo deducir los principios que regían la transmisión de dichos caracteres. Uno de estos principios es el de la segregación, que dice que los factores determinantes de la herencia ocurren en pares en todo individuo. Sin embargo, sólo un miembro de cada par de factores es transmitido a las células reproductoras de cada individuo (óvulos o espermatozoides). Cuando se reúnen dos de estas células (*gametos*) en un individuo (*zigoto*) se tendrán nuevamente dos factores por cada carácter en estudio. Es decir, estos factores, llamados genes, se segregan o separan el uno del otro en la producción de los gametos.

Con el objeto de simplificar un poco las explicaciones se usarán símbolos para identificar a estos genes y su segregación. Imagínese lo que ocurre del cruzamiento de un toro Angus con un grupo de vacas Red Poll. El carácter más distintivo entre estas dos razas es que el Angus es negro y el Red Poll

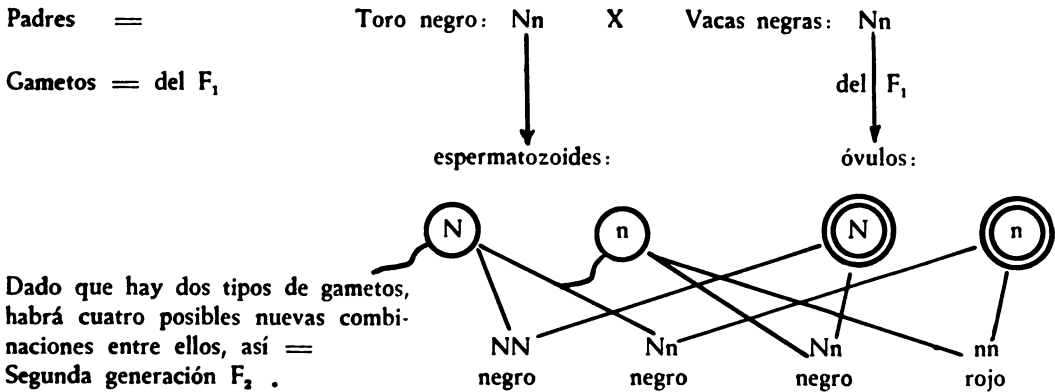
es rojo. La letra N representará el color del Angus y la letra n (minúscula) el color rojo de las vacas Red Poll y puesto que en el individuo estos factores ocurren en pares, la representación simbólica de los genes en los individuos y en los gametos será:

observación indica que todos los becerros que se obtengan con la fórmula Nn, serán negros. Es decir, de la unión de dos razas puras se obtiene una primera generación (F₁) en que todos los individuos son negros. El factor que determina el rojo de las madres



En el caso anterior se obtendrán varios individuos, puesto que se trata de un toro y varias vacas. Todos los becerros serán Nn, puesto que provienen de la unión de un gameto hembra y uno macho. En este cruzamiento todos los gametos producidos por las hembras son n y todos los espermatozoides producidos por el macho son N. La simple

aparentemente desaparece. Lo mismo ocurriría si se cruzan varias vacas Angus con un toro Red Poll: las crías serían negras. Ampliando la experiencia, si se obtiene una nueva generación de un toro negro resultante de este cruzamiento con varias de sus medias hermanas, o con vacas producidas al cruzar Angus con Red Poll, se tendría la siguiente situación:



Aquí se ve que el carácter rojo que había desaparecido en la primera generación vuelve a aparecer como consecuencia de la segregación (y la recombinación).

La ley de la dominancia y la recesividad

Del ejemplo anterior, ya resalta la importancia de distinguir entre fenotipos y genotipos. Nótese que en el F_2 se obtienen tres individuos negros por cada individuo rojo. Sin embargo los tres negros que son de un fenotipo o apariencia similar, puesto que todos son negros, sólo uno es capaz de volver a producir solo hijos negros cuando se cruce con vacas rojas que es el que tiene el genotipo igual al de su abuelo Angus, o sea NN.

Se dice que un cigoto es *homocigoto* cuando viene de la unión de dos gametos con genes idénticos. Mendel llamó *dominantes* a aquellos factores que podían expresar su efecto en un heterocigoto. Es decir, expresaban su efecto por igual en doble dosis NN que en dosis sencilla N, o bien expresaban su efecto a pesar de estar acompañados en el cigoto del gene de caracteres diferentes, Nn.

Por contraste, llamó *recesivos* a aquellos genes que no podían expresar su efecto en presencia de un compañero diferente o que se requería que estuvieran en estado de homocigosis para que su efecto apareciera en el fenotipo.

A estos dos factores, capaces de mostrar dominancia o recesividad, (o sea alternancia de presencia o ausencia en un gameto o cigoto) se les llama *alelos*. Entre ellos puede ocurrir también el fenómeno de ausencia de dominancia, o sea de herencia mezclada. Tal ocurre en cruzamiento de un toro rojo con vacas blancas de la raza Shorthorn (Doran). Las crías F_1 no demuestran el fenómeno de dominancia, puesto que todas salen rosillas, es decir con pelos rojos y blancos entremezclados, pero si se cruza dos de estos animales rosillos entre sí, para obtener un F_2 , nacerá un animal rojo, dos rosillos y uno blanco. Este último ejemplo también demuestra como pueden aparecer dos fenotipos de la combinación de dos genes, en el caso de dominancia y recesividad, o tres genotipos en el caso de ausencia de dominancia. Es usual en genética denominar a las proporciones que se obtienen cuando hay dominancia completa, proporciones de 3:1, y las de ausencia de dominancia proporciones 1:2:1. Estas propor-

ciones según comprobó el propio Mendel, se conservan en generaciones subsecuentes F_3 , F_4 , etc.

Conviene apuntar que la dominancia y recesividad son características de los genes que poco o nada tienen que ver con la productividad de los animales; el hecho de que el Angus posea un color dominante (o para hablar en términos genéticos más correctos, que posea genotipo que le dé un color dominante) no implica en ningún sentido que sea por esa razón un productor de carne superior al Red Poll. Las diferencias en productividad que puedan existir entre las dos razas dependen de otros genes muy ajenos a los del color o a los de la dominancia o recesividad de este color; tampoco se debe creer que los caracteres recesivos por ese solo hecho son indeseables para un individuo. Es verdad que muchos de los genes que ocasionan defectos anatómicos son recesivos, pero también hay genes dominantes que ocasionan otros defectos anatómicos. Los defectos que resultan en esterilidad o muerte antes de la reproducción, si provienen de genes dominantes se eliminarán más fácilmente de una población que si son recesivos. Una raza que depende para sus rasgos distintivos de algunos genes recesivos, es fácil de ser llevada con más rapidez a un estado de pureza, que si sus marcas distintivas dependen de caracteres dominantes. Esto desde luego ocurre en la práctica de cría de las propias razas Angus y Red Poll que se han mencionado. En el Angus, a pesar de todos sus registros y años de selección aparecen individuos rojos de vez en cuando. En cambio en el Red Poll, nunca aparecen animales negros.

La ley de asociación independiente

Una vez que Mendel había determinado cómo se comportaba un carácter aislado de una generación a otra, se dedicó a tratar de describir cómo se comportaban dos caracteres estudiados a la vez. Esto lo llevó a descubrir la ley de asociación independiente, que dice que cuando se segregan y recombinan dos o más caracteres unitarios cualquiera de ellos puede ocurrir en combinación con cual-

quiera otro y dar proporciones de sus combinaciones dictadas por la asociación al azar. El ejemplo siguiente ayudará a comprender el significado de esta ley.

Imagínese la misma cruce anterior entre bovinos negros y rojos, pero esta vez agregue un carácter unitario de contraste además del color. Cruce el toro Angus, que es negro y además sin cuernos, con un grupo de vacas rojas de Dinamarca, que son rojas, pero con cuernos. La ausencia de cuernos CC es dominante sobre la presencia cc. De tal manera que los símbolos usados serían:

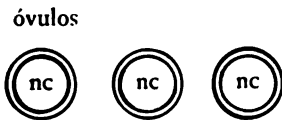
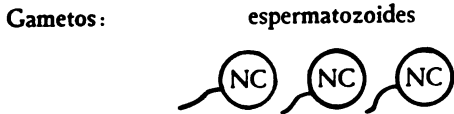
esta forma: NC y nc, los que se combinarían quizás para dar la típica proporción 3:1 así:

		óvulos	
		NC	nc
espermatozoides	NC	NNCC	NnCc
	nc	NnCc	nncc

O sea, tres negros sin cuernos y un rojo con cuernos. Los resultados obtenidos por Mendel con las arvejas y con otros numero-

Padre Angus → NN CC

Madres rojas danesas → nn cc



En el cigoto, o individuos del F₁ todos serán =

NnCc o sea negros sin cuernos

Ahora si se reproducen estos individuos negros y sin cuernos entre sí para obtener una nueva generación, se podía creer que debido a que esos individuos recibieron sus genes dominantes de un padre y los recesivos de otro tendrían tendencia a permanecer juntos en

estos ejemplos de animales y plantas demostraron que los genes se recombinaban en todas las formas posibles y se producían gametos (en machos y hembras por igual) con NC, Nc, nC y nc, por lo cual las proporciones del F₂ serían en esta forma:

		óvulos			
		NC	Nc	nC	nc
espermatozoides	NC	NNCC	NNCc	NnCC	NnCc
	nC	NnCC	NnCc	nnCC	nnCc
	Nc	NNCc	NNcc	NnCc	Nncc
	nc	NnCc	Nncc	nnCc	nncc

Leyendo los resultados de este tablero, se verá que se obtienen nueve individuos negros sin cuernos, tres negros con cuernos, tres rojos sin cuernos y finalmente uno rojo con cuernos.

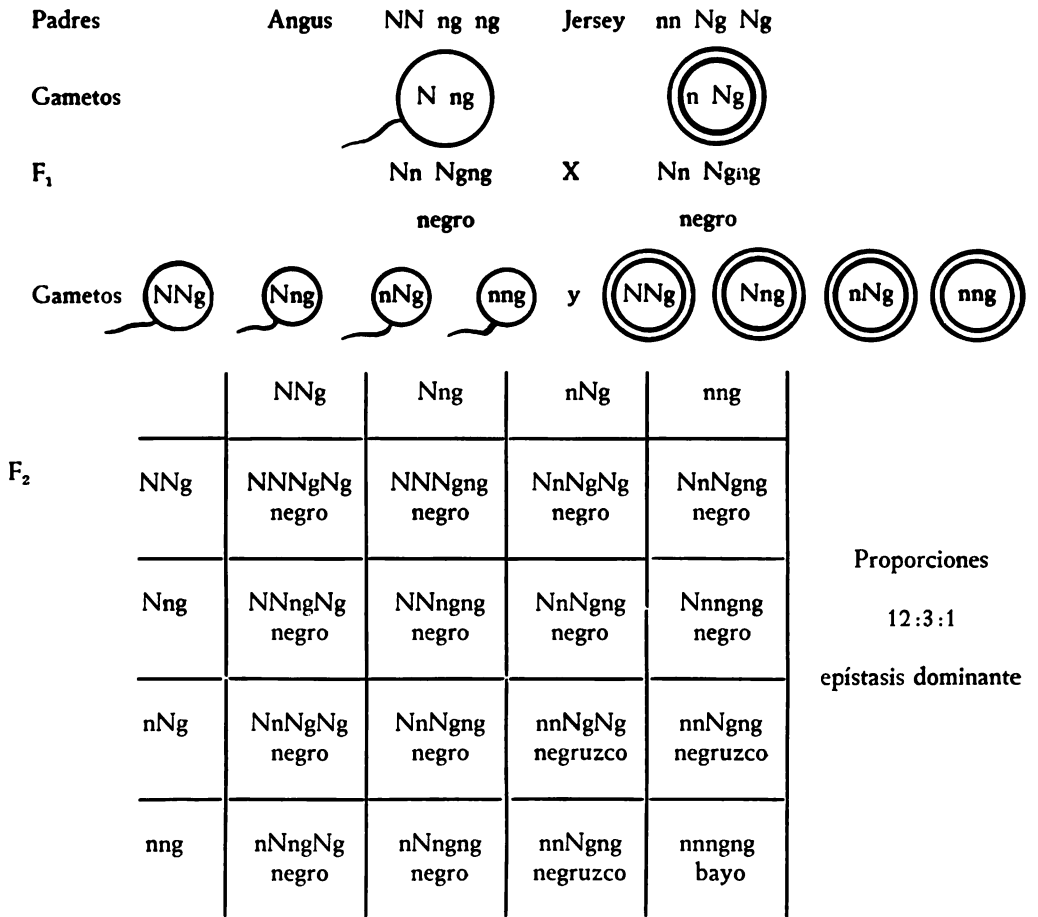
Estas proporciones son las típicas 9:3:3:1 que prueban que las cuatro posibilidades de formación de gametos ocurren en estos cruza- mientos dihíbridos, lo cual constituye una prueba de la ley de asociación independiente.

Epistasis y modificaciones de las proporciones dihíbridas

Hasta aquí se han demostrado las leyes fundamentales de Mendel y gran parte del perfeccionamiento de la genética después de él consiste en descubrimientos de modifica-

ciones y excepciones a sus leyes. Algunas de estas excepciones se comprenderán mejor cuando se estudie el comportamiento de los cromosomas, pero aquí se puede incluir una breve descripción de lo que ocurre a las típicas proporciones de 9:3:3:1 de la recombinación de los factores independientes cuando no hay dominancia, o cuando ocurre el fenómeno de la epistasis.

Por epistasis se entiende la propiedad de un gene para cubrir el efecto de otros genes que no son sus alelos. Es decir, se trata de una dominancia que cubre más allá de un lugar o locus específico de un cromosoma. La epistasis puede ser dominante cuando con una sola dosis en el cigoto se inhibe la expresión de otros genes, es recesiva cuando se requiere que el gene epistático esté en doble



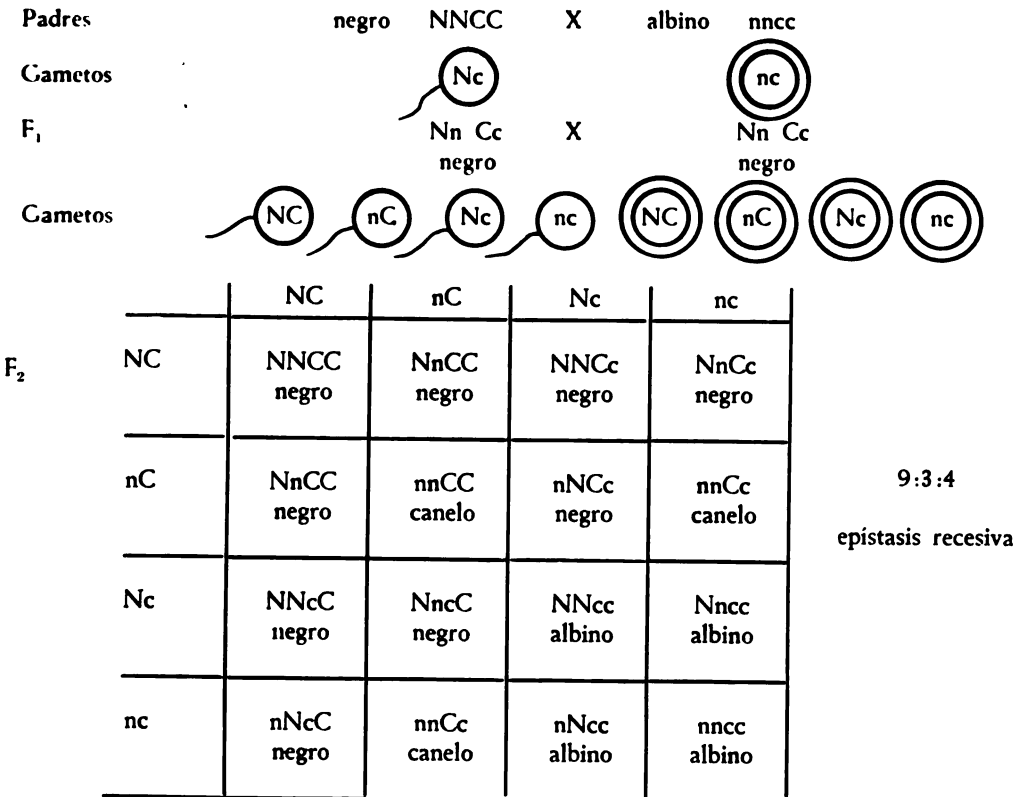
dosis para ejercer su efecto sobre otros genes. A estos caracteres que son cubiertos en su expresión por el epistático, se les denomina *bipostáticos*. Véase algunos ejemplos.

En el caso del ganado Angus, el negro no solo es alelo del rojo, sino que es capaz de cubrir la expresión del carácter negruzco que poseen ciertos animales bayos y rojos, como el Jersey y Ayrshire, principalmente en el hocico y las extremidades. Este negruzco solo se puede ver en las bases bayas o rojas, pues cuando el animal lleva los genes dominantes de negro, el fenotipo será negro, lleve o no en su genotipo el negruzco, pero el cruzamiento de dos animales negros heterocigotos dará resultados peculiares si los animales llevan o no el genotipo negruzco asociado al negro. El resultado del cruzamiento de un Angus con un Jersey se puede ver en el siguiente ejemplo (el símbolo Ng será usado aquí para negruzco):

Las proporciones serán de 12 negros, 3 bayos negruzcos (como el Jersey) y un tipo

nuevo que no estaba en los padres originales, el bayo sin color negruzco en el hocico, cara o patas.

El albinismo constituye un ejemplo clásico de epistasis recesiva y existe en conejos, ratas, y varios otros mamíferos; también en caballos, aunque hay muchos otros factores no albinos que producen caballos casi blancos (tordillos pero no albinos). En bovinos aparentemente no existe el albinismo. El conejo por ejemplo puede tener muchos genes capaces de producir un fenotipo de diferentes colores, pero si en el mismo individuo ocurre el doble recesivo *cc* de ausencia de color, el fenotipo será albino, aunque en el genotipo ocurran los genes de color, sin embargo los colores aparecerán en ciertas combinaciones en que se rompa la homocigosis del albinismo. En conejos el negro *N* es dominante y su recesivo *nn* produce el color canelo. En presencia de *C* (color) estos mantos aparecerán, pero en presencia de *cc* (ausencia de color) el conejo será un albino, así:

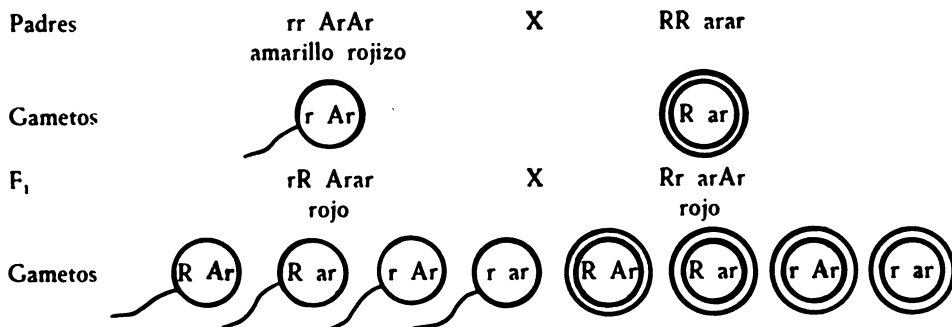


Un ejemplo de cerdos ilustrará una modificación más sobre las proporciones clásicas de 9:3:3:1. En la raza Duroc Jersey la mayoría de los individuos son rojos o amarillo-rojizos. Este segundo color es recesivo del rojo. Por lo tanto, al cruzar rojizos entre sí, no debería de producirse otra cosa que rojizos, sin embargo, en una ocasión en que fueron cruzados animales rojizos de una región con animales rojizos de otra región, en vez de dar todas las crías rojizas como era de esperarse, las dieron todas rojas. Cruzamientos entre estos rojos obtenidos de dos rojizos, dieron una proporción inesperada, debido a que el color

rojizo estaba producido por dos combinaciones diferentes:

- R - Ae = rojo
- R - arar = amarillo rojizo
- rrArar = amarillo rojizo
- rrarar = blanco

Desde luego que la predicción normal era que el doble recesivo fuera amarillo rojizo, pero la experiencia demostró que se producía ese blanco por el fenómeno que se denominó epistasis doble pero incompleta. El esquema de genotipos y fenotipos sería el siguiente:

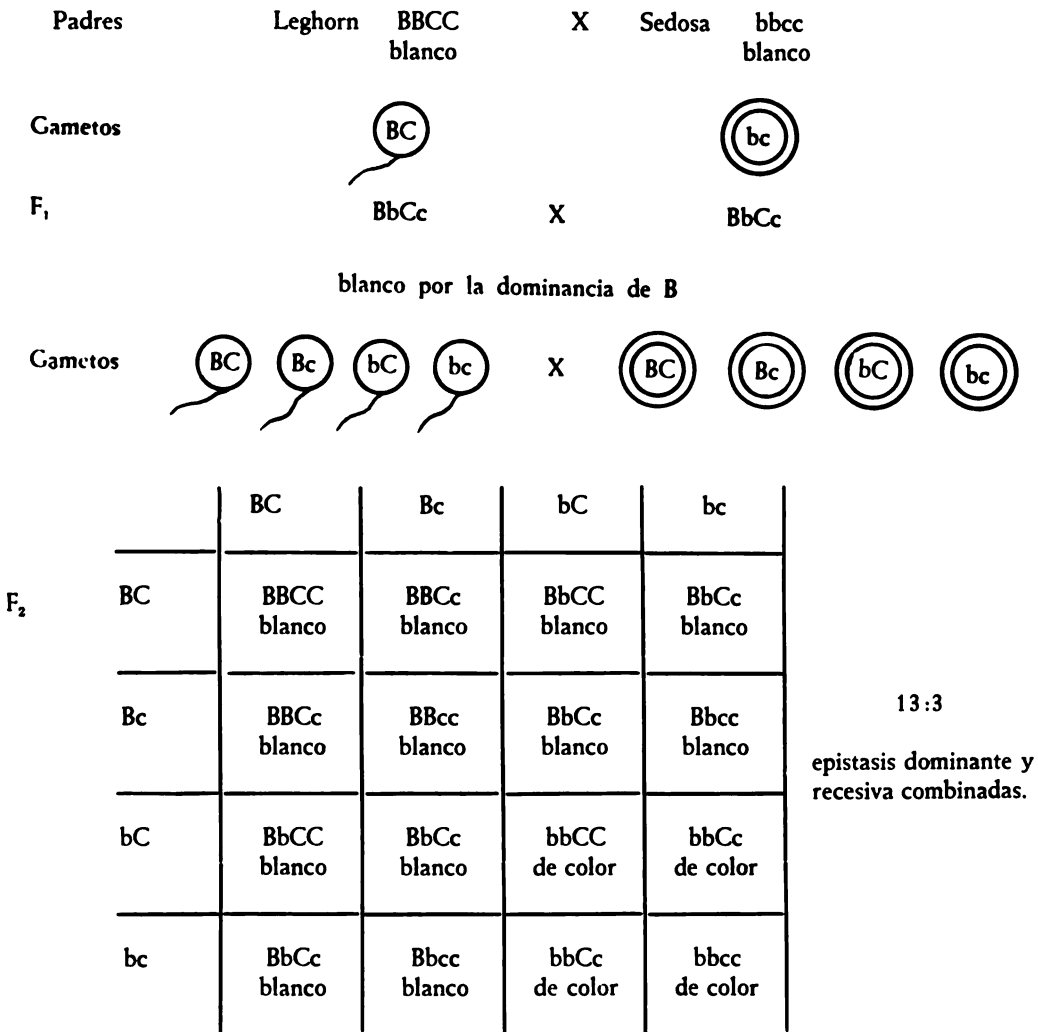


		RAr	Rar	rAr	rar
F ₂	R Ar	RRArAr rojo	RRArar rojo	RrArAr rojo	RrArar rojo
	R ar	RRArar rojo	RRarar am. roj.	RrArar rojo	Rrarar am. rojizo
	r Ar	RrArAr rojo	RrArar rojo	rrArAr am. rojizo	rrArar am. rojizo
	r ar	RrArar rojo	Rrarar am. rojizo	rrArar am. rojizo	rrarar blanco

9:6:1
epistasis doble
incompleta

Además de las combinaciones ya estudiadas, puede ocurrir que en las combinaciones dihibridas o de dos factores, estos sean epistáticos dominantes. En tal caso en el F₂ se obtendría una proporción 15:1. Esto ocurre en gallinas con cualquier combinación en que esté presente uno de los factores dominantes, dando lugar a la presencia de plumas en las patas y sólo las de doble recesivo son sin plumas. Puede ocurrir también el caso de epistasis recesiva en ambos pares en que se produce en el F₂ una proporción de 9:7. Aquí

se produce un carácter siempre que estén en homocigosis recesiva los miembros de un par u otro de alelos; finalmente uno de los pares puede poseer epistasis dominante y el otro epistasis recesiva, en cuyo caso se produciría una proporción de 13:3 en el F₂. Esto último ocurre en gallinas, en que hay dos tipos de blanco, uno debido a epistasis dominante (la del Leghorn) y otro debido a epistasis recesiva (similar a la del albino y presente en algunas razas de fantasía como la Sedosa blanca) y lo que ocurre en este caso es lo siguiente:



Desde luego que el color de los tres animales de cada 16 que no son blancos estará determinado por otros genes en otros puntos diferentes de los cromosomas.

En todos los casos anteriores el número de fenotipos obtenidos por epistasis es menor que el del clásico 9:3:3:1 de Mendel. Si uno de los pares carece de dominancia y es heterocigoto produce un fenotipo diferente a cualquiera de los dos homocigotos, el número de fenotipos será mayor: 3:6:1:2:3:1, y todavía mayor si ambos pares carecen de dominancia y en tal caso el genotipo doble heterocigoto AaBb, producirá el fenotipo más numeroso, así: 1:2:2:4:1:2:1:2:1.

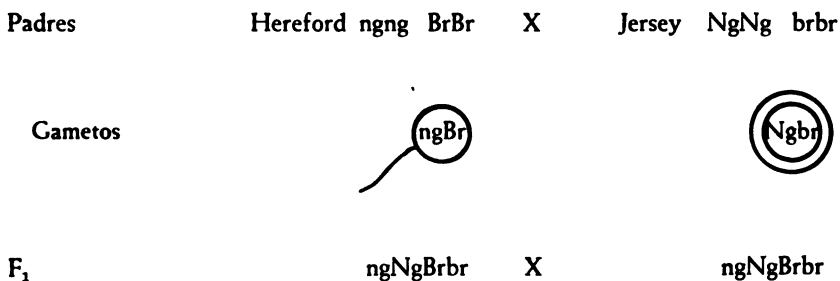
Importancia de la epistasis en la ganadería

De lo anterior se puede desprender que bajo las condiciones de epistasis es posible que un animal con una serie de cualidades deseables en su genotipo sea aparentemente inferior, también puede ocurrir lo contrario, que un animal aparentemente muy deseable (un gran campeón) posea ciertas cualidades debidas a epistasis y en realidad su genotipo esté cargado de genes indeseables. El primer animal será capaz de producir crías deseables a pesar de tener él una apariencia mediocre, el segundo puede dar crías mediocres, a pesar de ser considerado excelente.

Los casos conocidos de epistasis en los animales domésticos son relativamente muy escasos, pero conviene que el ganadero tenga un claro concepto de lo que representan para que no le sorprendan ciertas situaciones aparentemente ilógicas de herencia que se pueda

encontrar en la práctica. Un ejemplo ayudará a comprender esto.

En casi todas las razas bovinas, la presencia de animales gateados o barcinos, (con franjas negruzcas verticales irregulares alternando con amarillo o rojo, como en un tigre) es considerada como indeseable. Esto desde luego no tiene ningún fundamento económico, y en la raza Normanda el color gateado es perfectamente aceptable en la raza pura y nadie piensa que las vacas gateadas den menos leche que las de colores sólidos, pero en las demás razas, a excepción de la Normanda, consideran indeseable para sus registros al color gateado. Es importante saber como dicho color se ha eliminado del fenotipo de algunas razas y sin embargo lo pueden llevar escondido en su genotipo por epistasis. El gateado o barcino (Br) es dominante, pero solo puede expresarse en presencia de negruzco (Ng). Este a su vez puede expresarse solo en ausencia del epistático dominante negro. Por lo tanto es perfectamente posible que el Angus más puro y más registrado del mundo sea portador de genotipo gateado, y lo que es más curioso, se pueden producir animales gateados en ciertos cruzamientos de ciertas razas que como la Jersey o la Hereford, nunca presentan en todas sus variaciones de color dentro de la raza un animal gateado. El Hereford puro hace siglos que no tiene un animal gateado, sin embargo es portador de dicho gene, y todo lo que se requiere es que entre en combinación del Negruzco de otras razas. Por eso ocurren tantos animales gateados en cruzamientos de Hereford con Zebú, y jamás ocurren en Hereford con Angus, o en Hereford con Shorthorn. En el primer caso por la epistasis del negro, y en el segundo por la ausencia de negruzco. En el caso de Hereford y Jersey véase lo que ocurre:



Los animales del F₁ serán barcinos puesto que combinarán el negruzco dominante del Jersey con el Barcino dominante del Hereford. En este último no se podía expresar el barcino por ausencia del negruzco, pero la cría, al adquirirlo del Jersey, muestra el barcino que llevaba el Hereford. El cruzamiento de los dos barcinos anteriores dará:

a la producción de huevos, carne, lana, leche, etc. La identificación de estos caracteres en unidades distintivas de fácil clasificación como los colores es poco menos que imposible. Esto se debe a que los caracteres de la productividad tienen una variación múltiple, o que, son gobernados por un número muy elevado de genes. Por lo tanto, la posibilidad

F ₂	NgBr	ngBr	Ngbr	ngbr	
NgBr	NgNgBrBr barcino	NgngBrbr barcino	NgNgBrbr barcino	NgngBrbr barcino	9:3:4
ngBr	NgngBrBr barcino	ngngBrBr rojo	NgngBrBr barcino	ngngBrbr rojo	
Ngbr	NgNgBrbr barcino	NgngBrbr barcino	NgNgbrbr negruzco	Ngngbrbr negruzco	
ngbr	NgngBrbr barcino	ngngBrbr rojo	Ngngbrbr negruzco	ngngbrbr rojo	

Peligros para el ganadero en la interpretación de la genética mendeliana

Los casos que se han venido revisando sobre proporciones fenotípicas son sumamente interesantes por cuanto explican el mecanismo hereditario y la belleza sencilla de las leyes de Mendel, así como la precisión con que se puede hacer predicciones, una vez que se conoce la naturaleza de los genes, pero debe tomarse en cuenta dos cosas peculiares de estos ejemplos, primero que se trata de caracteres de fácil identificación como los colores, que difícilmente son afectados por el ambiente; segundo, que se trata siempre de casos en que se empieza con cruzamientos entre animales puros homocigotos, y que se sigue el comportamiento por dos generaciones sucesivas.

Los caracteres hereditarios que interesan al ganadero práctico son los que se relacionan

de identificar la actuación de cada gene individual, como se hace con los colores, no es factible. Por otra parte, esos caracteres de productividad son influenciados por el ambiente con suma facilidad, basta pensar en la influencia de la alimentación sobre la producción de leche. Por lo tanto los métodos diseñados por Mendel no son los adecuados para estudiar esos caracteres. Se debe de proseguir en el estudio a áreas más complicadas de la genética cuantitativa y de poblaciones para tratar de resolver los problemas de la productividad.

El otro aspecto importante para el ganadero es que no se puede esperar a hacer cruzamientos claves entre individuos de genotipo conocido, o producidos expresos en el laboratorio. El ganadero tiene que trabajar con la totalidad de sus animales y pensar en los promedios de producción de esos grupos en vez de las características aisladas de algunos individuos.

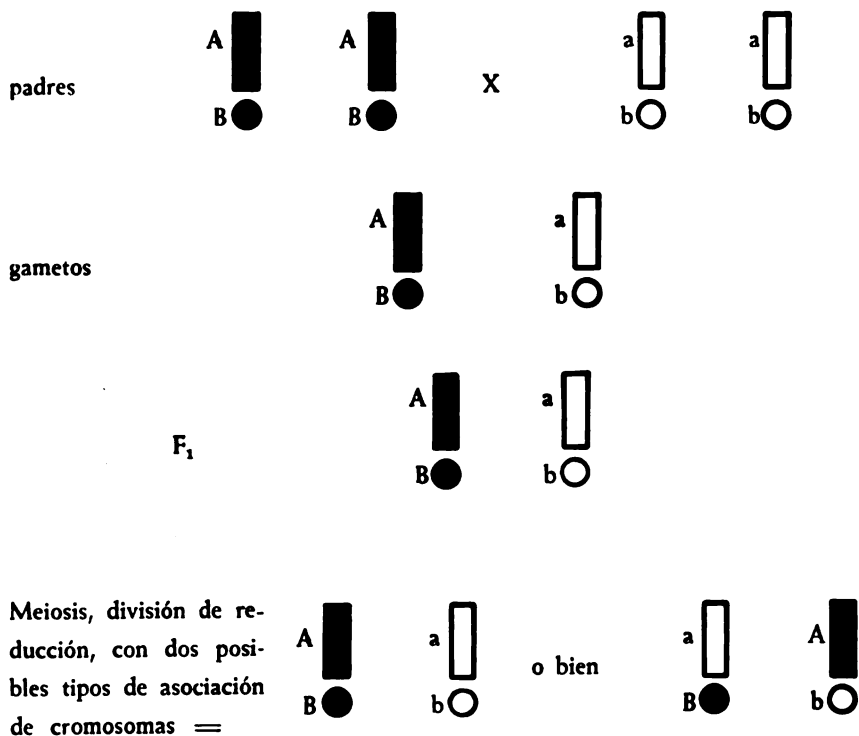
Por lo tanto a pesar del atractivo y la simplicidad de las combinaciones aritméticas de la genética mendeliana, cabe desde ahora prevenir al ganadero y al estudiante de zootecnia que el mejoramiento de la producción animal en la mayoría de los casos está sujeto a leyes más complicadas y menos precisas que las que rigen la herencia de los colores.

Limitaciones a la ley de asociación independiente

Es obvio que así como se pueden estudiar las recombinaciones de dos caracteres independientes, se pueden hacer estudios de tres caracteres a la vez. Estos formarían las proporciones tri-híbridas. En éstas, el estudio simultáneo de tres caracteres, cada uno de ellos con dominancia completa, el cruzamiento de dos individuos heterocigotos para los tres factores AaBbCc, daría origen a 27 combinaciones genotípicas diferentes, desde el homocigoto dominante AABBCC hasta el ho-

mozigoto recesivo aabbcc. Estas provendrían de las combinaciones posibles entre ocho gametos diferentes. Las proporciones mendelianas serían 27:9:9:9:3:3:3:1. Si se trata de estudiar el F₂ de un cruzamiento que involucrara cuatro factores diferentes se obtendrían 81 combinaciones genotípicas diferentes y las proporciones se obtendrían de un mínimo de 256 individuos. Todo esto puede ocurrir bajo la suposición de que cada uno de esos cuatro factores obedece la ley de disgregación y asociación independiente. Se puede preguntar si esta asociación independiente sigue siendo posible para números muy elevados de factores estudiados a la vez, o si se puede seguir hasta el infinito el número de asociaciones independientes posibles en un individuo.

Para resolver dicho problema conviene pensar ahora en lo que ocurre con la asociación de cromosomas enteros, en vez de factores aislados. Imagínese un cruzamiento que involucre dos pares de cromosomas completamente diferentes, como:



o sea cuatro gametos diferentes, uno que llevará dos cromosomas de origen materno, otro con dos cromosomas de origen paterno y las dos combinaciones de un cromosoma materno y otro paterno de dos colores figurados. De aquí se obtendrían las 16 combinaciones típicas del F_2 dihíbrido.

De las consideraciones anteriores se desprende que la asociación independiente de factores es sinónimo de asociación independiente de cromosomas. Esto será cierto únicamente mientras en cada cromosoma exista un factor independiente, pero en un cromosoma existen numerosos factores o genes. Por lo tanto, es obvio que serán completamente independientes los factores solo mientras existan en cromosomas diferentes. Los factores que vayan localizados en un mismo cromoso-

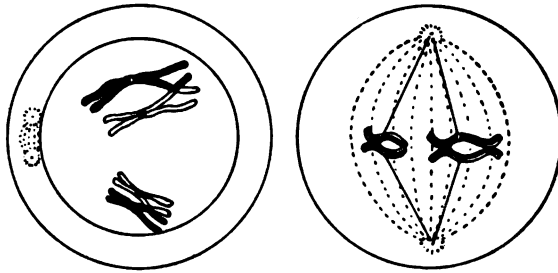
ma no tendrán asociación independiente sino tendencia a segregarse y recombinarse juntos. Si los factores A y B del ejemplo anterior, en vez de estar localizados en un cromosoma distinto estuvieran en el mismo así: A B [] éstos tendrían tendencia a estar juntos, mientras la constitución del cromosoma no se pudiera truncar. ¿Es posible truncar cromosomas en múltiples pedazos? ¿Estarían ligados estos dos genes A y B en un mismo cromosoma a través de generación en generación? Estas son preguntas que solo se pueden contestar con el estudio detallado de lo que ocurre a los cromosomas de una generación a otra, o sea conociendo las bases de lo que ocurre en la célula misma de una generación a otra. Ese es el estudio de la citología que será tratado en el siguiente capítulo.

Referencias

Lectura sugerida:

- HUTT, F. B. 1947. *Genetics of the fowl*. New York, McGraw-Hill.
- SHRODE, R. R. y LUSH, J. L. 1947. *The genetics of cattle*. *Advanc. Genet.* 1:209.
- SINNOTT, E. W., DUNN, L. C. y DOBZHANSKY, T. 1958. *Principles of genetics*. New York, McGraw-Hill.

- Traducción al castellano bajo el título: *Principios de genética*. Barcelona, Omega, 1961. p. 581.
- SNYDER, L. H. y DAVID, P. R. 1957. *The principles of heredity*. 5th. ed. Boston, Heath. p. 507.
- SRB, A. M. y OWEN, R. D. 1958. *General genetics*. San Francisco, Freeman. p. 561.



Las bases citológicas de la herencia

En el capítulo anterior se trataron los genes y los cromosomas con cierta libertad cayendo en el peligro de abusar de esos términos sin haber penetrado en su verdadero significado.

De ahora en adelante se tratarán los acontecimientos en el nivel de la célula o sea el estudio de la citología.

Características de los cromosomas

El descubrimiento de la naturaleza y comportamiento de los cromosomas ocurrió a partir de 1870, es decir, antes de que se descubriera el escrito de Mendel. Se supo entonces que dentro del núcleo de todas las células se encontraban unas estructuras alargadas que se hacían particularmente visibles por su capacidad para recibir tinciones en los momentos de la división celular. Estas estructuras que desde entonces se denominaron *cromosomas* tenían cierta individualidad y se podían contar y aún distinguir unas de otras. Todas las células dentro de una especie poseían un número igual de cromosomas, pero en las células de la reproducción o gametos, el número era exactamente la mitad que en las células del cuerpo (o somáticas). Tan

pronto se descubrieron las leyes de Mendel la individualidad de los cromosomas hizo pensar a los biólogos, que esas estructuras eran las portadoras de los factores independientes de la herencia.

También se descubrió en 1870, y se perfeccionó su conocimiento después de 1900, que la parte más constante de todas las células era el núcleo y que existían mecanismos muy específicos para garantizar que en cada división celular, el material cromático (cromosomas) del núcleo se dividía en partes exactamente iguales para cada célula hija. Este es el proceso de la *mitosis* o *cariocinesis*. Las células del cuerpo de un animal pueden tener un citoplasma muy diferente si se trata de células epiteliales, conjuntivas o musculares pero su núcleo es similar, no solo en cuanto a número y características de sus cromosomas, sino a la exactitud del proceso de la mitosis para garantizar que todas las células de todos los tejidos posean una copia idéntica de los cromosomas de toda otra célula del cuerpo. En esta mitosis, la división de los cromosomas es exactamente a lo largo, de tal manera que en cada división se obtiene una copia exacta de todas las partes de que está constituido un cromosoma en toda su longitud. Además, al descubrirse el proceso

de meiosis o división celular en las células reproductivas, se vio que ahí la división tenía características más complicadas para garantizar que en los gametos se incluyera solo la mitad de los cromosomas de la especie. De este modo al unirse los dos gametos para formar el nuevo cigoto y dar origen a un individuo, se volvía a restablecer el número de cromosomas característico de la especie.

Dentro de un cromosoma se pueden reconocer formas específicas o estructuras como: zonas de mayor o menor facilidad de tinción, y de mayor grosor, y constricciones y trabas, todas estas en forma de bandas alternadas a través de la longitud del cromosoma. Existe un punto distintivo más o menos central, llamado centrómero, y puntos secundarios (nudillos) en pares a diferentes distancias del centrómero. Las zonas del cromosoma inmediatas a ambos lados del centrómero se tiñen con más intensidad.

El proceso de la meiosis

Las células germinales son iguales al resto de las células por cuanto contienen una dotación doble de cromosomas, el número diploide ($2n$). Estas células germinales en el restículo, poseen plena capacidad de reproducirse por mitosis. En el Capítulo 2 se vio cómo los espermatogonios se multiplican para garantizar su perpetuación; y de un espermatogonio A_2 , resultan dos intermedios y después ocho y finalmente 16 tipo B. Estos se convierten en espermatoцитos primarios que se preparan para la división meiótica. Hasta aquí el material cromático ha permanecido difuso y difícil de demostrar excepto en el momento de la división. En los espermatoцитos primarios los cromosomas sufren una serie de cambios preparatorios a la meiosis. En las dos divisiones meióticas lo que ocurre esencialmente es lo siguiente: (Fig. 21)

1.—Alargamiento de los cromosomas que toman una fácil tinción y donde se pueden distinguir todas sus características individuales. Este es el estado nuclear de *leptonema*. Para este momento el centriolo, inmediatamente afuera del núcleo ya se ha dividido en dos.

2.—Los cromosomas homólogos se empiezan a aparear y unir íntimamente. Estado de *zigonema* del núcleo. El apareamiento es perfecto, lo que se llama *synapsis*. En el estado de *diploonema*, que le sigue inmediatamente, se divide longitudinalmente cada cromosoma, pero los centrómeros no se dividen. De tal manera que ahora cada centrómero en vez de tener dos hilos o puntas de material cromático, tiene cuatro como en la Figura (C). Esta es la formación de la *tétrada*, en que el material cromático está en estado cuádruple, si bien identificándose todavía por parejas, puesto que los centrómeros no se han dividido. En éstos, se podría reconocer uno de origen paterno y otro de origen materno (P y M), pero en este mismo estado (profase) y en la transición de paquinema a diploonema durante la *synapsis* ocurren *entrelazamientos* de los cromosomas, de tal manera que al formarse la *tétrada*, algún centrómero padre termina con partes de material cromático de origen materno y viceversa. A este entrelazamiento se le llama *chiasma*, o si son varios, *chiasmata*. De esta manera un centrómero paterno puede poseer material cromático de origen materno y viceversa. Aquí se encuentra resuelto el problema formulado en el capítulo anterior, si dos genes ligados por estar en el mismo cromosoma se pueden separar o no. Es obvio que en este entrecruzamiento si en la parte cercana del centrómero estaba un gene A y en la parte distal uno B, de origen paterno y en el material materno sus homólogos eran recesivos a y b, después de la formación de un *chiasma* y entrecruzamiento, uno de los cromosomas de origen paterno va a ser A b, en vez de AB que fue como entró originalmente a la meiosis.

3.—Después del diploonema viene la separación de los centriolos, se disuelve la membrana nuclear, se forma el huso de centriolo a centriolo y se separan los centrómeros con su correspondiente material cromático hacia los centriolos. Estos pasos se pueden seguir en la Fig. 21

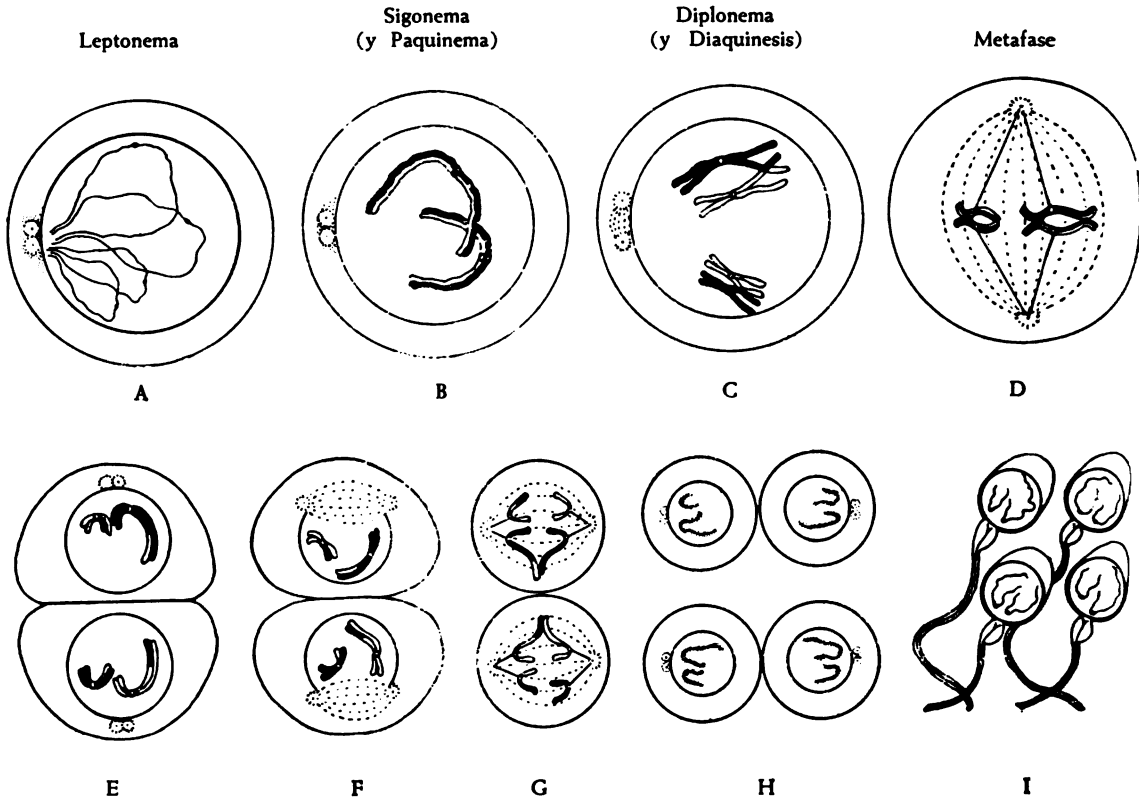


Fig. 21. Esquema abreviado de las dos divisiones meióticas (ver explicación en el texto). Segunda división meiótica de espermatocitos secundarios para formar cuatro espermátidas.

(D, F). Nótese en ella que los centrómeros no se han dividido, por lo tanto termina con dos nuevas células, en que ha habido división de reducción en lo que respecta a los centrómeros, pero por efecto de la formación de la tétrada el material cromático se había duplicado, antes de la formación de las dos nuevas células. Hace falta una segunda división meiótica para reducir este material o sea pasar de $2n$ a $1n$.

4.—Ocurre ahora la segunda división meiótica. Aquí los centriolos se vuelven a dividir, y la membrana nuclear, a disolver, se forma un nuevo huso entre los centriolos, se dividen los centrómeros pero el material cromático no se vuelve a dividir. Esto resulta entonces en la pro-

ducción de cuatro espermátidas con el número reducido de cromosomas ($1n$), en el caso de la espermatogénesis.

En la oogenesis ocurren fenómenos esencialmente iguales a los de la espermatogénesis excepto que en vez de terminar con cuatro óvulos por cada célula que entra en meiosis, se termina con un solo óvulo fértil y dos o tres cuerpos polares (ya sea que el primer cuerpo polar se vuelva a dividir o no).

La descripción anterior es sumamente simplificada, si bien hay variaciones entre especies y algunas dudas sobre el mecanismo en sí, los dos puntos indiscutibles de la meiosis son los mismos para casi todos los animales y las plantas, que es un proceso que permite la reducción

a la mitad del número de cromosomas en forma cualitativa, y que se efectúan recombinaciones de los materiales de origen materno y paterno por medio del entrecruzamiento en la formación de chiasmata.

Asociación independiente de genes y de cromosomas

Es conveniente recalcar que la segregación y redistribución de cromosomas es completamente al azar. Es decir, los cromosomas de origen materno y los de origen paterno al dirigirse a los centriolos lo hacen en forma completamente independiente a su origen. No hay centriolo que tenga mayor afinidad por ninguno de los dos orígenes, por lo tanto, en los gametos pueden ocurrir todas las combinaciones posibles de los cromosomas de origen materno y paterno.

Los cromosomas actúan en la misma forma en que actúan los genes, y las consecuencias son las siguientes: 1) En la herencia tanto los cromosomas como los genes actúan como unidades independientes. La individualidad de los cromosomas se ha confirmado bajo el microscopio. 2) Los resultados experimentales de la herencia solo se pueden explicar si se asume que el genotipo está formado de pares de factores; estos pares se pueden observar fácilmente en los cromosomas. 3) Cada gameto contiene solamente un miembro de cada pareja de cromosomas, asimismo, los hechos de la herencia indican que cada gameto contiene solamente un miembro de cada par de genes alelos.

Estas similitudes prueban que los factores genéticos que obedecen las leyes de Mendel de segregación y asociación independiente, deben de estar localizados en los cromosomas. Mayor prueba de esta suposición se encuentra en el hecho de que en animales y plantas en que se han estudiado los comportamientos de numerosísimos genes, se encuentra que tienden a formar grupos de ligamiento, en un número igual al de los pares de cromosomas característicos de la especie. Estas ideas fueron puestas en orden tres años después del descubrimiento de los trabajos de Mendel

(Sutton, 1903) y dan un concepto de la celebridad con que se desarrolló la genética después de 1900.

Ligamiento y mapas cromosómicos

Del análisis anterior y del convencimiento de que en todo individuo existen números muy elevados de genes que exceden no en cientos, sino en miles al número de cromosomas, se desprende que la ley de asociación independiente solo es aplicable a genes que se encuentran en diferentes cromosomas. Es curioso cómo en el desarrollo histórico de la genética, Bateson y Punnett (1905-1908) encontraron en las propias arvejas de Mendel una excepción a la ley de asociación independiente, entre el color púrpura y el carácter erecto de las plantas, y expresaron que: "... Por lo tanto para estos dos pares de factores, solo dos de las cuatro clases concebibles de gametos existen". Sin embargo no utilizaron la idea de Sutton, ya publicada, la cual expresa que esta asociación se podía explicar si se asumía que ambos caracteres estaban localizados en el mismo cromosoma. Esto desde luego ha sido comprobado como cierto.

La verdadera explicación del ligamiento la dio Morgan (1910) con sus estudios iniciales sobre la *Drosophila melanogaster*. Este mismo investigador propuso que la fuerza de liga entre dos genes localizados en el mismo cromosoma dependía de la distancia que mediaba entre los dos genes. Es decir, mientras más lejos se encontraban los genes a lo largo de un cromosoma, más probabilidades había de que se rompiera la liga por razón de entrecruzamiento. Numerosos experimentos demostraron que esta hipótesis era correcta y de aquí se obtuvo prueba más convincente del sentido lineal de los genes a lo largo de los cromosomas.

También se abrió el campo de la construcción de mapas teóricos de cromosomas por medio de la determinación de la posición de diferentes genes y la distancia entre unos y otros relacionados con su fuerza de liga o resistencia al entrecruzamiento. En la *Drosophila* se han descubierto los cuatro grupos de

genes ligados, correspondientes a los cuatro pares de cromosomas, y se han localizado 141 genes en el primer cromosoma, 228 en el segundo, 156 en el tercero y 12 en el cuarto. En el maíz se han descubierto 10 grupos de genes ligados, con 400 genes estudiados y que corresponden a los 10 pares de cromosomas que posee. (Para un análisis detallado de los métodos que se siguen para elaborar mapas cromosómicos, se sugiere la lectura de los textos de Genética mencionados en la bibliografía de este capítulo).

Cambios en los cromosomas como fuentes de evolución y variación de las especies

La independencia e individualidad de los cromosomas así como su plasticidad y susceptibilidad de cambio, dan a los seres vivos una inagotable fuente de variación genética. Los cromosomas como portadores de genes, pueden afectar la herencia si sufren pérdidas, adiciones, inversiones o modificaciones en el orden lineal de sus partes. De la observación directa de los cromosomas y de las consecuencias fenotípicas resultantes en los individuos se ha confirmado la existencia del orden lineal de los genes y su inalterabilidad y capacidad de autoreproducción, independientemente de su posición en el cromosoma. Sin embargo, también se ha confirmado que los genes a pesar de su relativa inalterabilidad, tienen diferente efecto según sean sus genes vecinos. Este es el llamado *efecto de posición* de los genes. Todos estos cambios a que son susceptibles los cromosomas o sus partes, traen como consecuencia posibilidades de variación o de diferentes expresiones fenotípicas que pueden ser ventajosas o desventajosas a la especie, pero útiles a la evolución o a la selección por el hombre.

Se distinguen dos tipos fundamentales de cambios cromosómicos: los cambios numéricos y los estructurales. Los primeros afectan el número total de cromosomas y los segundos el contenido de genes de cromosomas individuales. Se consideran brevemente los cambios dentro de los dos tipos.

1. Ploidia. Bajo este encabezado se inclu-

yen los cambios de número total de cromosomas de un individuo: primero, por reducción del número diploide ($2n$) al número haploide (n), y segundo, por aumento del número sobre el diploide normal ($2n + x$). Los individuos haploides resultarían del desarrollo partenogenético de un gameto, sin necesidad de formar un cigoto con el otro gameto. Existen estos individuos en plantas (gametofitos) pero si acaso se pueden producir en animales (ver página 106) no tienen importancia práctica.

El segundo fenómeno bajo ploidia, puede ser aumento del número normal de cromosomas. Este fenómeno es importante en plantas, pero es de dudosa importancia en animales. Consiste en la duplicación de juegos completos de cromosomas. En trigo hay especies con 7, 14 y 21 pares de cromosomas. La poliploidia también tiene importancia en las variedades comerciales de algodón; ésta es una variación natural o inducida que puede dar origen a nuevas especies en forma sumamente rápida. En animales, es casi seguro que este sistema de variación citológica no ha tenido importancia en la evolución.

Otro fenómeno de ploidia que puede ocurrir como fuente de variación es el de pérdida o adición de un cromosoma al complemento diploide normal (*heteroploidia*).

2. Pérdida o duplicación de los genes de algún cromosoma. Aquí se encuentran los fenómenos de deficiencia, por pérdida de una parte de un cromosoma conteniendo un gene o un bloque de genes. Algunas de las mutaciones letales conocidas son ocasionadas por deficiencia. Se sabe por estudios en *Drosophila* que lo opuesto a deficiencia o sea duplicación de genes o bloques de genes ocurre con frecuencia. Estos además de estar presentes en su posición normal ocurren otra vez en ese cromosoma o en otros y pueden dar origen a cambios permanentes de genotipo.

3. Alteración del orden usual de los genes. Bajo este encabezado se incluyen *traslocaciones* e *inversiones*. En el primer fenómeno, una parte de un cromosoma se desprende y se agrega a otro cromosoma, generalmente de otro par. En esta forma genes que estaban ligados a otros, pierden esta aso-

ciación y adquieren una nueva ligazón. Bajo inversión, bloques de cromosomas han rotado hasta quedar completamente al revés en el orden de sus genes que el que tenían antes de la rotación. Cuando esto ocurre en solo un par, los entrecruzamientos normales son cambiados; cuando ocurre en ambos pares de cromosomas, las relaciones de liga de esa parte con el resto del cromosoma son alterados. En ambos casos es obvio que si los individuos sobreviven adquirirán nuevas fuentes de variación genotípica y fenotípica.

Cambios cromosómicos y el aislamiento de las especies

Desde el punto de vista de la evolución es de especial interés el problema del desarrollo de esterilidad entre las especies. Es evidente que las especies aisladas geográficamente, por el hecho de la selección natural, desarrollan características que las diferencian. Muchas de estas variedades ecológicas son capaces de producir híbridos fértiles en las áreas en que entran en contacto, sin embargo el hecho fundamental es que las especies bien definidas solo se reproducen entre sí.

De las investigaciones genéticas en plantas y *Drosophilas* se ha descubierto que este aislamiento es favorecido por la menor viabilidad de los híbridos que llegan a formarse entre especies, por lo tanto, los individuos con una inclinación a cruzarse con otras especies dejan menos crías y tienen una tendencia a eliminarse, favoreciendo el aislamiento reproductivo de la especie.

En lo que se refiere a la configuración de los cromosomas, el número de cromosomas desigual entre especies, tiende a evitar las posibilidades de singamia y multiplicación normal de las células. Aún en casos en que el número de cromosomas sea idéntico entre especies, las aberraciones que puede acumular una especie pueden ser tan diferentes a las de otra que la *synapsis* o apareamiento de cromosomas homólogos se haga físicamente imposible. Aquí radica quizás la razón fundamental de la esterilidad de ciertos híbridos, en que se ha observado que la *meiosis* no puede efectuarse debido a incapacidad de los cromosomas

para formar la *synapsis* y consecuentemente las *tétradas*, *chiasmata* y finalmente la primera división *meiótica*. Sin embargo, en otros híbridos la causa de la esterilidad no puede ser cromosómica puesto que la *gametogénesis* se ve entorpecida antes de la *meiosis*. Esto es lo que ocurre en la *espermatogénesis* del mulo, y se asume que es la constitución de los genes la que evita la maduración de las células germinales aún antes de la *meiosis*.

Mutaciones

Por mutación se entiende un cambio en el genotipo, por medio del cual la capacidad de los genes para reproducirse en imágenes idénticas de ellos mismos se haya alterada. En cierto sentido se pueden considerar a las aberraciones cromosómicas como mutaciones, puesto que el genotipo se ve alterado por esos cambios, pero es mejor confinar el significado de mutación a los cambios que ocurren en el gene individual. Desde este punto de vista es obvio que todos los alelos que existen han sido producidos por mutaciones. Si todos los genes poseen capacidad de reproducirse en forma idéntica no habría variación entre los genes excepto por la ocurrencia de mutaciones que resultan en efectos genéticos diferentes de los del gene original.

Puesto que hay genes que tienen gran influencia sobre el genotipo y genes que tienen muy poca influencia, ocurrirán mutaciones fáciles de ser distinguidas, y otras que pueden pasar desapercibidas, o bien mutaciones con grandes efectos en el fenotipo y mutaciones con muy escaso efecto.

Por otra parte, si todas las células de un ser viviente poseen cromosomas se pueden esperar mutaciones en cualquiera de estas células. En efecto esto ocurre constantemente, y de ahí el origen de muchas variedades de plantas cultivadas, principalmente frutales. Una rama de un árbol se encuentra que da un fruto de características más deseables para el hombre. Esta rama se reproduce por injerto, acodo o estaca y la mutación se perpetúa; sin embargo, la reproducción por semilla de esta variación dará resultados dudosos debido a la recombinación de genes que ocurre no solo en la producción de los game-

tos (algunos de ellos llevarán genes mutados y otros no) sino que habrá una recombinación con los gametos del otro sexo. Es decir, el efecto de la mutación. Al intervenir la meiosis ocurren recombinaciones genéticas.

En la explotación animal estas mutaciones del soma (o células del cuerpo) no se prestan a ninguna explotación comercial; el interés radica en las mutaciones que ocurren en las células germinales, donde pueden ocurrir mutaciones de orden dominante o recesivo. Estas últimas pueden pasar desapercibidas por varias generaciones si el gameto con la nueva mutación no encuentra otro con la misma mutación para producir un cigoto que muestre el cambio fenotípicamente. Por los estudios realizados en plantas y en *Drosophilas* se sabe que ciertos genes son más propensos a sufrir mutaciones que otros, y que la mayoría de las mutaciones son reversibles.

De gran interés teórico ha sido el descubrimiento de que la frecuencia de las mutaciones se puede aumentar mediante la radiación. El descubrimiento inicial se hizo mediante el uso de rayos X sobre *Drosophilas*, por Müller, pero otros tipos de radiaciones de gran penetración principalmente rayos gamma, y aún rayos ultravioleta, (de poca penetración) han sido estudiados recientemente. La teoría en sus términos más simples es que al provocar una ocurrencia acelerada de mutaciones le será posible al hombre seleccionar aquellas que le sean útiles en menor tiempo que si espera a que ocurran espontáneamente. En la ganadería hasta el momento no se han cosechado frutos prácticos de estas ideas.

Las frecuencias de mutaciones que se han logrado medir indican que éstas ocurren una vez en 10 mil a una vez en 100 millones de gametos. Esta frecuencia es de gran importancia desde el punto de vista de la evolución de las especies, pero de escasa importancia práctica para la explotación pecuaria, excepto en aquellos casos en que la mutación sea recurrente y cause daños serios a la explotación. Tal es el caso de mutaciones letales, sin embargo en estos casos debido a que no se puede hacer nada práctico para evitar que existan, lo indicado es desarrollar sistemas de cría para descubrirlas antes de que hagan

mayor daño. En la historia de la cría animal hay un caso de explotación de una mutación para la formación de un tipo de raza pecuaria. Esta fue la de la aparición de ovejas con las patas sumamente cortas a las que se les llamó Anconas. Una raza originaria en una mutación de ese tipo fue formada en EE. UU. Y si bien esa raza desapareció, la mutación ha vuelto a ocurrir en Noruega. Otros caracteres importantes de algunas razas, como ausencia de cuernos, pata de mula en cerdos, etc., son originarios en mutaciones que probablemente han ocurrido recientemente, pero también han existido dentro de la variación normal de muchas razas y tipos antiguos.

Mutaciones letales

Dentro de los cambios que puede sufrir un gene, por mutación, los más espectaculares son los llamados letales. En estos casos la mutación en un solo gene es capaz de producir un ser que no sobrevive. Es decir, se trata de una mutación capaz de ocasionar la muerte del individuo. Estas mutaciones pueden ser dominantes o recesivas. Para la cría animal, las primeras son de poca importancia pues no se perpetúan, si la presencia de un letal dominante causa la muerte del individuo, ahí se limita la reproducción de ese gene. Por el contrario los recesivos letales tienen gran importancia en la cría, ya que los portadores de dichos genes recesivos pueden vivir una vida normal y aún ser seleccionados como reproductores. En estos casos se perpetuará y aumentará el número de estos genes letales sin que se descubra el daño hecho a la población hasta que aparezcan los dobles recesivos, que constituyen una pérdida completa para el criador.

A esta categoría de genes letales pertenecen los que resultan en el nacimiento de animales desprovistos por completo de pelo en los bovinos o el enanismo, tanto en bovinos como en ovejas, o la ausencia de ano que puede ocurrir en bovinos y porcinos y muchos otros defectos de formación o de funcionamiento fisiológico del organismo, que se traducen en muerte del individuo.

Sin embargo no todos los casos de mutaciones letales son fáciles de clasificar. El becerro que nace sin ano ha tenido un desarrollo fetal sin contratiempo y la muerte no sobreviene hasta que empieza a funcionar su sistema digestivo. El becerro enano si se deja en condiciones naturales de vida en pastoreo libre, tiene una vida variable entre unos días y hasta algunos meses, pero si se le cría en establo y con atenciones especiales puede llegar a vivir los mismos años que los animales normales.

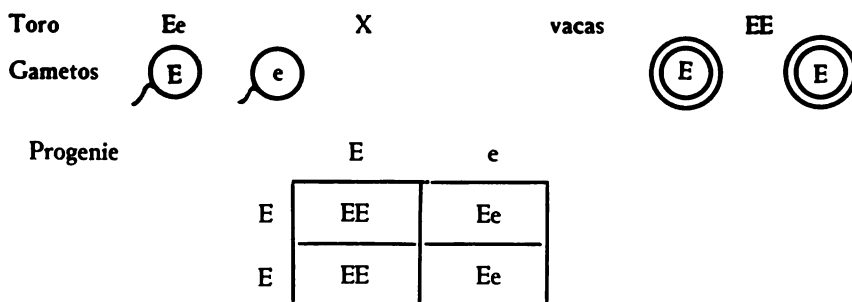
En general se consideran letales todos aquellos defectos hereditarios que terminan con la vida del individuo. Su acción puede ocurrir en tiempo muy variable, desde el momento de la concepción, durante el período fetal, inmediatamente después del nacimiento, o en cualquier período de la vida joven antes de llegar a la edad reproductiva.

Esta amplia clasificación no puede comprender todos los casos, por lo cual hay necesidad de establecer otra categoría de genes llamados semiletals. Aquí deben de clasificarse todos los defectos hereditarios que no evitan la reproducción absoluta de todos los individuos afectados, sino que algunos de ellos son capaces de dejar alguna descendencia. Es importante pensar en la transmisión hereditaria de genotipos y las modificaciones que el medio impone sobre su expresión. Algunos genotipos letales, bajo condiciones muy especiales de atención o ambiente, pueden pasar a la categoría de semiletals.

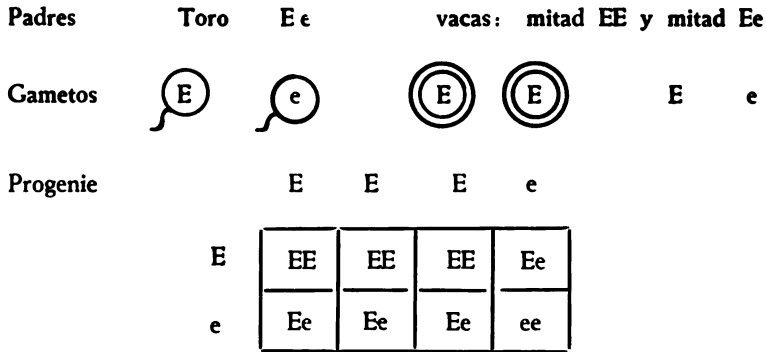
El ejemplo clásico de recesivo letal simple fue descubierto por Cuenot poco tiempo después de los trabajos de Mendel. El observó que del cruzamiento de ratones con pelaje amarillo, las proporciones de los colores

en las progenies eran de dos amarillos por uno negro. Numerosas repeticiones posteriores de este cruzamiento han confirmado que en las progenies resultantes en vez de las proporciones clásicas de 3:1 se obtienen las de 2:1. Además las camadas de estos cruzamientos son de menor número que las de otros cruzamientos, y se ha confirmado que esto se debe a que el individuo de color amarillo es heterocigoto para un factor que en condiciones de homocigosis causa la muerte antes del nacimiento. Este caso es interesante, porque demuestra que la mutación de un gene capaz de producir el pelaje amarillo es dominante sobre el pelaje negro, pero recesiva en cuanto a la condición letal, puesto que solo los homocigotos mueren.

Si se deseara eliminar por completo ese recesivo letal de una cría de ratones, bastaría con eliminar todos los amarillos y evitar su reproducción, pero en la mayoría de los recesivos letales la condición heterocigota es difícil de distinguir fenotípicamente. Estos individuos solo se identifican mediante pruebas críticas que permitan descubrir el genotipo. Esto en cría práctica se puede hacer mediante cruzamientos consanguíneos. Por ejemplo, supóngase que se ha seleccionado para la reproducción un toro ganador de exposiciones, pero que posteriormente se descubre que es portador del enanismo recesivo Ee. Si todas las hembras con las cuales es apareado son normales y no son portadoras del enanismo, es decir, son EE, este toro podrá producir hijos e hijas portadoras del enanismo por tantos años como sea utilizado como reproductor o sea que el 50 por ciento de sus crías serán portadoras de este gene. Las proporciones serán las siguientes:



La perpetuación del defecto puede adquirir proporciones trágicas para el criador si tarda muchos años en descubrir el genotipo de su toro, pero si efectúa un cruzamiento dirigido a descubrir el genotipo apareando el toro con sus propias hijas, el recesivo será descubierto con facilidad, por ejemplo, si es apareado con diez de sus hijas, cinco serán portadoras del mismo recesivo que les fue transmitido por su padre y entonces ocurrirá lo siguiente:



Es decir, que de ocho crías obtenidas, una será enana y una vez confirmada esta evidencia el toro debe de ser condenado a muerte y no deben obtenerse más crías de él. También deberían eliminarse todas sus crías, puesto que es imposible distinguir las portadoras del defecto y las no portadoras. (Hay otros tipos de enanismo que no son recesivos, ver Bovard, 1960 y Cap. 14).

El procedimiento anterior es en realidad demasiado costoso para ser práctico, salvo en los casos en que ya se tengan sospechas fundadas sobre la existencia de dicho recesivo en los progenitores jóvenes. Se escogió el ejemplo del enanismo precisamente porque dicho defecto ha adquirido mucha importancia en ciertas razas de carne británicas.

Bajo sistemas de inseminación artificial, la utilización de toros portadores de recesivos letales puede traer consecuencias lamentables para la economía de una región, debido al número de crías que puede dejar un semental, pero en el mismo peligro está el remedio, precisamente porque bajo inseminación artificial se obtienen muchas crías de un solo semental, las probabilidades de que se haga un cru-

zamiento con otra hembra portadora del defecto son mucho mayores que en un hato pequeño. Todo lo que hace falta es que los usuarios del sistema de inseminación informen sobre la aparición de becerros defectuosos, y el toro puede ser descubierto con facilidad, aún sin cruzamientos consanguíneos. Es decir, desde el punto de vista de los recesivos letales, u otros defectos serios, la inseminación artificial puede ayudar a eliminarlos o a perpetuarlos, según los informes

que se envíen sobre las crías obtenidas a la organización central.

Para comprender mejor la pérdida económica que puede ocasionar los factores letales a una cría, es conveniente estudiarlos desde el punto de vista de su frecuencia, o relativa abundancia en una población. Estos aspectos de la cría están comprendidos bajo el concepto de frecuencia de genes que será tratado en el capítulo siguiente.

Herencia ligada al sexo

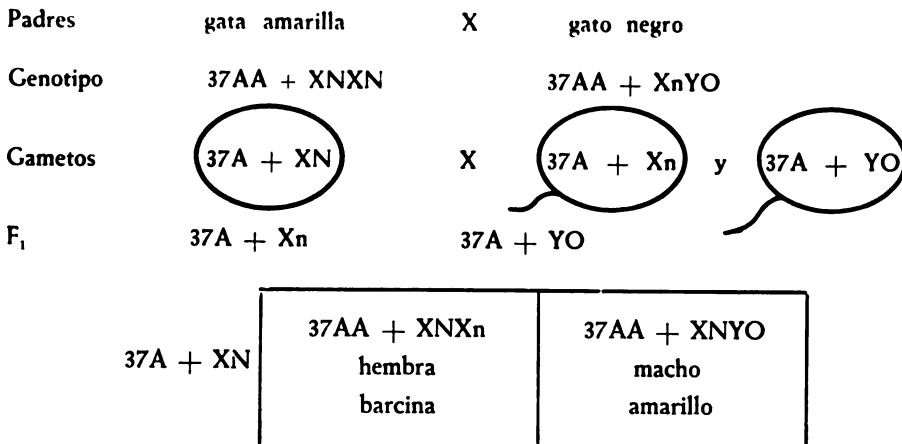
La evidencia de que los cromosomas son los portadores de los genes recibe una prueba irrefutable con el descubrimiento de que ciertos caracteres son transmitidos en cromosomas que se pueden distinguir bajo el microscopio. Los cromosomas más fáciles de identificar son los llamados cromosomas del sexo, pues estos no son iguales en ambos sexos. En realidad la existencia de estos cromosomas disímiles viene a constituir una importante excepción de las leyes de Mendel. En éstas se asume que es indiferente que un

carácter sea introducido en una cruce por el gameto macho o el gameto hembra, puesto que el genotipo está formado por la unión al azar de los cromosomas de los dos gametos. Se necesita un gene materno y un gene paterno para dar el genotipo completo de un individuo.

Morgan descubrió que en la *Drosophila* los genes que son portados en el cromosoma del sexo basta que provengan del gameto femenino, para que den el genotipo completo en los machos. Es decir, una sola dosis de genes recesivos, siempre que pertenezcan al cromosoma del sexo, dan la expresión fenotípica en los machos, pero no en las hembras, en que se requiere la doble dosis como en todos los demás recesivos. Esto se debe a que en la dotación cromosómica de la *Drosophila* macho hay cuatro pares de cromosomas idénticos y un tercer par que no lo es, este último par es el de los cromosomas sexuales. Debido a que en la hembra si son idénticos, se dice que ella tiene la fórmula XX de cromosomas sexuales, y el macho la XY. Es obvio que al formar los gametos, la hembra producirá óvulos con un par de 3 cromosomas + X. El macho podrá producir espermatozoides de dos tipos, uno con 3 cromosomas + X y otro con 3 cromosomas + Y. La unión de estos gametos producirá 50 por ciento de individuos con 3 pares de cromosomas idénticos + XX, que serán hembras, y 50 por ciento de individuos con 3 cromosomas idénticos + XY, los cuales serán machos. A los

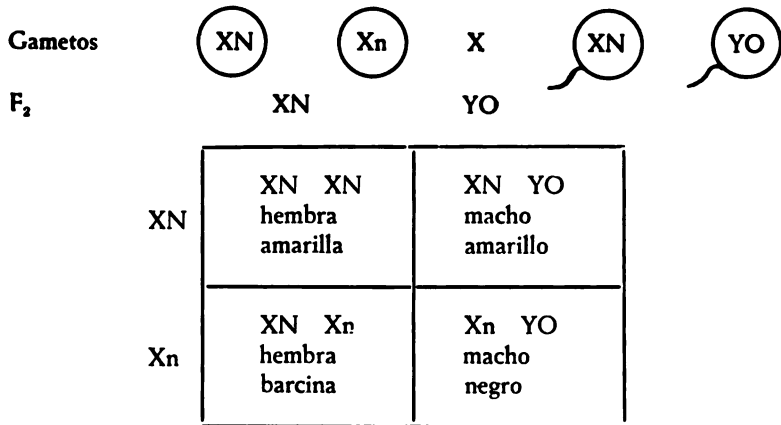
cromosomas que no son del sexo se les llama autosómicos. El mismo caso de las *Drosóphilas* ocurre en el hombre y todos los mamíferos. La mujer tiene 48 pares de cromosomas y produce óvulos con 24 cromosomas que son 23 A (autosómicos) + X y el hombre puede producir espermatozoides de dos tipos, 23A + X, ó 23A + Y. La oveja con 54 pares, producirá óvulos con 53A + X, y el morueco espermatozoides con 53A + X, y un número igual de 53A + Y. Estos cromosomas como determinantes del sexo, todavía tienen que pasar por influencias ambientales y de desarrollo, que pueden desviar la expresión fenotípica. Estos problemas ya fueron analizados en la primera sección, Capítulo 6 sobre problemas de diferenciación sexual y fertilidad, pero para este estudio se puede asumir que todo individuo con una dotación XX es una hembra y con dotación XY es un macho.

Ahora se verá lo que ocurre en un cruzamiento que involucre genes que se encuentran en el cromosoma X. En el gato los alelos responsables del color negro (nn) y amarillo (N) se encuentran en el cromosoma del sexo. Sin embargo el heterocigoto Nn, no es amarillo, sino gateado o barcino (manchas amarillas con rodetes negros). Los resultados que se obtienen de cruzar una gata amarilla con un gato negro, son diferentes que si se hace el cruzamiento recíproco, como se verá a continuación: (los felinos tienen 38 pares de cromosomas o sea 37AA + XX en la hembra y + XY en el macho).



El color negro Xn desaparece, y la hembra transmite su color amarillo a sus hijos machos únicamente. El cromosoma Y no posee ningún alelo para los genes N o n. Es decir está "vacío". Por lo tanto, $XNYO$, actúa como el homocigoto NN. En realidad el cromosoma Y sí posee algunos genes, pero muy escasos en comparación con los otros cromosomas. Ahora véase lo que sucede en el F_2 o segunda generación, al cruzar el macho amarillo con la hembra barcina, puesto que los cromosomas autosómicos 37AA diploide y 37A haploide no afectan en nada el color, se pueden eliminar en los diagramas siguientes:

opuesta a la de los mamíferos. Es decir, las hembras son XY y los machos son todos XX, o pensando en términos de gametos, las gallinas producen dos tipos de óvulos, uno con cromosoma X y otro con cromosoma Y, mientras que todos los espermatozoides del gallo son iguales; es decir, contienen el complemento haploide de cromosomas autosómicos (que son 76 ó 77) o sea $76A + X$. El carácter barrado de la raza Plymouth Rock se debe a un gene dominante colocado en el cromosoma X. Por lo tanto en un cruzamiento de un gallo barrado con una gallina no barrada, todos los machos serán barrados, la



El color amarillo de la primera gata no solo es transmitido a todos sus hijos sino también a la mitad de sus nietos. Debido a que el color barcino depende de un heterocigoto que no puede existir en el macho, no hay machos barcinos en los felinos domésticos, es decir, todos los genes que son portados por el cromosoma X, los recibe el macho de su madre exclusivamente, mientras que la hembra recibe la mitad del padre y la mitad de la madre, igual que en los genes no ligados al sexo. Puede verificarse con facilidad que del cruzamiento recíproco, o sea gato amarillo $XNYO$ con gata negra $XnXn$, los machos serán negros (en vez de amarillos como en el caso anterior, y las hembras barcinas).

Para la cría animal es de especial interés el hecho de que en las aves, la situación de los cromosomas del sexo es completamente

mitad de las hembras tendrán este carácter y la otra mitad no.

Herencia influenciada o limitada por el sexo

Además de las peculiaridades hereditarias del sexo debidas a los genes que porta el cromosoma X, existen otras peculiaridades en que el sexo es capaz de cambiar la dominancia de un gene, aunque este se encuentre en cualquiera de los cromosomas homólogos o autosómicos. A este tipo de factor hereditario se le denomina *influenciado por el sexo*. Si bien esta situación es poco común, es interesante y permite citar la siguiente famosa anécdota sobre la herencia del color en el ganado Ayrshire (Snyder y David, 1957). Un famoso genetista norteamericano, Dr. E.

E. Heizer se encontraba en un gran establo de ganado Ayrshire, y deseaba le facilitaran los apuntes de cría de dicho criadero para hacer un estudio sobre la herencia de la producción de leche. El administrador del negocio, celoso de sus apuntes, alargaba la conversación tratando de decidir si se los prestaba al genetista o no. Desde la oficina en que se encontraban vieron que una vaca, campeona mundial de producción en ese tiempo, acababa de parir un becerro. Como todo buen ganadero, el administrador se apresuró a salir a ver el becerro e invitó a su visitante para que lo acompañara pues deseaba saber el sexo de la cría. El genetista permaneció sentado y dijo al administrador que no había necesidad de salir pues desde donde estaban podía decirle que el becerro recién nacido era hembra. El administrador algo asombrado le preguntó cómo podía saber eso si lo único que se distinguía a esa distancia era el color del becerro. Precisamente contestó el genetista, veo que el becerro es rojo y blanco, y la madre es caoba y blanco, y un becerro rojo y blanco de una vaca caoba y blanco, no puede ser sino hembra. Explicó más en detalle como opera la influencia del sexo sobre estos colores y el administrador, impresionado por esta precisión de los conocimientos genéticos, decidió facilitar todos sus apuntes al genetista, y el estudio resultante forma ahora parte del acerbo de conocimientos sobre herencia de la producción de leche (Heizer, 1941)*. El secreto de la anécdota anterior está en que el gene para color caoba del Ayrshire, CC (que es un rojo mate, tirando a café) en vez del otro rojo ladrillo del Ayrshire, en su estado heterocigoto Cc, es dominante solo en el macho y en la hembra el rojo c, es el dominante, por lo tanto:

CC resulta en caoba y blanco en machos y hembras

Cc resulta en caoba y blanco en machos y rojo y blanco en hembras

cc resulta en rojo y blanco en machos y hembras.

Una vaca caoba y blanco forzosamente tendría la fórmula CC, y al tener una cría rojo y blanco Cc ésta no podría ser sino hembra, pues si fuera macho sería caoba y blanco.

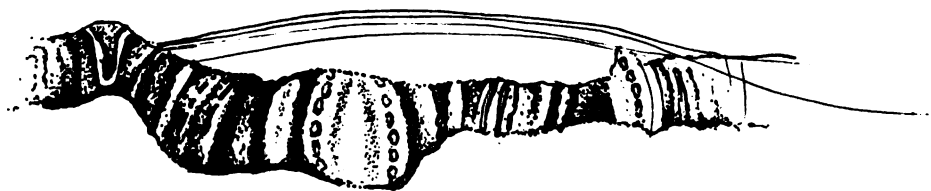
Cosa similar ocurre con la calvicie en el hombre. Esta se debe a un gene que es dominante solo en el hombre, y por lo tanto, los heterocigotos hombres son calvos, pero no las mujeres.

Una variante más de herencia relacionada con el sexo es la denominada *herencia limitada por el sexo*. En esta situación los genes encuentran expresión fenotípica solo en un sexo. Del convencimiento sobre la transmisión de caracteres para producción de leche o huevos, nadie duda que el macho transmite a sus hijas genes que determinan en parte su productividad. Sin embargo, ni los toros ni los gallos producen leche o huevos; en ese sexo no puede haber expresión fenotípica de los genes que ellos llevan. En las gallinas Leghorn café y en varias razas no mejoradas, el macho tiene un plumaje vistoso y multicolor y la hembra un plumaje opaco y de un solo tono. Esto se ha comprobado que se debe a genes recesivos cuya expresión fenotípica está limitada (por las secreciones hormonales) a las hembras. Suprimiendo las hormonas del ovario, la gallina desarrolla plumaje de macho. Sin embargo hay razas que no poseen estos recesivos, sino los alelos dominantes, entonces tanto machos como hembras tienen el mismo plumaje, esto ocurre en el Sebright Batam en que el gallo no solo tiene el mismo color que la hembra sino la cola no presenta guías, ni golilla en el cuello.

* Comunicación personal.

Referencias

- BATESON, W. y PUNNET, R. C. 1905, 1908. Experimental studies in the physiology of heredity. Rpts. to Evolution Com. Roy. Soc. 2, 3, 4.
- BOVARD, K. P. 1960. Hereditary dwarfism in beef cattle. Anim. Breed. Abs. 28:223.
- BOVERI, T. 1902. Ergebnisse uber die Konstitution der chromatischen substanz des Zellkerns. Jena.
- HEIZER, E. E. 1941. Modern methods of breeding dairy cattle. Springfield, Ill., Thomas.
- MORGAN, T. H. 1910. Sex limited inheritance in *Drosophila*. Science 32:120.
- SNYDER, L. H. y DAVID, P. R. 1957. The principles of heredity. 5th. ed. Boston, Heath.
- SUTTON, W. S. 1903. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. 4:231.



Los alelos múltiples y la naturaleza de los genes

El estudio de las mutaciones, la epistasis y la forma en que el sexo puede modificar la expresión fenotípica de los caracteres hacen pensar sobre la manera en que actúan los genes, o expresado en otras palabras, mientras más se sabe sobre los efectos de los genes, mayor conocimiento se desea adquirir sobre su significado.

Un *gene* ha sido definido siempre como la unidad de la herencia. Esta propiedad unitaria la adquiere por definición o sea por un convencionalismo del hombre; sin embargo por la actuación genética de las unidades se sabe que tienen un orden lineal en el cromosoma, que existen en grupos de liga o cromosomas y que ciertos segmentos visibles en los cromosomas aparentan ser los "locus" o lugares de asiento de los genes. Se tiene también certeza de que los "genes" poseen propiedades muy peculiares dentro de los sistemas biológicos: primero, que poseen la cualidad de duplicarse, o sea de convertir al material celular con el que entran en contacto en réplicas exactas de sí mismos; segundo, que estas unidades que se autopropagán, tienen propiedad de dictar o determinar la apariencia o fenotipo del individuo. Finalmente, po-

seen la cualidad de mutar, o sea de cambiar de constitución. Una vez efectuado ese cambio, tiende a perpetuarse por duplicación en igual forma que el original del que provino.

La técnica usada para determinar si varias mutaciones han ocurrido sobre alelos o genes que solo pueden ocupar un lugar en el cromosoma es la de las frecuencias de entrecruzamiento. La ausencia de entrecruzamiento se tomaba como evidencia de que las mutaciones forman una serie de *alelos múltiples*. Estos se consideran como genes con múltiples variantes, pero originarios de un solo tipo (silvestre) original. Puesto que los genes solo ocurren en pares y los alelos múltiples son más de dos, un individuo solo puede poseer dos de varias posibilidades de variación genética para el mismo "locus".

El estudio de diferentes casos de alelismo da una nueva luz sobre la naturaleza de los genes. También al penetrar en ciertos casos de gran multiplicidad de alelos, se encuentran algunas dudas sobre la indivisibilidad de los genes y estas dudas son las que conducen hacia el estudio de la constitución química del material hereditario.

Alelos múltiples

Múltiples genes pueden tener efecto sobre un carácter fenotípico, pero conviene distinguir dos tipos de multiplicidad. Uno es la de los *alelos múltiples*, o sea genes que solo pueden existir en un genotipo con la exclusividad de sus compañeros o alelos. A un grupo de genes que pueden ocupar un solo lugar (locus) en un cromosoma, se le llama grupo de alelos múltiples. Todos representan mutaciones de un solo gene.

Por otra parte un solo carácter o expresión fenotípica puede estar bajo la influencia de muchos genes en diferentes lugares de un cromosoma o en diferentes cromosomas. A éstos se les denomina *factores múltiples*. Estos casos serán tratados en el capítulo siguiente, y son en realidad los de mayor interés para la herencia de la producción animal, pero por ahora se describirá el problema de los alelos múltiples como tema introductorio al problema de la naturaleza química de los genes.

1. **Grupos sanguíneos en el hombre.** El ejemplo más común y fácil de entender sobre alelos múltiples es el de los tipos de sangre en el hombre. Un individuo puede ser del tipo A, B, Ab o bien del tipo O, pero no pueden existir otras combinaciones. Esto se debe a que todos los tipos sanguíneos mayores del hombre son determinados por mutaciones sobre un solo locus y son las siguientes:

genotipo (diploide): "ll" resulta en individuos del fenotipo o grupo sanguíneo:	O
genotipo: "La La" y "La l" resulta en individuos de fenotipo o grupo sanguíneo:	A
genotipo: "LB LB" y LB l" resulta en fenotipo o grupo sanguíneo:	B
genotipo: "LA LB" resulta en fenotipo o grupo sanguíneo:	AB

Los genes LA, LB, l, forman un grupo de alelos múltiples, cualquiera de ellos solo puede ocupar un lugar en un cromosoma con exclusividad de los otros. Las combinaciones de genotipos solo son posibles por el hecho de que el individuo es diploide y posee un

gene particular para tipo de sangre originario de un cromosoma materno, y otro gene en el cromosoma homólogo de origen paterno. Series similares de alelos múltiples ocurren en los animales; por ejemplo en conejos el color completo, el color chichilla, el himalaya y el albino forman parte de una serie de alelos en que el albino ocupa el recesivo doble, el himalaya una mutación sobre el albino, dominante sobre este, en que el color está restringido a las extremidades (punta del hocico, cola y orejas). El chichilla es una mutación dominante sobre las dos anteriores, que produce un color entrepelado, y por fin el de color completo, una mutación dominante sobre el chichilla, el himalaya y el albino. En todos estos casos, se pueden estudiar los genotipos por medio de cruzamientos de individuos de genotipo conocido.

También se pueden averiguar los genotipos de uno de los padres, conociendo el genotipo del otro padre y de las crías. De esto se vale la medicina legal cuando dice que un niño del tipo O, con madre del mismo tipo, no puede tener un padre del tipo = AB, o bien que un niño de tipo de sangre AB, con una madre también AB, no puede tener por padre a un individuo del tipo O.

2. **El factor Rh.** El descubrimiento de los grupos sanguíneos de la serie A B O resolvió en casi su totalidad los problemas de transfusiones de sangre. Sin embargo, persistía un problema de incompatibilidad de sangre en el caso particular de individuos que recibían transfusiones sucesivas del mismo donador. Estos casos y la existencia de una enfermedad sanguínea del recién nacido (*eritroblastosis fetal*) se explicaron perfectamente con el descubrimiento del factor Rh. Este nombre viene del hecho de que la inmunización de conejos con sangre del mono *Rhesus* resulta en un suero de conejo capaz de aglutinar los eritrocitos de ciertas personas (llamadas Rh positivas) pero no los de otras (llamadas Rh negativas). Se descubrió que en los casos de *eritroblastosis* las madres de estos niños eran Rh negativas y los padres Rh positivos, así como los niños afectados. La explicación del fenómeno resultó entonces sencilla. La presencia de un feto Rh positivo en el útero de una madre Rh negati-

va provoca una reacción inmune en ella, con el desarrollo de anticuerpos capaces de destruir los glóbulos rojos de un individuo (su propio hijo) del tipo opuesto o sea Rh positivo. La reacción es mucho más fuerte después de un embarazo de la misma naturaleza. Exactamente lo mismo le puede ocurrir a un individuo Rh negativo que recibe una donación de sangre Rh positiva, en la primera no ocurre ningún problema, pero se desarrollan anticuerpos o reacciones inmunes, que hacen muy peligrosa una segunda transfusión.

Un caso muy similar al de Rh en los humanos ocurre en los equinos, el cual se denomina "potrillo azul"; estos nacen en perfectas condiciones, pero mueren a los cuatro o cinco días de nacidos. Los potrillos que vienen con esta enfermedad se salvan si se les cría artificialmente o con otra yegua que no sea su madre. En este caso los anticuerpos se encuentran en la leche y solo ocurre el problema en la cuarta o quinta cría de una yegua obtenida con el mismo garañón.

El suero sanguíneo de una madre que ha dado a luz un niño con eritroblastosis se puede utilizar como reactivo para determinar el tipo de antígenos de la sangre de otros individuos, pero con el uso de esos sueros se descubrió que hay muchos variantes del com-

plejo Rh. Es decir, que existen varias clases de antígenos Rh y por lo tanto, el suero materno desarrolla anticuerpos específicos para esos antígenos, pero no para otros similares.

Se han descubierto no menos de tres tipos de antígenos Rh que no presentan dominancia y dan origen a ocho clases de combinaciones genéticas. ¿Han ocurrido todas estas mutaciones en un solo gene original o en varios genes intimamente relacionados? ¿Se trata en realidad de alelos múltiples o de los efectos de varios genes sobre un mismo carácter? El hecho de que a pesar de que se descubren muchas subdivisiones menores de la reacción Rh y que todas ellas correspondan a la clasificación original de Rh positivo y negativo, hace pensar que se trata de mutaciones de diferentes magnitudes, algunas de las cuales llegan a cambiar el tipo de positivo a negativo y otras no. Esto significa que la estructura del gene puede estar sujeta a cambios mayores y menores. La genética de las variantes en los tipos de Rh se puede explicar igualmente por medio de tres genes dominantes y tres recesivos como por el de mutaciones menores sobre un decisivo dominante y otro recesivo. La primera interpretación ha sido dada por el genetista Fisher y la segunda por Wiener, como aparecen en el Cuadro N° 29.

CUADRO No. 29

Los alelos múltiples del sistema Rh interpretadas como tres genes independientes o como variaciones menores de un dominante y un recesivo

Tres genes según Fisher	Dos genes según Wiener	Tipo sanguíneo según el concepto original
CDE	R^z	Rh positivos
CDe	A_1	
cDE	R_2	
cDe	R_0	
CdE	r^y	Rh negativos
Cde	r'	
cdE	r''	
cde	r	

3. Tipos sanguíneos en los animales. La multiplicidad de subtipos sanguíneos que ocurren con el Rh humano, es similar a la que se ha encontrado en los tipos sanguíneos en los animales. Los anticuerpos no se encuentran normalmente en la sangre; es decir, la transfusión de sangre de un animal a otro no produce ningún trastorno excepto con repetidas transfusiones del mismo donador, sin embargo en el laboratorio se pueden inducir reacciones de inmunidad que permiten reconocer gran número de tipos sanguíneos tanto en bovinos como en cerdos y aves. Se ha postulado que la especificidad de las reacciones antigénicas se deben a genes aislados, o sea que los antígenos celulares son producto directo de los genes, y que por lo tanto, la investigación sobre los tipos sanguíneos acerca al hombre a conocer la composición genética de los animales, tanto individualmente como en poblaciones enteras. En ganado lechero se han descrito no menos de 150 alelos para el llamado locus B, y el número total de genes (o locus) identificables pasa de 20, cada uno de ellos con su serie de alelos múltiples (Johansson 1961).

Con estas técnicas se han efectuado trabajos sobre la estructura genética de las razas (ver Owen et al, 1944 y Rendel, 1958). En estos estudios se asume que la abundancia o escasez de un tipo sanguíneo es propiedad típica de una raza o estirpe dentro de las razas. También se utilizan estos métodos para identificar paternidad en casos de equivocación o pérdida de los apuntes de cría, pero la promesa más interesante sobre utilidad de las investigaciones en tipos sanguíneos es la relacionada con la productividad animal. Rendel (1959) ha publicado un estudio en que se exploran tres posibilidades de identificar animales superiores en producción lechera por medio de los tipos sanguíneos:

1) Por Pleiotropia, es decir, que un mismo gene (identificable en los tipos sanguíneos) sea al mismo tiempo el responsable de mayor productividad. Hasta el momento ha sido posible identificar ciertos alelos con un porcentaje mayor o menor de grasa en la leche, pero es discutible su relación con la producción total.

2) Por Ligamiento, es decir, que el gene identificable por tipificación esté íntimamente

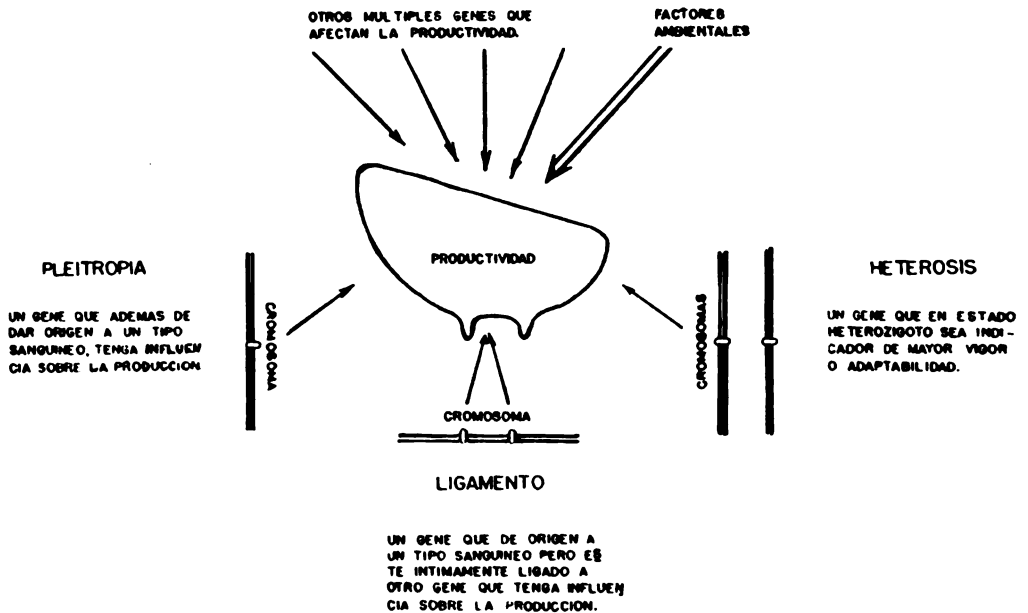


Fig. 22. Exposición gráfica de tres formas en que el conocimiento sobre tipos sanguíneos puede dar indicación sobre la productividad de vacas lecheras. (Redibujado de una idea de Rendel, 1959).

ligado a otros genes que tengan influencia sobre la producción.

3) Por Heterosis, es decir, que cuando el tipo sanguíneo demuestre ser originado por heterozigosis, ésta vaya asociada a un mayor vigor y productividad. En un hato consanguíneo de ganado Jersey, Laben y Stormont (1958) han descubierto que individuos heterozigotos en el locus B rendían más leche. En gallinas, las investigaciones de Briles et. al, (1957) prueban definitivamente que los animales con cierta heterozigosis en sus tipos sanguíneos son más productivos. Sin embargo, en grandes grupos de vacas no consanguíneas, Rendel no pudo probar que la heterozigosis fuera útil para descubrir animales más productivos (Rendel, 1959).

La Figura No. 22 muestra esquemáticamente cómo estas tres posibilidades de identificación de tipos sanguíneos pueden estar asociadas a la productividad animal.

Pseudoalelos

El criterio que se sigue para determinar si dos unidades genéticas pertenecen al mismo "locus" y constituyen por lo tanto alelos del mismo gene es el de ausencia de entrecruzamiento. En algunos estudios se han descubierto dos mutaciones que aparentemente ocurren en la misma posición de un cromosoma. Por lo tanto, son mutuamente exclusivas y no pueden exhibir el fenómeno de entrecruzamiento, pero investigaciones posteriores han demostrado que aunque ocurren con extrema rareza, se pueden obtener individuos con las dos mutaciones en un solo cromosoma. Sin embargo, las dos mutaciones exhiben un comportamiento muy peculiar debido a que no es igual el efecto cuando están en secuencia en el mismo cromosoma que cuando están en cromosomas homólogos. Así, genotipo $\frac{A}{a} \frac{b}{B}$ no es igual en sus efectos fe-

notípicos que el $\frac{a}{A} \frac{b}{B}$. A este fenómeno com-

probado plenamente en *Drosophila*, se le ha dado el nombre de *efecto de posición* en genes pseudoalelos. Se cree que muchas de las variaciones observadas en las minucias de

distinguir subtipos de Rh en el hombre o de tipos sanguíneos en los animales se pueden deber a este fenómeno de pseudoalelismo con efecto de posiciones.

Otro tipo de investigaciones que da material para pensar sobre la naturaleza de los genes es el realizado sobre los virus que atacan a las bacterias. Estos llamados *bacteriófagos*, han sido estudiados con tanto detalle que se conocen gran número de variantes que ocurren en un mismo locus, (Benzer, 1962). En vez de considerarlos como pseudoalelos, se ha postulado que en realidad el gene no es indivisible ni unitario, sino que consiste de una cadena de moléculas químicas que pueden ser sujetas a cambios minúsculos en su organización. Las investigaciones sobre la naturaleza química del material genético hacen perfectamente factible esta hipótesis.

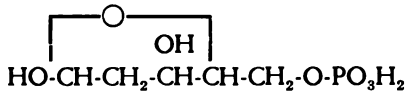
La naturaleza química del material hereditario

El análisis químico de los cromosomas rinde como componente principal las nucleoproteínas; éstas se forman de ácidos nucleicos y proteínas. El ácido nucleico, que se encuentra en todos los cromosomas es denominado ahí ácido deoxiribonucleico (DNA). Hay amplia evidencia que indica que el ácido nucleico es en realidad el material genético, y esta convicción se ha obtenido inicialmente en microorganismos, en los cuales ciertos extractos de DNA han sido capaces de perpetuar las mutaciones de sus células de origen, al crecer en contacto con células que no poseían dichas mutaciones. También se ha acumulado evidencia del estudio de los virus, que son capaces de reproducirse al penetrar dentro de otras células. El material que se transfiere del virus a la célula es DNA.

En los animales superiores se ha probado con material radioactivo incorporado al DNA, que este material nunca sale de las células y que al dividirse éstas el material original se divide en dos en cuanto a su contenido en cada célula, pero en el tejido entero la cantidad de DNA marcado permanece constante. La convicción de que el DNA es el ma-

terial hereditario ha despertado gran interés sobre la estructura química de esta sustancia.

Se sabe que en este ácido hay un azúcar de cinco carbonos (pentosa) combinado con un fosfato inorgánico, para formar fosfatos deoxiribosa con la siguiente fórmula:



Además de este compuesto de azúcar fosfato, la molécula de DNA contiene cuatro compuestos aromáticos (en forma de anillos en vez de cadenas rectas como las del azúcar), que reciben el nombre de anillos básicos. La Figura No. 23 muestra la configuración química de estas cuatro bases.

La forma en que estas cuatro bases y la cadena de fosfatos de deoxiribosa se unen para constituir el DNA es la que se conoce como configuración de Watson y Crick y aparece en forma esquemática en la Figura No.

23. Tanto la secuencia de las bases como su clase de isomerismo dan a la cadena completa de DNA una variación casi infinita de combinaciones. En esta variación de secuencia descansa la variación de la información genética que trasmite el DNA.

Una de las cualidades más desconcertantes del material genético es que puede autorreproducirse y que todo gene proviene siempre de uno idéntico anterior. Una clave para el entendimiento de estos fenómenos ha sido dada por la bioquímica moderna al sintetizar en el laboratorio el propio DNA. Este extraordinario acontecimiento se le debe a Arthur L. Kornberg, quien en 1957, en la Universidad de Washington en St. Louis, EE. UU. elaboró DNA sin ayuda de ninguna célula uniendo en un sistema los cuatro nucleótidos formados por la unión de una molécula de fosfato de deoxiribosa y cada una de las cuatro bases aromáticas. A esta mezcla agregó la enzima polimerasa, y no ocurrió la síntesis de DNA, pero si agregaba una pequeña can-

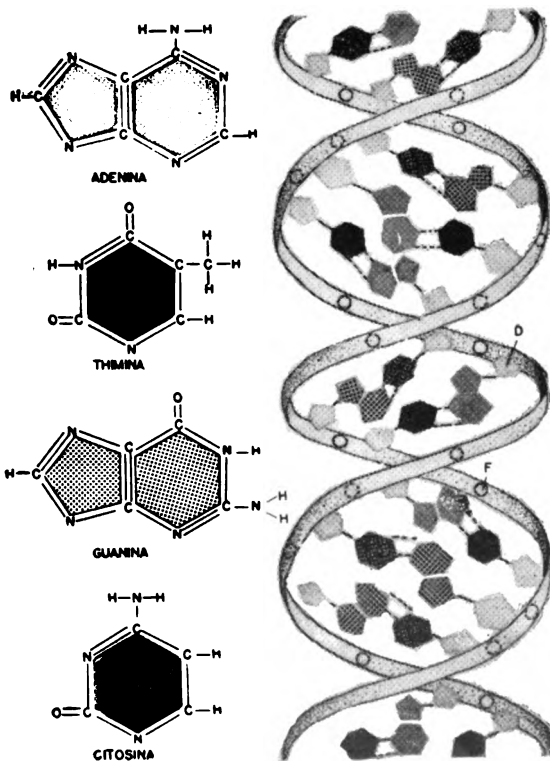


Fig. 23. La estructura espacial del DNA. La doble cadena helicoidal está formada por cadenas continuas de ribosa fosfática. El ácido fosfórico está representado por círculos en el dibujo (F) y la ribosa por los pentágonos más claros junto a la cadena. Hacia el interior de la cadena se ordenan y unen las secuencias específicas de los cuatro nucleótidos según la fórmula específica del material genético de cada organismo. Los cuatro nucleótidos aparecen en su fórmula completa a la izquierda. (Dibujo original según la teoría de Watson y Crick, 1953).

tividad del propio DNA la mezcla adquiriría la propiedad de organizarse en cadenas de DNA con la misma secuencia de nucleótidos que el DNA agregado para obtener la reacción. De tal manera que si Kornberg a su mezcla le agregaba un poco de DNA de un virus, ésta se convertía en DNA idéntico al del virus, y si agregaba DNA de una bacteria terminaba con más material idéntico del DNA de la bacteria. Así se reprodujo en el laboratorio el misterio genético de la autorreproducción de DNA (Kornberg, 1957-58).

Modo de actuar de los genes

De lo anterior se desprende que es indudable que los genes están formados de DNA y que éste se forma de la infinidad de secuencias e insomerismo de los cuatro nucleótidos. Se ha comparado al DNA como el portador de información genética; esta información se encuentra en un alfabeto de cuatro letras. Los cromosomas, formados de DNA son por lo tanto los portadores de toda la información genética que corresponde a un individuo. Cuando los cromosomas se tiñen con facilidad (en la mitosis y meiosis) están en realidad inactivos. Entre una división y otra se encuentran bien extendidos en finísimos hilos. Es entonces que están haciendo su verdadero trabajo de construir material citoplásmico con un propósito: la síntesis de proteínas a partir de los ácidos aminados. Puesto que hay veinte ácidos aminados, el alfabeto que dentro de los cromosomas consta de solo cuatro letras, ahora para la construcción de células totales y de tejidos y órganos, se vale de un alfabeto de veinte letras.

Existe amplia evidencia de que la dirección o información específica sobre la clase de proteínas que debe construir una célula es transmitida del DNA al citoplasma por medio de un compuesto intermediario llamado ácido Ribonucleico (RNA). Este es un material muy similar al DNA pero que opera fuera de los cromosomas y es el organizador de las secuencias y ligas que se efectúan entre aminoácidos y que terminan con proteínas

específicas de cada órgano o de cada tejido. Se ha dicho que por cada gene en los cromosomas hay una proteína resultante en el organismo completo. (Ver la revisión de Drysdale y Peacocke, 1961 y la descripción más popular del proceso en "Cómo es que las células construyen las moléculas" de Allfrey y Mirsky, 1961).

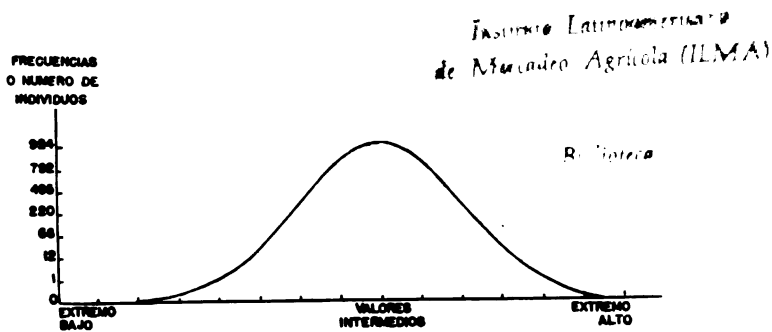
Dentro de los conceptos expresados, perdura la duda de que si todas las células de un organismo tienen la misma dotación cromosómica y por ende idénticos genes, ¿cómo es que las células se diferencian para formar órganos de tan distinta estructura como son hueso, músculos, piel, ojos, etc.? Es decir, ¿cómo influyen los genes en el desarrollo del individuo del estado de una célula a la organización fetal, crecimiento y madurez?

Algunas investigaciones recientes indican que gran parte de esta diferenciación celular está dictada por el material extracromosómico que lleva el óvulo. Se ha comprobado que el citoplasma del óvulo maduro, está compuesto de partículas muy complejas y no de un material homogéneo como se pensaba antiguamente. Estos componentes del citoplasma muestran además fenómenos de polaridad, es decir, algunos de dichos componentes (gránulos de RNA, mitocondrias, plaquetas de la yema, pigmentos) se agrupan en un polo del óvulo, y otros, en el opuesto, ocupan lugares predeterminados intermedios. De esta subdivisión del citoplasma se desprende que después de la fertilización y en el inicio de la segmentación, a ciertas de las nuevas células les toca una parte distinta de citoplasma que a otras.

Desde luego que la dotación de genes es idéntica en todas las células y estos genes deben de actuar siempre en igual forma, salvo que se les haga actuar diferente. Se cree que de la interacción de los componentes del citoplasma con los genes del núcleo se establece un proceso de diferenciación por el cual algunos genes actúan con mayor o menor preponderancia o actividad según el medio citoplásmico que los rodea (Fischberg y Blackler, 1961).

Referencias

- ALLFREY, V. G. y MIRSKY, A. E. 1961. How cells make molecules. *Sci. Amer.* 205:74.
- BENZER, S. 1962. The fine structure of the gene. *Sci. Amer.* 206:70.
- BRILES, W. E., ALLEN, C. P. y MILLEN, T. W. 1957. The blood group system of chickens. I. Heterozygosity in closed populations. *Genetics* 42:631.
- DRISDALE, R. D. y PEACOCKE, A. R. 1961. The molecular basis of heredity. *Biol. Rev.* 36:537.
- FISCHBERG, M. y BLACKLER, A. W. 1961. How cells specialize. *Sci. Amer.* 205:124.
- JOHANSSON, I. 1961. Genetic aspects of dairy cattle breeding. Urbana, Univ. of Illinois Press.
- KORNBERG, A. 1957-58. The enzymatic synthesis of deoxyribonucleic acid. The Harvey Lectures 53:82.
- LABEN, R. C. y STORMONT, C. 1958. Genetic analysis of the B, F-V and Z blood group loci in an inbred Jersey herd. *J. Anim. Sci.* 17:1139.
- OWEN, R. D., STORMONT, C. J. y IRWIN, M. R. 1944. Differences in cellular antigens in two breeds of dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 3:315.
- RENDEL, J. 1958. Studies in cattle blood groups. IV. The frequency of blood group genes in the Swedish cattle breeds, with special reference to breed structure. *Acta Agric. Scand.* 8:40.
- _____ 1959. A study of the relationships between blood group and production characters in cattle. Rep. Vth. Int. Blood Group Congr. (Munich) 1959:8.
- WATSON, J. D. y CRICK, F. H. C. 1953. The Structure of DNA. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol. 18:123.



Genética de poblaciones

El criador de ganado, sobre todo el que pretende mejorarlo para hacerlo más productivo, opera constantemente con los principios de la genética de poblaciones. Las exposiciones, así como los grandes registros individuales de leche, huevos o lana, han hecho un gran daño al progreso de la ganadería, debido a la tendencia a individualizar al animal extraordinario y a capitalizar la cría en él. En realidad en la producción animal, el ganadero práctico gana más o menos dinero por virtud de los promedios de producción de sus hatos, y no por la existencia de un animal que haya ganado premios en las exposiciones, o que tenga la mayor producción mundial de leche. Si se logra convencer de que los promedios son los que importan en la explotación ganadera (la actuación del conjunto), la genética de los caracteres unitarios resulta poco útil, se debe de pensar entonces en la genética del conjunto, y esa es la genética de poblaciones.

Recuérdese que en todos los ejemplos sobre genética mendeliana se ha partido de animales homocigotos, o puros para uno o dos caracteres que se desean estudiar, pero

en la práctica esto no es posible ya que en primer lugar el número de caracteres que le interesan al criador es considerable. Aún dentro de un individuo, interesa el conjunto y no el carácter aislado de color o de presencia o ausencia de cuernos. Si es un animal de carne, debe de poseer muchas cualidades a la vez para ser un buen productor de carne, y lo mismo sucede con producción de leche, lana o huevos. Los métodos de estudiar los caracteres aislados que se han descrito, han demostrado los principios genéticos. Estos principios son los mismos que siguen operando en la genética del conjunto o de la población, pero su identificación individual es cada vez más difícil. Por esta razón se debe de recurrir a las técnicas de la genética de poblaciones. El hecho de que se trate de conceptos un poco difíciles, no hace menos necesario su estudio. El atractivo de la cría animal, precisamente, radica en su complejidad y lo difícil de sus mecanismos. Actualmente se puede profundizar aunque sea un poco en estos misterios mediante técnicas modernas, privilegio del que no gozaron los antepasados.

En el capítulo anterior se presta considerable atención al estudio de las peculiaridades y naturaleza de los genes. Ahora se debe de concentrar la atención en los problemas de la actuación conjunta de muchos genes. Como punto inicial de este análisis se estudiará la situación más sencilla que es la que corresponde a caracteres fácilmente reconocibles que son determinados por una serie de genes independientes.

Factores múltiples o herencia poligénica

Un carácter dado de un individuo puede estar influenciado no solo por las alternativas que ocurren en un solo locus, sino por las alternativas que pueden ocurrir en muchos loci de varios cromosomas. Los casos de epistasis ya mencionados son de dicho tipo. En esa situación, un gene en un lugar puede tener efecto que cubra todas las alternativas de variación que ocurren en otros lugares, pero en los casos de epistasis que se estudiaron, el fenotipo resultante todavía se presta a una clasificación sencilla del tipo llamado discreto “es o no es” de un color determinado, “po-

see o no posee” una característica distintiva.

Si se toma el caso de muchos factores múltiples que tienen influencia moderada y van agregando gradualmente su efecto sobre un carácter dado, se descubrirá que aquí los extremos o grandes contrastes ocurren rara vez. El verdadero sentido de los factores múltiples fue descubierto por un investigador llamado Nilsson Ehle en un caso sencillo del color del trigo. El descubrió que cruzando trigo de color rojo intenso y trigo blanco se producía un trigo de color intermedio, pero que al obtener una nueva generación de este trigo intermedio, se obtenía un grano blanco por cada 15 rojos y entre éstos se podía distinguir dos tonos de rojo medio y otra vez un individuo de cada 15 tenía el color rojo intenso de la variedad con que había empezado. Formuló la hipótesis de que el color se debía a dos pares de alelos sin dominancia, pero con la capacidad de agregar sus efectos sobre el carácter observado. El siguiente esquema sirve para visualizar en este sencillo ejemplo la capacidad de los genes para agregar su efecto sobre el fenotipo:

padres $R_1 R_1 R_2 R_2$ X $r_1 r_1 r_2 r_2$
 rojo muy oscuro blanco
 gametos $R_1 R_2$ $r_1 r_2$
 F_1 $R_1 r_1 R_2 r_2$ X $R_1 r_1 R_2 r_2$
 rojos medianos
 gametos $R_1 R_2$ $R_1 r_2$ $r_1 R_2$ $r_1 r_2$

F_2	$R_1 R_2$	$R_1 r_2$	$r_1 R_2$	$r_1 r_2$
$R_1 R_2$	$R_1 R_1 R_2 R_2$ rojo muy oscuro	$R_1 R_1 R_2 r_2$ rojo oscuro	$R_1 r_1 R_2 R_2$ rojo oscuro	$R_1 r_1 R_2 r_2$ rojo mediano
$R_1 r_2$	$R_1 R_1 R_2 r_2$ rojo oscuro	$R_1 R_1 r_2 r_2$ rojo mediano	$R_1 r_2 R_2 r_1$ rojo mediano	$R_1 r_1 r_2 r_2$ rojo claro
$r_1 R_2$	$R_1 r_1 R_2 R_2$ rojo oscuro	$R_1 r_1 R_2 r_2$ rojo mediano	$r_1 r_1 R_2 R_2$ rojo mediano	$r_1 r_1 R_2 r_2$ rojo claro
$r_1 r_2$	$R_1 r_1 R_2 r_2$ rojo mediano	$R_1 r_2 r_1 r_2$ rojo claro	$r_1 r_1 R_2 r_2$ rojo claro	$r_1 r_1 r_2 r_2$ blanco

En este cruzamiento se demuestra que las tendencias hacia el color blanco y hacia el color rojo son aditivas, y tienen el mismo valor sobre la expresión fenotípica, la combinación $R_1R_1r_2r_2$, que la combinación $R_1r_1R_2R_2$. Los extremos de los padres solo ocurren en uno de cada 16 individuos obtenidos en F_2 . El mismo investigador, en cruzamientos de otros trigos blancos y rojos, encontró que la recuperación de los caracteres extremos solo ocurrían en uno de cada 64 individuos obtenidos en F_2 . Por lo tanto creyó que en esos trigos había tres pares de factores contribuyendo con tendencia hacia el rojo o tendencias hacia el blanco, así: $R_1R_1R_2R_2R_3R_3$, y $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$. Es obvio que cada uno de los factores ocurría en un cromosoma diferente, de lo contrario estarían ligados y los extremos se obtendrían con menos regularidad que uno en cada 16 o uno en cada 64 individuos de F_2 .

Estos factores que tienen valores iguales y acumulativos, son los denominados factores múltiples, y cuando su valor acumulativo es igual para cada una de las unidades, se denomina efecto aditivo o efecto de herencia aditiva. Nótese que pueden ocurrir en muy diferentes cromosomas o lugares de los cromosomas y ahí la diferencia entre factores múltiples y alelos múltiples.

Se ha observado cómo se recuperan los extremos en uno de cada 64 individuos cuando se trata de 3 pares de alelos; ya con 4 pares de alelos los extremos no ocurren sino en uno de cada 256 individuos de segunda generación de cruzamientos de extremos, y con 5 pares los extremos se recuperarían solo en uno de cada 1,024 individuos. Con diez pares los extremos ocurrirían 1 en cada 1.048.576 individuos.

Es obvio por lo tanto que para el estudio de los factores múltiples, no es práctico hacer énfasis en el reconocimiento de los individuos extremos para tratar de averiguar cuántos genes están involucrados en la determinación de un carácter. Es más fácil medir o cuantificar en números los valores fenotípicos de grupos de individuos. A este aspecto de la genética de poblaciones se le llama *genética cuantitativa*. Es la genética que trata

de las cantidades de leche que dá un grupo de vacas, los rendimientos de lana de una raza de ovejas, los aumentos de peso de los novillos de una hacienda o hijos de un padre. En suma, la herencia de los caracteres de mayor importancia económica para la explotación pecuaria.

Variación continua y discontinua

El criador de ganado es un observador por excelencia de las diferencias que existen entre los animales con que trabaja. Las diferencias radicales que existen entre ellos son las de color, presencia o ausencia de cuernos, presencia o ausencia de defectos. Es decir, es observador de diferencias fácilmente clasificables en clases o cualidades, pero también es observador de variaciones o diferencias que no son de fácil clasificación en tipos sino que se miden en expresiones métricas. Todo ganadero puede distinguir la diferencia entre una oveja Southdown que es considerada pequeña y una Lincoln que es grande, o entre una vaca que da mucha leche y otra que da poca. Sin embargo la imprecisión de los calificativos grande, chico, poco o mucho son imprácticos y el ganadero agudiza más sus observaciones pesando los animales o midiendo su producción. En una ganadería primitiva, al comprar una vaca lechera el ganadero prefiere ir a medir la cantidad que produce el animal en vez de conformarse con que le digan que da mucha leche o poca, pero la variación que existe en estos caracteres métricos es tan grande que se puede decir que es continua de un extremo a otro, sin poder determinar con precisión a qué punto de la variación pertenece cada individuo. Se trata en estos caracteres cuantitativos o métricos de variación continua, en vez de la variación discontinua o cualitativa con la que se inició la genética en tiempo de Mendel.

Para medir la variación que existe en grupos de individuos, es usual utilizar cuadros de frecuencia o de clasificación. En el caso anterior de colores del trigo determinados por dos pares de alelos o cuatro genes aditivos, la clasificación por frecuencias sería así:

rojo muy oscuro	1	y con cuatro pares de
rojo oscuro	4	genes la clasificación se-
rojo mediano	6	ría así:
rojo claro	4	1, 6, 15, 20, 15, 6, 1
blanco	1	

En este caso y desde luego en otros más complicados, la variación se puede expresar por medio de frecuencia de las dos variables que se están observando, o sean tendencia del color y número de individuos dentro de cada clasificación. Por ejemplo, en la variación obtenida en un carácter aditivo determinado por seis pares de genes, esta variación se expresa mejor en forma de una curva que toca las frecuencias y las clasificaciones de los individuos, que tendrán que ser por lo menos 4,096 para esperar los dos extremos posibles.

Es obvio que aún sin contar con 4,096 individuos, y por lo tanto sin contar con los extremos, se puede construir una curva de distribución que dé buena idea de la variación con que está tratando. También se puede construir curvas sin necesidad de dar una clasificación exacta a cada uno de los individuos, sino simplemente formando grupos de medidas y clasificando a cada individuo dentro del grupo en que caiga. Así, en producción de leche de un establo de 1,000 vacas, cada una de ellas puede tener una producción anual diferente. Los extremos pueden ir desde 2,000 kgs. anuales hasta 8,000. En vez de hacer clases para cada kilo-

gramo de variación, se puede hacer clases para cada 100 kgs. de variación y contar las vacas que caigan entre 2,000 y 2,100 kgs., entre 2,100 y 2,200 etc. etc., hasta llegar a 7,900 y 8,000. La mayoría de las vacas estarán distribuidas en la clase más cercana al promedio o sea la *mediana*, que puede ser entre 4,900 y 5,000 kgs. A esta curva de distribución de los individuos de una población, con mayor acumulación de ellos alrededor del promedio e iguales disminuciones graduales hacia los extremos, se le denomina *curva normal* de distribución (Figura 24).

Sus conexiones con la genética y los estudios de la variación son evidentes si se piensa en la forma que tomará en casos en que en vez de genética aditiva, se trate de la presencia de varios dominantes o factores epistáticos. Se puede recordar el caso de proporciones de distribución de fenotipos cuando hay dos caracteres dominantes y dos recesivos, o sea el clásico 9:3:3:1 o el caso de doble epistasis dominante con frecuencias de 1:15. En éstos las curvas de distribución tendrán la mayor frecuencia cargada a uno y otro extremo, en vez de estar en el centro.

Por lo tanto se puede concluir que del estudio de las curvas de distribución o variación, es posible obtener alguna información sobre las peculiaridades hereditarias del carácter bajo estudio, aún sin clasificar los individuos en clases exclusivas, o respetando la tendencia natural de la variación continua.

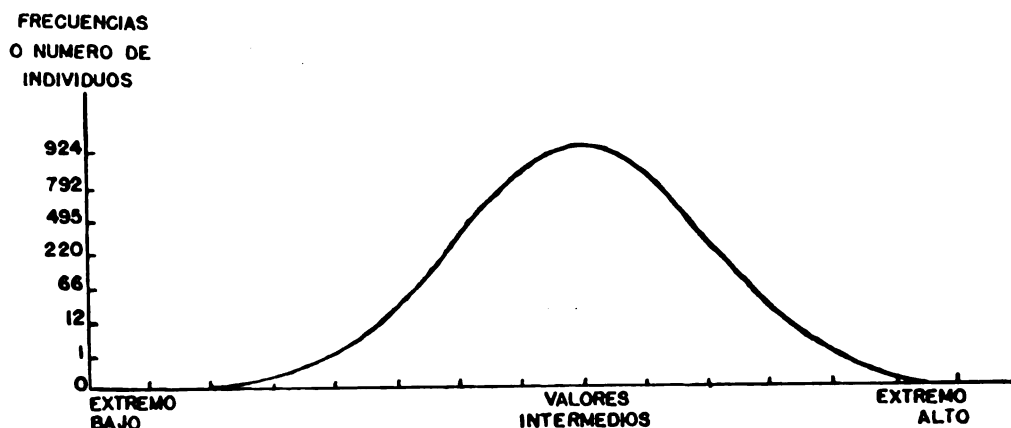


Fig. 24. La curva normal de distribución. Los individuos con características extremas (medidas altas o bajas) son más escasos que los individuos con características intermedias.

Probabilidad

Se incluyen bajo probabilidad algunos estudios matemáticos que se relacionan con las leyes de los acontecimientos regidos por el azar. En la genética gran parte de la transmisión de caracteres de una generación a otra está regida por el azar. La segregación de los genes durante la meiosis obedece las mismas leyes de probabilidad que rigen la ocurrencia de combinaciones en los números de dos o más dados o cartas de baraja, y las mismas leyes operan en la reunión de los gametos para formar el cigoto.

Las leyes de probabilidad tienen valor de predicción sobre los acontecimientos regidos por el azar, pero es peculiaridad de estos acontecimientos salirse de las predicciones exactas. Cuando se habla de una proporción de 3 a 1 en una segunda generación de cruzamiento de dominantes con recesivos, no se espera que cada vez que se tenga cuatro crías, tres serán del fenotipo dominante y una del recesivo. Ocurrirán muchos casos en que las cuatro crías muestren el dominante y alguna rarísima ocasión en que una muestra de cuatro todos sean recesivos. Aquí empieza a verse ya el concepto de probabilidad, es decir, la probabilidad de que en una muestra de cuatro crías del cruzamiento anterior todas sean del fenotipo recesivo será mucho menor que la probabilidad de las otras posibles combinaciones de dominantes y recesivos.

La ley de sucesos coincidentes dice que la probabilidad de que varios eventos independientes ocurran al mismo tiempo es el producto de las probabilidades de que cada uno de ellos ocurra independientemente. Al tirar dos monedas al aire, cada una tiene una probabilidad de ($\frac{1}{2}$) de caer cara o cruz. La probabilidad de que las dos caigan en cara, o en cruz es simplemente $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Si se tratara de tres monedas las probabilidades de que las tres cayeran en cruz sería $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$, y así sucesivamente. Por ejemplo, la probabilidad de que una vaca con seis crías produzca seis hembras, se obtiene multiplicando por $\frac{1}{2}$ seis veces, o sea $1/64$. En 64 casos de vacas con seis crías se podría esperar una con solo hembras.

1. Influencia de un evento sobre los eventos subsecuentes. Otra ley importante de la probabilidad es que los eventos que ya han sucedido no tienen influencia sobre los que pueden venir. De tal manera que cuando un matrimonio ha tenido cinco hijos varones, estos sucesos ya ocurridos no tienen ninguna influencia sobre las probabilidades de $\frac{1}{2}$ de que su próximo hijo sea varón o niña. Los eventos genéticos que determinan las probabilidades de que en cada nueva fecundación ocurra una combinación XX o XY es completamente independiente cada vez que entra en juego el azar de esta ocurrencia.

Puede pensarse que hay excepciones cuando dos sucesos consecutivos no son absolutamente independientes. Por ejemplo, las probabilidades de que salga un As al sacar una carta al azar de una baraja, son distintas en un primero y un segundo intento si no se repone la carta extraída antes de sacar la segunda, pero en la fertilización, el número de espermatozoides es tan grande que si en un animal múltiparo como la perra se fecundan sucesivamente 12 óvulos, en el último de ellos hay todavía la mitad de probabilidades de que le toque X o Y, aunque se hayan usado sólo X o sólo Y en las primeras once fecundaciones.

La obtención de probabilidades de dos eventos independientes se logra con mayor facilidad mediante métodos algebraicos que multiplicando las dos probabilidades. El método usual es el de la expansión del binomio. Esto es $(a + b)^n$, en que "a" representa la probabilidad de un evento y "b" la probabilidad del otro y "n" el número de veces que se espera repetir el evento combinado. Así en el caso de una vaca con seis crías si se quiere averiguar qué probabilidades hay de que todas las crías sean hembras, ésta será de $(a = \text{macho} + b = \text{hembra})^6 = a^6 + 6a^5 b + 15a^4 b^2 + 20a^3 b^3 + 15a^2 b^4 + 6a b^5 + b^6$. Se ve que el total de veces que se requiere para que se repitan todas las combinaciones es de 64, y que el caso de seis hembras consecutivas o sea b^6 ocurre una sola vez en las 64. Por otra parte, casos de tres hembras y tres machos $a^3 b^3$ ocurren en 20 veces de las 64. Puede notarse tam-

bién que los números 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1, forman una curva normal.

2. Desviaciones sobre las predicciones teóricas. En un cruzamiento genético las proporciones esperadas de acuerdo con la teoría propuesta no siempre ocurren. Es decir, suceden desviaciones debidas al juego del azar que pueden dar resultados ligeramente diferentes de los esperados, sin que por eso se invaliden las teorías, pero es obvio que se necesita alguna base para decir cuándo son excesivas dichas desviaciones y cuándo no lo son.

Un método sencillo de valorar la magnitud de las desviaciones es mediante el cálculo del llamado Error Estandar. Este se obtiene por

la fórmula $ES = \sqrt{\frac{p \times q}{n}}$, es decir, multiplicando los dos números esperados, dividiendo por el total y extrayendo la raíz cuadrada. Por ejemplo, en un cruzamiento de animales heterocigotos para la presencia de cuernos. Si se trata de cuatro hatos con un total de cien becerros nacidos, se esperaría que 25 de ellos tuvieran cuernos y 75 no. El Error Estandar de esta predicción sería de $= \sqrt{\frac{25 \times 75}{100}} = 4.3$.

Supóngase que tiene los animales para probar esta teoría, y la prueba con dos grupos, unos heterocigotos de origen Angus X Zebú y otro de origen Angus X Hereford. En los primeros obtendrá 65 becerros sin cuernos por 35 con cuernos, en los segundos, 71 becerros sin cuernos por 29 con cuernos. En ninguno de los dos casos obtendrá exactamente el número esperado de acuerdo con la teoría de la dominancia de la ausencia de cuernos, pero ambas desviaciones pueden ser el resultado al azar. Sin embargo, si se establece una comparación de la magnitud de estas desviaciones con relación al Error Estandar, se puede tomar una decisión sobre la validez o invalidez de la teoría de la dominancia en ambos casos. Es decir, la magnitud de la desviación se puede medir comparándola con el Error Estandar, o sea

$\frac{10}{4.3} = 2.3$ para el primer caso y $\frac{4}{4.3} = .93$.

Aquí se tiene una base para comparar la magnitud de las desviaciones, determinando las veces que es mayor la desviación obtenida que el Error Estandar. Se considera generalmente que una desviación igual o mayor de dos veces el Error Estandar, es significativa, mientras que una desviación menor de dos veces el Error Estandar puede considerarse como debida al azar. Estos niveles de significancia pueden ser distintos según el grado de confianza que se desee tener sobre los resultados. Como se puede ver en el Cuadro No. 32, una desviación de dos veces el Error Estandar corresponde a una probabilidad de alrededor de 20:1 de que dicha desviación se deba al azar, y una desviación de 2.6 veces el Error Estandar corresponde a una probabilidad de alrededor de 100:1 de que esta desviación se deba al azar. Por lo tanto, mientras mayor es la desviación con respecto al Error Estandar mayor es la improbabilidad de que el azar de muestreo sea el responsable de los resultados obtenidos. En el caso de los heterocigotos Angus Zebú el valor de 2.3 bien puede considerarse como demasiado grande para atribuirlo al azar y se puede sospechar que los heterocigotos Angus X Zebú no heredan la presencia de cuernos en forma idéntica que los heterocigotos Angus X Hereford. En vista de estos hechos se podría probar la validez de alguna teoría que modificara las proporciones esperadas de 3:1 o si se considera que no es suficiente la evidencia para descartar la teoría del dominante simple, repetir la prueba una vez más.

3. La prueba de X^2 (chi-cuadrada). Otro método valioso para determinar la magnitud de los desvíos observados es la prueba llamada de X^2 . Esta se obtiene sumando las desviaciones elevadas al cuadrado y divididas por los números esperados, o sea

$$\left(\frac{d^2}{e}\right) = X^2,$$

y para los dos casos hipotéticos anteriores este valor se calcularía según el Cuadro No. 30.

Al comparar estos valores de X^2 con los valores de probabilidades del Cuadro No. 33, se encontrará confirmación de lo que se había descubierto mediante las comparaciones

CUADRO No. 30

Cálculo de X^2 para dos casos hipotéticos de aparición de cuernos y ausencia de ellos en cien becerros.

F _i Zebú X Angus	Frecuencia observada	Frecuencia esperada	Desviaciones al cuadrado	d ² e
sin cuernos	65	75	100	1.3
con cuernos	35	25	100	4.0
				$X^2 = 5.3$
Hereford X Angus				
sin cuernos	71	75	16	.21
con cuernos	29	25	16	.64
				$X^2 = .85$

con el Error Estandard. El valor de $X^2 = 5.3$ está entre los niveles de 5 y 1 por ciento de probabilidad y por lo tanto, improbable que sea atribuible al azar, mientras que el valor del $X^2 = .85$ está entre 50 y 30 por ciento de probabilidades de que es atribuible al azar.

En el Cuadro No. 33 aparecen diferentes valores horizontales para distintos grados de libertad. En el caso anterior se está usando un grado de libertad, este es el número de clases posibles, menos uno, o sea cuernos o su ausencia igual a dos posibilidades, menos 1 = 1. En el caso de una prueba de dihíbridos con cuatro clases esperadas, los grados de libertad serían 4 - 1 = 3. Este número de grados de libertad representa el número de comparaciones independientes que se pueden hacer. Hay explicaciones matemáticas complicadas sobre el valor de usar n-1, en vez de n. Para este caso baste comparar la situación con la que existe cuando se califica un lote de cuatro cabezas de ganado. Habiendo llegado a una decisión sobre cuál es la colocación de tres animales, el cuarto no presenta ninguna alternativa, tiene que ocupar el único puesto restante, o sea que para colocar cuatro animales hay tres decisiones que son independientes, la cuarta no lo es. Si se trata de cinco o seis animales, las decisiones independientes siguen siendo n-1.

4. La Desviación Estandard y la variancia. Los casos de probabilidad aplicados en los ejemplos anteriores son del tipo simplista de herencia mendeliana con clasifica-

ción cualitativa, pero en la genética cuantitativa las desviaciones sobre lo esperado no se pueden medir en números absolutos. En muchos casos lo esperado es una serie variable con ciertas características. Para dichos fines es necesario poseer una medida de variación o dispersión sobre la media. En los pesos de becerros de un año, lo que distingue a un grupo de Jerseys, por ejemplo, de otro Charollais, no es el número de individuos que caen en dos o tres clasificaciones de peso, sino el promedio y la dispersión de los números alrededor de este promedio. Para diferenciar los dos grupos no hay posibilidad de aplicar una prueba de X^2 . La medición de la variación continua cuantitativa y las diferencias entre poblaciones constituyen un complicado y amplio tema de la biometría. Aquí solo se presentará la más elemental y fundamental de estas medidas que es la de la Desviación Estandard.

Se puede definir como la raíz cuadrada de las desviaciones de la media elevadas al cuadrado y divididas por el número de observaciones menos uno, o sea

$$\text{Desviación Estandard} = \sqrt{\frac{\sum \frac{d^2}{n-1}}$$

Puesto que es una medida de dispersión sobre la media, las unidades de desviación son las mismas que las unidades en que está expresada la media. Su utilidad en genética resalta, si se comprende que es también una medida de variabilidad. Para caracteres cuantitativos de origen genético es de esperarse

CUADRO No. 31

Cálculo de Desviación Estandard en dos series de datos sobre pesos al destete de novillos de razas de carne, hijos de dos toros diferentes.

Hijos del toro I Kgs.	Desviaciones de la media	Desviaciones elevadas al cuadrado	Hijos del toro II Kgs.	Desviaciones de la media	Desviaciones elevadas al cuadrado
200	02	4	201	00	0
144	-55	3,025	199	-1	1
194	-5	25	174	-26	676
194	-5	25	171	-29	841
219	+20	400	190	-10	100
196	-3	9	169	-31	961
255	+56	3,136	170	-30	900
183	-16	256	173	-27	729
205	+6	36	214	+14	196
224	+25	625	212	+12	144
234	+35	1,225	228	+28	784
212	+13	169	240	+40	1,600
193	-6	36	204	+4	16
118	-81	6,561	214	+14	196
196	-3	9	233	+33	1,089
176	-23	529	227	+27	729
256	+57	3,249	191	-9	81
183	-16	256	190	-10	100
212	+13	169	185	-15	225
185	-14	196	216	+16	256
<u>Σ 3,980</u>	<u>00</u>	<u>19,940</u>	<u>Σ 4,000</u>	<u>00</u>	<u>9,534</u>

$$X = 199 \quad \sigma = \sqrt{\frac{19,940}{n-1}} = \sqrt{1,049} \\ \sigma = 32.4$$

$$X = 200 \quad \sigma = \sqrt{\frac{9,534}{n-1}} = \sqrt{502} \\ \sigma = 22.4$$

que una población homocigota o consanguínea sea mucho menos variable que una población no consanguínea. También como medida de dispersión alrededor de la media, la Desviación Estandard dá idea de la forma de la curva de distribución o lo condensado que están las observaciones alrededor de la media. Este punto está ilustrado en la Figura 25 en que aparecen dos tipos de curvas normales y sus correspondientes valores de Desviación Estandard.

La Desviación Estandard se puede usar para medir la uniformidad de las poblaciones, y en el caso de estudios genéticos, para dis-

tinguir si la uniformidad debida a origen genético se puede identificar por encima de la variación debida al ambiente. Para estas comparaciones se utiliza una forma más simple de la Desviación Estandard, que es el valor un paso antes de extraerle la raíz cuadrada. A este valor se le denomina "variancia" y más adelante se explicará nuevamente su uso en problemas genéticos.

Un análisis más extenso sobre cálculo de probabilidades y biometría no sería apropiado en este texto y por lo tanto, se sugiere la consulta de los libros citados en las referencias de este capítulo.

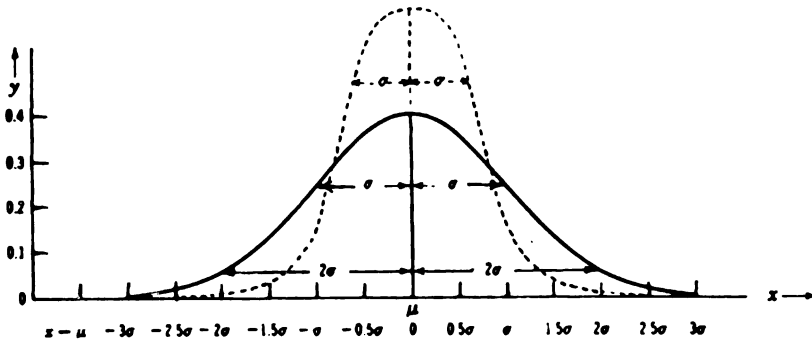


Fig. 25. La Desviación Estandar como medida de dispersión de la población alrededor de la media. La curva en línea de puntos representa una población más homogénea, con un valor de Desviación Estandar menor que el de la curva en línea sólida.

Finalmente el Cuadro No. 31 presenta un ejemplo del cálculo de la Desviación Estandar de los pesos al destete en dos grupos de novillos hijos de dos padres diferentes. Se ve que a pesar de que ambos grupos tienen una media similar, la uniformidad de los dos grupos es completamente diferente. Esta uniformidad o capacidad de la media para representar con mayor o menor fidelidad a los valores de la población, está reflejada en los valores de Desviación Estandar de cada grupo.

Frecuencia de genes

Se ha visto que la distribución de frecuencias de una característica, toma la forma de una curva normal, pero siempre que se trate de los descendientes de un cruzamiento del tipo de F_2 o sea segunda generación, después de un cruzamiento de tipos extremos. En realidad en la práctica estos cruzamientos no ocurren, es decir, las poblaciones deben de ser estudiadas tal como se encuentran sin poder hacer cruzamientos típicos de F_1 y F_2 . En el ejemplo del color en el trigo, aparece un individuo rojo extremo y un individuo blanco y 20 individuos con el color exactamente a la mitad de los extremos, solamente cuando la abundancia de los genes con las dos tendencias es igual: es decir, $R_1R_2R_3R_4$ son igualmente abundantes que $r_1r_2r_3r_4$, o sea que la frecuencia de los genes que determinan intensidad de color y los que

determinan ausencia de color es igual. Basta pensar que en una muestra dada de trigo se puedan haber seleccionado para siembra los granos más rojos para imaginarse que la población resultante de esa semilla ya no tendrá una distribución normal, pues habrá más gametos con R que con r. Es precisamente en conexión con los efectos de la selección sobre las poblaciones que conviene aclarar el principio de la frecuencia de genes y los métodos para estudiar estos principios y se empezará por un ejemplo sencillo.

En el ganado bovino de la raza Aberdeen Angus, aparecen ocasionalmente individuos rojos, que son Aberdeen Angus en todos sus genes menos un par. El color rojo es recesivo al negro. Al preguntar a un estudiante de genética que acaba de aprender sobre las leyes de la dominancia y la recesividad cual será la frecuencia de animales rojos entre los becerros nacidos en un hato Angus, su primer impulso es decir uno de cada tres, recordando la proporción de tres negros por uno rojo del F_2 , pero si medita un poco debe de pensar que en primer lugar los becerros que nacen en un período dado en un hato no son todos F_2 sino que representan las recombinaciones posibles de los gametos producidos por todas las vacas y por los toros que se están usando. Es decir, se está tratando con una población y no con un cruzamiento planeado. Además si tiene algo de experiencia con ganado Angus, pronto se dará cuenta que los individuos rojos ocurren con mucho menos

CUADRO No. 32
Magnitud de las desviaciones con relación al Error Estandard

Desviación error	Porcentaje de casos con una desviación de esta magnitud	Probabilidades en contra de la ocurrencia de una desviación de esta magnitud
0.6745	50.00	1.00:1
1.0	31.73	2.15:1
1.3	19.36	4.17:1
1.6	10.96	8.12:1
1.8	7.19	12.92:1
2.0 (signif.)	4.55	20.98:1
2.2	2.78	34.96:1
2.4	1.64	60.00:1
2.6 (alt. signif.)	0.932	106.30:1
2.8	0.511	194.70:1
3.0	0.270	369.40:1
3.5	0.0465	2,149.00:1
4.0	0.00634	15,770.00:1
5.0	0.0000573	1,744,000.00:1
6.0	0.00000020	500,000,000.00:1

frecuencia que uno en cada cuatro nacimientos. En la formación de la raza Angus, las fuerzas de selección han operado en contra del gene que determina color rojo, y la frecuencia de éste se ha reducido. El problema es averiguar cuál es la frecuencia del gene n que produce color rojo, con relación al gene N que produce color negro. Puesto que los

genes siempre van en pares en los individuos (o en los genotipos) y en dosis sencillas en los gametos, y puesto que todos los individuos rojos (nn) son eliminados de las poblaciones Angus o no dejan cría, éstos solo pueden provenir del apareamiento de heterocigotos (Nn). Observaciones hechas en los registros de ganado Angus, indican que un individuo

CUADRO No. 33
Tabla de valores de Chi-cuadrada

Grados de libertad	Posibilidad de ocurrencia de un suceso debido al azar, expresado en porcentajes					
	50%	30%	20%	10%	5%	Significativo 1%
1	0.455	1.074	1.642	2.706	3.841	8.635
2	1.386	2.408	3.219	4.605	5.991	9.210
3	2.366	3.665	4.642	6.251	7.815	11.341
4	3.357	4.878	5.989	7.779	9.488	13.277
5	4.351	6.064	7.289	9.236	11.070	15.086
6	5.348	7.231	8.558	10.645	12.592	16.812
7	6.346	8.383	9.803	12.017	14.067	18.475
8	7.344	9.524	11.030	13.362	15.507	20.090
9	8.343	10.656	12.242	14.684	16.919	21.666

rojo aparece con una frecuencia de 1 en cada 200 nacimientos y puesto que este nn es el resultado de $Nn \times Nn$, o sea que el rojo nn representa n^2 , entonces la raíz cuadrada de 200 es la frecuencia del gene n (sencillo o gamético) en la población $\sqrt{200} = 14$. Esto quiere decir que uno de cada 14 genes en los gametos es portador de determinantes rojos.

Las frecuencias de genes siempre se expresan como proporciones de un gene con respecto a su alelo. En el ejemplo que ocupa el gene N determinante de color negro tiene una frecuencia de 13 en 14, o sea de 92.8 en 100. Es común usar como fracciones de unidad las frecuencias de los dos alelos, es decir, ambos deben de sumar 1.00. La frecuencia del gene N es 0.93 y la del gene n es 0.07. Para confirmar la aparición del animal rojo una vez en cada 200 nacimientos no se tiene más que hacer el cuadro usual de combinación de gametos, pero ahora a cada gameto se le da una frecuencia multiplicativa, así: $N = 0.93$, $n = 0.07$.

	(N) .93	(n) .07
(N) .93	NN negro = 0.865	NN negro = 0.065
(n) .07	Nn negro = 0.065	nn rojo = 0.005

Puede interpretarse en el ejemplo adjunto que cinco individuos de cada 1000 serán rojos, que es lo mismo que uno en cada 200, la observación original de que se parte.

La Ley de Hardy-Weinberg

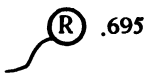
Para demostrar la aparición del Angus rojo en cada 200 nacimientos de becerros Angus, se ha utilizado un principio que se conoce en genética de poblaciones como la Ley

de Hardy-Weinberg. Es en realidad la ley en la cual se basa toda la genética de poblaciones, por lo cual conviene hacer incapié sobre ella. Lleva ese nombre porque fue descubierta independientemente por dos investigadores, un inglés de apellido Hardy y otro alemán de apellido Weinberg (Stern 1943). En realidad se trata de una sencilla generalización sobre principios que ya deben de ser conocidos al lector que se interese en la genética de poblaciones. Tales principios son que los genes dominantes no son más abundantes que los recesivos ni deben de aparecer los dominantes y recesivos en proporciones de 3:1, ni son los de genes dominantes *per se* más deseables que los portadores de recesivos. Lo que si ocurre en poblaciones que se reproducen libremente es que pueden existir en equilibrio cualquier proporción de caracteres dominantes y recesivos, y que en ausencia de fuerzas específicas que tengan tendencia a cambiar la frecuencia de los genes, las frecuencias de cada gene y su alelo tienen una tendencia a permanecer constantes. En el caso concreto anterior, mientras no se descubran métodos para eliminar de la cría a los heterocigotos portadores del gene que determina el color rojo en Angus, este seguirá apareciendo en una proporción de uno de cada 200 nacimientos.

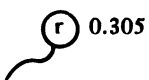
Esta ley dice que las frecuencias de los genotipos de una población es el resultado de las frecuencias de los genotipos en el conglomerado de genes que entran a formar todos los gametos disponibles para recombinaciones dentro de esa población. O en otras palabras, que la frecuencia de los genotipos en una población es el resultado directo de las frecuencias de los genes disponibles en dicha población.

En el ganado Shorthorn de EE. UU., Gran Bretaña y Canadá se encuentra que 8.6 por ciento de los animales registrados son blancos, 43.8 por ciento son rosillos y 47.6 por ciento son rojos. Si se asume que el rosillo es el heterocigoto simple entre rojo y blanco, se tiene que dichas proporciones o porcentajes representan frecuencias genotípicas de rr, Rr y RR, donde RR = rojo y rr = blanco. En esta situación en que los heterocigotos son distinguibles es fácil derivar la frecuen-



cia de cualquiera de los genes. Tome por ejemplo el gene R, y su frecuencia q en los gametos producidos por esta población. Cada genotipo RR producirá gametos iguales con una frecuencia de 0.476, pero en el conglomerado de genes también aparecerán frecuencias de R debidas a producción de gametos con R, originarios de los animales rosillos. Es decir, la mitad de los gametos producidos por animales rosillos $0.438/2 = 0.219$, serán R. Por lo tanto, la frecuencia gamética del gene R será $0.476 + 0.219 = 0.695$, y puesto que se trata de un solo locus que determina color, la frecuencia del otro gene o sea r, será: 0.219 (proveniente de la mitad de los heterocigotos) y 0.086 (proveniente de los blancos) o sea $0.219 + 0.086 = 0.305$. Las dos frecuencias $p + q$ deben de ser la unidad, o sea, la ocupación total de todos los locus para R y r en dicha población, $0.695 + 0.305 = 1.00$. Las proporciones de individuos obtenibles en una nueva generación de apareamiento al azar de los gametos disponibles será:



0.695



0.305

 0.695	RR rojo 0.483	Rr rosillo 0.212
 0.305	Rr rosillo 0.212	rr blanco 0.093

o sea 48.3 por ciento rojos, 42.4 por ciento rosillos y 9.3 por ciento blancos. La frecuencia observada de 43.8 por ciento rosillos, indica una desviación del apareamiento al azar de los gametos disponibles, o sea preferencia de los criadores para producir animales rosillos.

De la ley de Hardy-Weinberg se deduce que las proporciones de los genotipos obede-

cerán las razones mendelianas de 3:1, para el caso de dominancia o de 1:2:1 para ausencia de dominancia con los heterocigotos reconocibles, únicamente cuando las frecuencias de los genes sea de $q = 0.5$ y $p = 0.5$. Estas son las frecuencias gaméticas que proporcionan los cruzamientos de F_1 o de F_2 sin selección.

La fórmula general para encontrar frecuencias genotípicas a partir de frecuencias de genes no es sino la misma expansión del binomio $(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$. Conociendo el fenotipo de un recesivo y su frecuencia, esta representa q^2 , y el valor de la frecuencia de p se encuentra fácilmente, ya que $1 - p = q$. Por lo tanto, cuando un gene alcanza la frecuencia de 1.0, se dice que ha sido fijado en dicha población, y no hay posibilidades de recombinación en dicho locus a no ser que se introduzcan frecuencias menores de 1.0 de otras poblaciones.

La derivación de frecuencia de genes cuando se trata de alelos múltiples o de factores múltiples es más complicada (ver discusión de Falconer, 1960) pero el principio general es el mismo, y puesto que en este texto interesa desarrollar el criterio de lo que representa el concepto de frecuencia de genes y no las complicaciones matemáticas, los ejemplos anteriores son suficientes.

Las ideas sobre pureza de razas ante el concepto de frecuencia de genes

Después de los primeros descubrimientos sobre los mecanismos de la herencia, los propagandistas de las razas puras creyeron encontrar un fuerte argumento en su favor en la idea de la homocigosis. Se argumentaba que, debido a la pureza de dichas razas, muchos de los genes determinantes de caracteres deseables se encontraban puros en ellas y por ende eran superiores. En realidad homocigosis y pureza de raza son dos cosas muy diferentes. Las llamadas razas puras solo son puras para algunos cuantos genes distintivos, que determinan color o algunas otras marcas reconocibles. Y aún en estos casos, la pureza no es absoluta, como se ha visto en el nacimiento de becerros rojos en

el Angus o Holstein, lo que ocurre es que han logrado una frecuencia de genes muy elevada para algunos genes que les dan distinción y diferenciación visual a dichas razas.

Dentro del concepto de razas y sus registros, la palabra "puro" solo significa que por un número de generaciones determinado todos los ancestros de un individuo han sido considerados como pertenecientes a esa raza. La iniciación del registro de esos fundadores y el número de generaciones que deben de remontarse para considerar a un animal como puro, son reglas dictadas por grupos de individuos que han decidido llamar por un nombre a ciertos animales con ciertas características. Esas reglas y normas son decididas por individuos constituidos en una sociedad, pero no tienen ninguna relación con leyes genéticas sobre la herencia de los animales en cuestión.

Las razas establecidas pueden poseer un grado variable de homocigosis, por el hecho de poseer algunos caracteres distintivos hereditarios casi fijos o invariables dentro de la raza. Cierta homocigosis se ha producido también por el hecho de que descienden de núcleos pequeños que han vivido separados del resto de la especie por muchos años. Lush (1958) calcula que en un siglo una raza con cuatro a cinco años de intervalo entre generaciones habrá perdido por el solo hecho de conservar su "pureza" un 10 por ciento de heterocigosis, pero esto no es necesariamente lo deseable. En realidad, a través de este libro, se verá cómo la tendencia moderna en cría animal es la de descubrir cuáles son las combinaciones genéticas que dan mayor productividad a los animales, y esas combinaciones genéticas rara vez son las de pureza o fijación de genes, sino por el contrario, con frecuencia la productividad es el resultado de ciertas combinaciones específicas en las cuales la heterocigosis juega un papel importante. La misma selección de los animales más productivos tiene muchas veces efectos sobre la perpetuación de la heterocigosis o "impureza" genética de las poblaciones. Sin anticiparse demasiado sobre el tema, se pueden dar dos explicaciones sencillas sobre la improbabilidad de que las razas

posean exclusividad o pureza de los genes deseables.

Ya se ha visto el número tan elevado de combinaciones aditivas que se pueden obtener cuando la expresión de un carácter de importancia económica depende de varios genes. Si depende de seis pares de genes, habrá 4,096 clases diferentes de gametos o el mismo número de genotipos homocigotos para todos los genes determinantes del carácter en cuestión. Las estimaciones hechas hasta el momento indican que son mucho más de seis los pares de genes que determinan la mayoría de los caracteres cuantitativos. De modo que las probabilidades de que existan muchos individuos capaces de formar una raza con pureza de genes cuantitativos es sumamente remota.

Por otra parte, aún siendo homocigotos para algunos pares, la evidencia histórica de la formación de las razas indica que estas se originaron casi sin excepción después del cruzamiento de tipos opuestos que permitieron nuevas combinaciones genéticas. Algunas de estas nuevas combinaciones se produjeron precisamente rompiendo la pureza o fijación de genes de núcleos de población que habían permanecido aislados. El fenómeno de *variación transgresiva* da una explicación sencilla sobre la ventaja de cruzar tipos diferentes.

Supóngase que un grupo de animales tuviera algunas características deseables en estado fijo u homocigoto, así: AA BB CC dd ee y este grupo fuera superior a otro que tuviera fijeza de solo dos de los genes deseables, así: aa, bb, cc, DD, EE. Es fácil comprender cómo del cruzamiento de los dos grupos se podrían producir individuos con mayor posibilidad de expresión deseable del carácter si poseyeran genotipos AA, BB, CC, DD, EE. De tal manera que aún conservando el tabú de la pureza como característica deseable, se puede explicar cómo en la formación de las razas se sacaron ventajas de los cruzamientos iniciales, y no hay ninguna razón para creer que ya se han explorado todas las combinaciones genéticas deseables al hombre.

Además, hay evidencia de que como en el maíz, las combinaciones genéticas más pro-

ductivas son precisamente las de mayor contraste entre todos los pares de alelos, este "vigor híbrido" se produce por métodos muy diferentes a los de la reproducción de razas puras. Sin embargo, en ganadería las razas son de gran utilidad como punto de partida para estudiar nuevas combinaciones, ya que no es económico, debido al costo, mantener grandes poblaciones de animales que se reproducen lentamente o producir líneas o razas nuevas para recombinar experimentalmente, como se hace en el maíz.

El concepto de la variancia

La multiplicidad de genes que determinan la expresión de los caracteres de importancia económica en la producción animal sugiere estudiar la variación que ocurre en las poblaciones por lo que respecta a esos caracteres. El estudio de genética animal que se inició con el aislamiento de los caracteres mismos, ahora se transforma en un estudio no de clasificación sino de la variabilidad del carácter. Las observaciones empiezan por un estudio de la variabilidad fenotípica. A través de ciertas técnicas especiales se puede uno acercar a conocer la proporción relativa que tienen las fuerzas genéticas para originar esa variación, desde el principio se debe reconocer que hay otras fuerzas capaces de influenciarla y la más importante de las cuales es la fuerza ambiental.

La variancia no es sino una medida de variabilidad, que se debe de aprender a usar igual que se usa el metro, el kilogramo, el miligramo o la hectárea. Así como con experiencia es fácil concebir lo que representan 100 hectáreas para un agricultor o para el ganadero formarse una imagen mental de lo que es una vaca de 500 kgs., conviene familiarizarse con la variancia hasta formarse de ella y de su magnitud una imagen reconocible mentalmente.

Ya se ha indicado que la variancia está relacionada con la Desviación Estandard, puesto que ésta es su raíz cuadrada.

En el Cuadro No. 31 se presenta el cálculo de las Desviaciones Estandard de dos

grupos de novillos hijos de diferentes toros. Cuando se cuenta con una máquina calculadora es más sencillo obtener la Desviación Estandard (o la variancia) elevando al cuadrado los valores mismos en vez de las desviaciones de la media.

El Cuadro No. 34 muestra cómo se obtienen resultados idénticos elevando al cuadrado los valores de las observaciones mismas y haciendo una corrección para su origen o total al que pertenecen.

Las ventajas cuando se cuenta con una máquina calculadora capaz de acumular sumas de cuadrados, no son solo de tiempo sino que se cometen menos errores al reducir el número de operaciones.

En el Cuadro No. 34 se ve que la magnitud de la variancia es mucho mayor en los animales del grupo II que del I a pesar de poseer los dos lotes la misma media. Es obvio que si se reúnen todos los datos y se calcula una sola variancia (esta sería de 1,222,0), la contribución del segundo grupo a este nuevo número sería mucho mayor que la del primero. Así también por medio del *análisis de la variancia*, se pueden aislar las contribuciones que dan a una variancia total, los datos que han sido agrupados por su parentesco (hijos de un mismo padre, de una misma madre, o de una misma raza), y determinar como comparan en magnitud estas contribuciones genéticas a la variancia de una población. También se pueden someter grupos de igual origen genético a distintas influencias ambientales. Tal sería un estudio de varios grupos de hijos de un mismo padre sometidos a distintos tipos de alimentación, y resolver el problema de cuál de las dos influencias (la genética o la ambiental) contribuye mayormente a la variancia total. La medición de la interacción entre las dos fuerzas, o sea, la posibilidad de que los hijos de ciertos toros respondieran mejor a cierta alimentación que los hijos de otros, también se resuelve por estas mismas técnicas. El ambiente, desde luego, comprende no solo factores alimenticios, sino de temperatura, humedad, altura, y en general todo lo que puede modificar un fenotipo, que no sea fuerza genética o identificable con el genotipo del individuo.

CUADRO No. 34

Cálculo de variación en dos grupos de observaciones sobre pesos al destete de becerros hijos de dos toros. Datos en kilogramos.

Grupo I	Desviaciones de la media	Grupo II	Desviaciones de la media
250	+ 33	260	+ 43
245	+ 28	255	+ 38
240	+ 23	255	+ 38
230	+ 13	248	+ 31
220	+ 3	240	+ 23
220	+ 3	220	+ 3
205	- 12	211	- 6
190	- 27	184	- 33
190	- 27	170	- 47
180	- 37	127	- 90
<u>2,170</u>		<u>2,170</u>	

$$\text{Variación} = (33^2 + 28^2 + 23^2 + \dots 37^2) / n-1 = 5,560/9 = 617$$

$$\text{Variación} = (43^2 + 38^2 + 38^2 + \dots 90^2) / n-1 = 17,670/9 = 1,963.3$$

con máquina calculadora se obtiene el mismo valor más rápidamente:

$$\text{Variación} = (250^2 + 245^2 + \dots 180^2) = 476,450 \text{ menos corrección de origen,}$$

$$\text{Variación} = (260^2 + 255^2 \dots 127^2) = 488,560 \text{ menos corrección de origen,}$$

o sea:

o sea:

$$(2,170^2/10) = 470,890 \dots$$

$$(2,170^2/10) = 470,890 \dots$$

$$476,450$$

$$488,560$$

$$2 - 470,890$$

$$2 - 470,890$$

$$\sigma = 5,560/9 = 617$$

$$\sigma = 17,670/9 = 1,963.3$$

Variación fenotípica y variación genotípica

La variación total de una población está constituida por los componentes que contribuye cada miembro de la población, o sea la suma de las influencias genotípicas y ambientales (y las interacciones entre ambas) a través de los individuos. Conviene recapacitar un poco sobre los caminos por los cuales el individuo recibe estas influencias. En la Figura 26 se simboliza cómo el individuo recibe estas influencias genotípicas y ambientales para dar un fenotipo dado.

La observación está basada en los fenotipos de las crías F_{c_1} , F_{c_2} y F_{c_3} . Estos fenotipos son el resultado de la acción del ambiente A_2 sobre las genotipos de cada uno

de los individuos. Nótese que el fenotipo de estos tres individuos no tiene conexión directa con el fenotipo de sus padres F_p , F_m y F_{m_1} y que la conexión que tiene con sus progenitores, a través de su propio genotipo, G_{c_1} , G_{c_2} y G_{c_3} tiene que pasar forzosamente por una etapa de espermatozoides para la conexión con el padre G_p o a través de óvulos para la conexión con las madres, G_m y G_{m_1} . Este hecho es muy importante para determinar las probabilidades de que individuos con padres comunes se parezcan entre sí o no.

Si el ambiente A_2 ha sido exactamente el mismo bajo el cual se han desarrollado las tres crías del diagrama = F_{c_1} , F_{c_2} y F_{c_3} ,

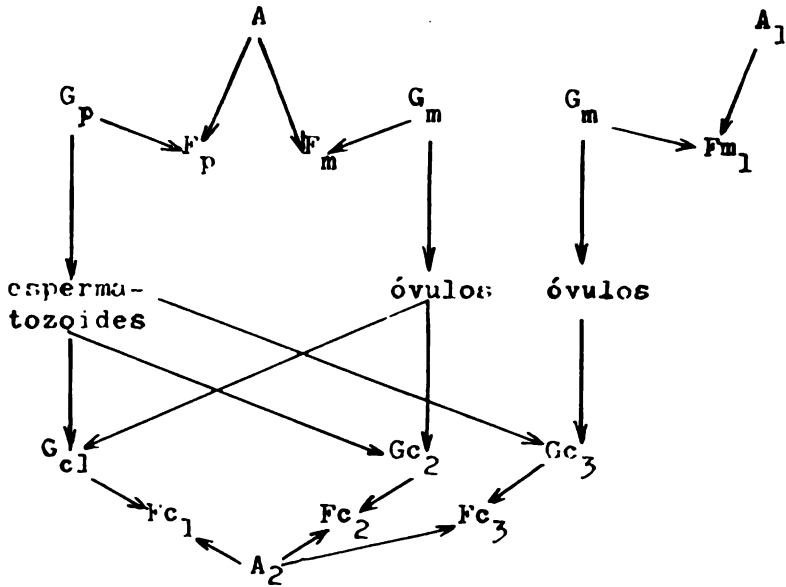


Fig. 26. Caminos genéticos que explican la semejanza fenotípica entre hermanos completos y medios hermanos. Ver el texto para una amplia explicación.

esta similitud de ambientes da razón para creer que esas crías van a tener semejanza fenotípica por razones que no son genéticas, o es decir, hay buena razón para creer que si existen diferencias entre esos individuos, éstas deben obedecer a razones genéticas. Más adelante se verá que es muy difícil considerar que el ambiente ha sido idéntico en sus efectos sobre diferentes individuos, pues éstos no solo tienen un ambiente general en que desarrollarse, sino un ambiente peculiar a su individualidad. Para visualizar esto basta pensar en dos medios hermanos paternos que han sido tratados exactamente igual, sin embargo tienen ambiente individual diferente en la naturaleza de sus madres, no solo en el útero, sino en la cantidad de leche que recibieron de esas madres. En este ejemplo el ambiente individual es sinónimo con el de efectos maternos.

En el diagrama anterior las crías F_{c1} y F_{c2} son hermanos completos y la cría F_{c3} es media hermana paterna con relación a las anteriores. Siguiendo los caminos genéticos que dan origen a estos tres genotipos,

se puede probar que hay más probabilidades de que se asemejen los hermanos completos que los hermanos paternos. Al pasar por la etapa de espermatozoides y óvulos, cada genotipo ha recibido una muestra por mitad de la variancia genética de los padres. Los hermanos completos poseen cada uno una muestra por mitad de la variancia genética de cada uno de sus padres, o sea, un cuarto de la variancia genética de origen paterno y un cuarto de la de origen materno. Los hermanos paternos, no poseen sino un cuarto de probabilidades de parecerse entre sí (por razones genéticas). El otro cuarto de esas probabilidades de semejanza de origen paterno, no lo poseen porque el padre solo transmite la mitad de su dotación genética a cualquier espermatozoide. Los otros dos cuartos, son los de la mitad genética de origen materno. Los medios hermanos, no poseen ninguna probabilidad de parecerse por ese lado, puesto que son hijos de diferentes madres. (En un sentido estricto, hay una condición bajo la cual podrían recibir dotación genética similar, aún de diferentes madres, si estas últimas son consanguíneas o emparentadas. Más adelante se verá cómo la consanguinidad

puede modificar la independencia de los caminos genéticos trazados en el diagrama anterior).

Puesto que la variancia se mide no en individuos aislados, sino en grupos de éstos (muestras de una población), si se poseen grupos de individuos con dotaciones genéticas similares, porque sean hijos de un mismo padre por ejemplo, estos grupos con un origen paterno común, estudiados bajo un mismo ambiente, (hasta donde es posible uniformar este ambiente) darán buena base para determinar las contribuciones que da el genotipo a la variancia total. Es decir, ayudarán a dividir la variancia total en sus diferentes componentes: los genéticos y ambientales; se medirá la proporción relativa en que estos dos agentes operan para ocasionar la variancia total o variabilidad de una población. La subdivisión de los componentes de la variancia fenotípica permite además desarrollar y determinar el concepto de los llamados índices de herencia.

El concepto de índices de herencia

La importancia de este concepto en la cría animal, es fundamental. La magnitud de estos índices sirve de guía para encontrar los sistemas de cría más adecuados para mejorar la productividad de cada carácter. También son indispensables para estimar el verdadero valor genético de los animales seleccionados.

Para el criador y estudiante de genética es más importante tener un concepto claro del significado, antes que adquirir habilidad en el cálculo de dicho índice. Por lo tanto en este análisis se hará incapié en el concepto abstracto y se usarán los ejemplos de cálculo solamente para ilustrar el concepto.

1. **Definición.** El índice de herencia se puede definir como la proporción que existe entre la variancia de origen genético y la variancia fenotípica total y se conoce por el símbolo h^2 :

$$h^2 = \frac{\text{variancia genética}}{\text{variancia fenotípica total}} = \frac{V_G}{V_F}$$

Este es el denominado concepto amplio de índices de herencia, y se conoce por ese nombre debido a que bajo variancia genética se incluyen muchos tipos de herencia: aditiva, epistática, de super dominancia o de otras interacciones genéticas. Asimismo, la variancia fenotípica incluye no solo las contribuciones genéticas anteriores, sino las ambientales y las interacciones del ambiente por el genotipo.

Hay amplia evidencia de que para el progreso de la selección lo que más interesa son las contribuciones genéticas de orden aditivo; estas son las que operan en una forma directa y previsible a la variancia genética. Por lo tanto, se ha evolucionado un concepto modificado de los índices de herencia a una forma restringida de la genética aditiva. Este es el llamado *sentido estrecho* de los índices de herencia, y se puede expresar así:

$$h^2 = \frac{\text{variancia genética aditiva}}{\text{variancia fenotípica total}} = \frac{V_{G_a}}{V_A + V_{G_a}}$$

(variancia aditiva + variancia ambiental)

Si bien el sentido estrecho es el concepto más útil y fácil de determinar, se debe de recordar siempre que pueden existir ocasiones en que las porciones no aditivas (epistasias) u otras interacciones causen error sobre los índices de herencia calculados en el sentido estrecho.

Una explicación sobre el origen del símbolo h^2 , puede ayudar mejor a la comprensión del concepto. Nótese que es un símbolo elevado al cuadrado, por lo tanto, la primera pregunta debe de ser sobre lo que representa "h" simple. Esta es la correlación existente entre el genotipo y el fenotipo. La Figura 27 ayuda a colocar mentalmente el significado de esta correlación, en el caso de medios hermanos paternos. Por lo tanto si se desea pensar en términos de correlación en vez de variancia, se puede imaginar que la correlación entre genotipos y fenotipos es variable si es que el ambiente contribuye fuertemente a determinar fenotipos o no. Si el factor ambiental es pequeño, el valor de la correlación entre genotipo y fenotipo será

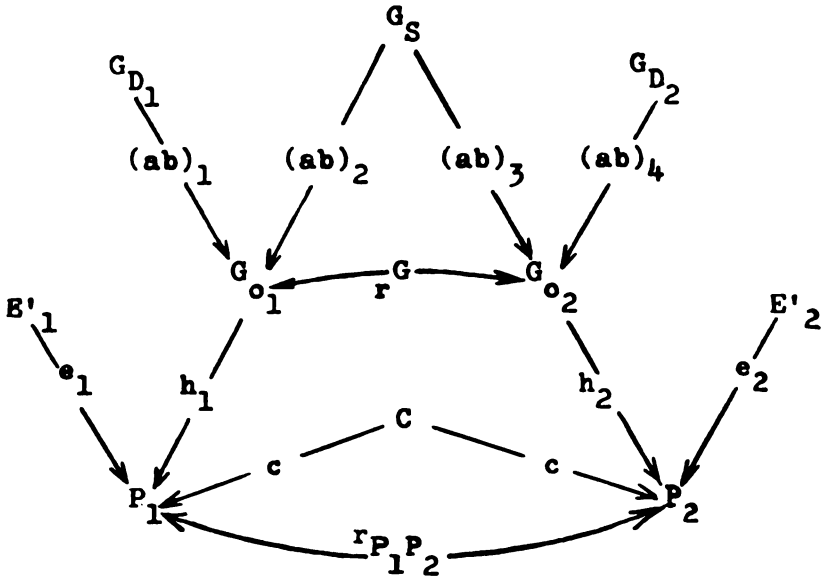


Fig. 27. Correlaciones fenotípicas y genotípicas entre medios hermanos paternos P_1 y P_2 . Estos dos individuos tienen una correlación fenotípica $= r_{P_1 P_2}$, que es el resultado de cierto ambiente común a ellos dos (C) y del ambiente general (E'_1 y E'_2) que afecta independientemente a cada uno de ellos. Las influencias genotípicas sobre la correlación entre los dos medios hermanos se remontan a la liga que existe entre sus dos genotipos con el genotipo del padre G_S , pero reciben la dotación genotípica paterna por dos caminos independientes $= ab_1$ y ab_2 . La similitud genotípica entre ellos, o sea, la magnitud de la correlación r_G , será mayor si el padre G_S es consanguíneo, o si las madres G_{D_1} y G_{D_2} están emparentadas entre sí. Los caminos h_1 y h_2 representan correlaciones entre el genotipo y el fenotipo de cada uno de los medios hermanos. Los índices de herencia son reflejo de esta última correlación.

mayor y por ende el índice de herencia, puesto que h^2 es dicha correlación elevada al cuadrado.

2. Cruzamientos planificados para obtener índices de herencia. En general los índices de herencia para diferentes caracteres en los animales domésticos han sido obtenidos de datos de cría recopilados para propósitos ajenos a dichos cálculos. Esto se debe a la lentitud de reproducción de la mayoría de las especies y al pequeño número de animales que se pueden mantener en un ambiente. En ganado bovino es prácticamente imposible estudiar grupos de hermanos completos o de hermanos por parte de madre, pero este tipo de grupos genéticos sí se pueden obtener con relativa facilidad en aves de corral, por lo tanto, se puede encontrar la derivación teórica de índices de herencia en

grupos genéticos de gallinas obtenidas según el plan de cruzamientos de la Figura 28.

Según ese plan se cuenta con grupos de hermanos completos, grupos de medios hermanos por parte de madre y grupos de medios hermanos por parte de padre. En tales circunstancias, teniendo medidas de cada uno de los individuos (para producción de huevos, tamaño de éstos, fertilidad, edad de la primera postura u otras) se pueden calcular los índices de herencia para esos caracteres mediante la partición de la variancia total según el esquema del Cuadro No. 35.

La lógica del plan se puede aplicar a otros tipos de datos de cría, siempre que se puedan formar grupos (o clases) con algún progenitor en común y que todos los grupos hayan sido sometidos a los mismos ambientes. El método se denomina de correlaciones "intra-

CUADRO No. 35

Partición de la variancia en un experimento que comprende medidas tomadas sobre hermanos completos, y dos tipos de medios hermanos, paternos y maternos. (Ver Figura 28 para la organización de los datos, y Figura 26 para el origen de la teoría).

Fuente de variancia	Grados de libertad	Componentes de la variancia	Interpretación en términos de herencia
TOTAL	$(3 \times 4 \times 5) - 1 = 59$		$h^2 + e^2 = 1$
Entre padres	$3 - 1 = 2$	$Q + 5D + 4.5S$	$S = h^2/4$
Dentro de padres:			
Entre madres (mismo padre)	$3(4 - 1) = 9$	$Q + 5D$	$D = h^2/4$
Entre hermanos completos	$3.4(5 - 1) = 48$	Q	$Q = h^2/2 + e^2$
3 = Número de padres		$Q =$ Componente ambiental de la variancia + la mitad del componente genético (variancia dentro de hermanos completos).	
4 = Número madres por cada padre		$D =$ Componente de la variancia entre medios hermanos maternos.	
5 = Número de crías por cada madre		$S =$ Componente de la variancia entre medios hermanos paternos.	

La variancia total es $h^2 + e^2$. La porción hereditaria de este total está comprendida por h^2 . Con los datos disponibles se pueden idear tres fórmulas para obtener h^2 , mediante el aislamiento de los componentes Q, D y S.

- a) Estimación de h^2 basada en la información sobre variancia entre madres

$$= \frac{4D}{Q + D + S}$$
- b) Estimación de h^2 basada en la información sobre variancia entre padres

$$= \frac{4S}{Q + D + S}$$
- c) Estimación de h^2 basada en información combinada de variancia entre padres y madres

$$= \frac{2(D + S)}{Q + D + S}$$

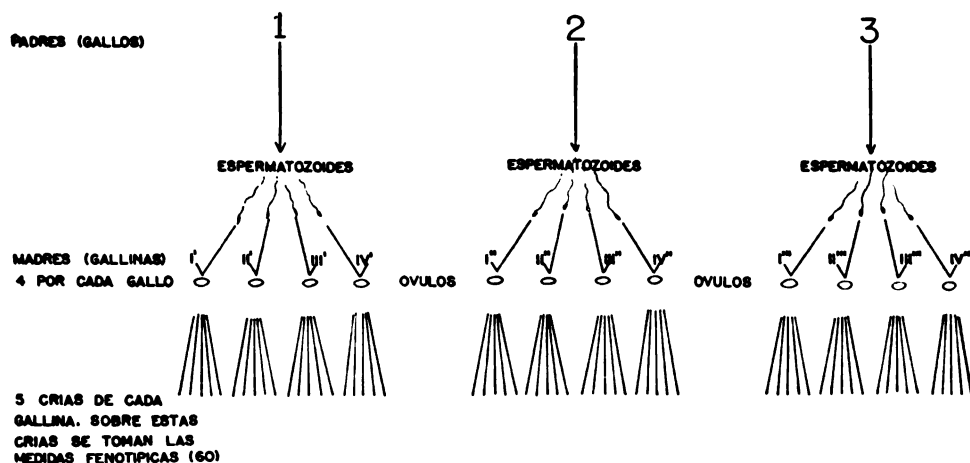


Fig. 28. Organización de un experimento para determinar índices de herencia en aves de corral. Hay tres grupos según su origen paterno. Dentro de cada uno de estos grupos hay cuatro sub-grupos correspondientes a cuatro gallinas por gallo. Finalmente hay 60 individuos sobre los cuales se efectúan las observaciones fenotípicas. La variancia entre hermanos completos está constituida por las diferencias que hay entre cada una de las cinco crías y es reflejo de la mitad de las fuerzas hereditarias más el total de las fuerzas ambientales. Solo en el caso de gemelos idénticos se obtendría el aislamiento absoluto de las fuerzas ambientales. (Ver texto y Cuadro No. 35).

clase" para grupos de medios hermanos, tomando en cuenta que las variancias genéticas representan en realidad correlaciones.

En bovinos es imposible estudiar el comportamiento simultáneo de hermanos completos, pero sí es perfectamente factible estudiar en un momento dado una gran variedad de medidas fenotípicas sobre grupos de medios hermanos de origen paterno.

Un ejemplo de esta clase de investigaciones está en un trabajo hecho en Louisiana (Seath, 1947) en que se midió la tolerancia al calor de grupos de vacas hijas de un mismo toro y dentro de una misma raza y en un mismo estable. El cálculo completo de dichos datos aparece en el Cuadro No. 36.

Algunos lectores con poca experiencia en el concepto de variancia y en análisis estadísticos pueden encontrar difícil la comprensión de los análisis necesarios para obtener índices de herencia, pero antes de que desistan en su intención de comprender este concepto se sugiere que lean la siguiente sección en que se explica con un método aproximado pero sencillo, cómo obtener índices de heren-

cia sin más cálculos aritméticos que los de sumar, restar y dividir.

3. Índices de herencia obtenibles sin análisis estadístico. Uno de los investigadores que más ha trabajado sobre la aplicación práctica de los conceptos de la genética de poblaciones ha sido J. L. Lush, maestro de varias generaciones de genetistas en Industria Animal de la Universidad del Estado de Iowa. Un ejemplo clásico de este investigador ilustra en forma muy clara el concepto de índices de herencia. Este ejemplo se refiere a la herencia de la productividad de leche (Lush, 1940). Se utilizaron los datos de producción de 676 pares de madres e hijas. La producción estaba expresada en términos de libras de grasa butirométrica total producida en una lactancia, todas igualadas a una base uniforme de equivalentes adultos. Es decir, las lactancias de primer parto, segundo o subsecuentes partos eran multiplicados por factores de ajuste que las colocaban en una situación comparativa. Con base en la primera lactancia las vacas con mayor producción fueron seleccionadas para formar un

CUADRO No. 36

Cálculo de índice de herencia para tolerancia al calor en vacas Holstein y Jersey, en Louisiana, E.U.A. Datos sobre temperatura rectal observada en ocho días muy calurosos (Según Seath, 1947).

Fuente de variancia	Grados de libertad	Variancia	Composición de la variancia
Entre padres dentro de un mismo hato y raza	10	2.296	$Q + 8D + 28.32S$
Entre vacas hijas de un mismo toro y dentro del mismo hato y raza	38	1.43	$Q + 8D$
Entre lecturas dentro de una misma vaca	364	0.688	Q

Q = Componente ambiental, sería cero si las lecturas fueran idénticas siempre en la misma vaca.

8 = Número de lecturas para cada vaca; 28.32 = Número de lecturas dentro de cada grupo paterno.

D = Variancia entre vacas hijas de un mismo toro y de una misma raza y hato =

$$\frac{(Q + 8D) - Q}{8} = \frac{1.43 - 0.688}{8} = 0.0927$$

S = Variancia entre padres dentro de una misma raza y hato =

$$\frac{(Q + 8D + 28.32 S) - (Q + 8D)}{28.32} = \frac{2.296 - 1.43}{28.32} = 0.0306$$

h^2 = porción heredable de la variancia entre grupos de un mismo padre =

$$\frac{4S}{Q + D + S} = \frac{4 \times 0.0306}{0.688 + 0.0927 + 0.0306} = 0.151$$

Índice de constancia entre lecturas individuales para una misma vaca =

$$\frac{D + S}{Q + D + S} = \frac{0.0927 + 0.0306}{0.688 + 0.0927 + 0.0306} = 0.152$$

grupo superior, y un número igual de vacas fue dejado en un grupo inferior. El promedio de producción del grupo superior fue de 440 lbs. de grasa butirométrica en una lactancia, y el del grupo inferior fue de 338 lbs. Entre estos dos grupos existió una diferencia fenotípica de producción de leche de $X = 102$ lbs. de grasa butirométrica (ver Figura 29).

El problema genético era determinar en qué grado era genética esta diferencia observada y en qué grado era resultado de accidentes de expresión fenotípica. En primer lugar se procedió a medir la diferencia entre el grupo seleccionado y el inferior cuando se tomaban en cuenta no solo las primeras lactancias sino las subsecuentes. Se vio que la

diferencia entre los dos grupos se reducía grandemente, de tal manera, que el grupo superior terminó con un promedio de 408 lbs. por lactancias subsecuentes a la inicial de la clasificación y el grupo inferior, subió su promedio a 364 lbs. Esto significa que las grandes diferencias observadas al tomar en cuenta una sola lactancia en realidad reflejan diferencias fenotípicas extremas, pues esas mismas vacas al medírseles su producción varias veces, dan diferencias menos grandes. La diferencia en vez de ser de 102 lbs. fue solo de $Y = 44$ lbs. la que indudablemente se acercaba más a medir la verdadera divergencia genética entre los dos grupos, que la primera diferencia observada.

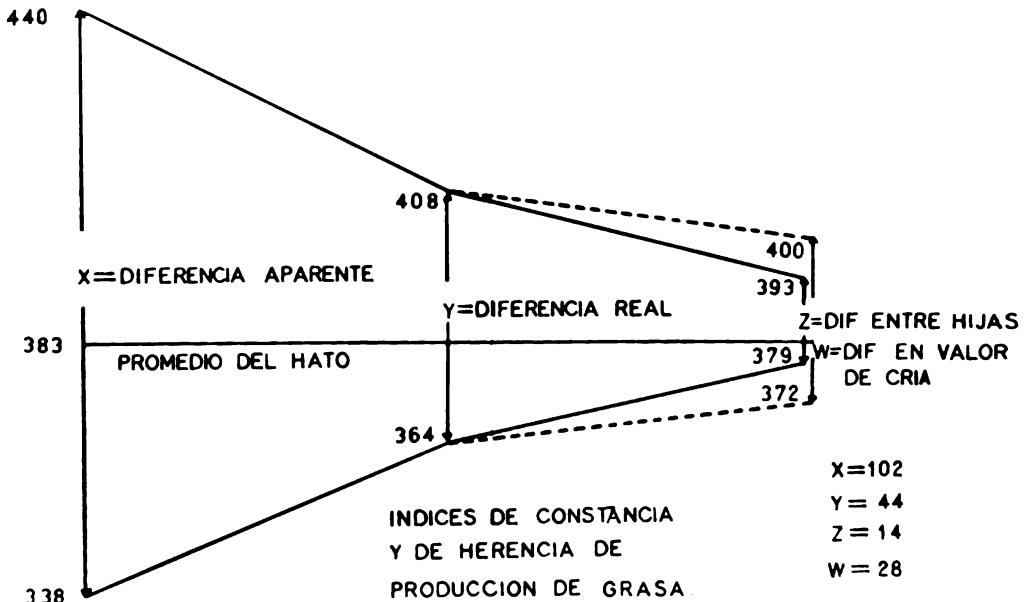


Fig. 29. Ilustración lógica de un sistema para obtener índices de herencia sin cálculos estadísticos. Para una explicación léase el texto. (Redibujado de Lush, 1940).

El problema siguiente consistió en ver si en una nueva generación persistía esta diferencia entre las hijas de los dos grupos. Por supuesto en una nueva generación entraría a formar parte de la herencia recibida de los padres así como la de las madres, y puesto que la producción lechera no se puede medir en los toros, se obvió este problema utilizando producciones apareadas en que un mismo toro había tenido hijas de vacas del grupo seleccionado superior y asimismo del inferior. Es decir, la herencia paterna estaba distribuida por igual en todas las hijas. Así se procedió a medir cuál era la producción de ellas en los dos grupos. Si la herencia de los caracteres de producción lechera fuera perfecta, las hijas de los dos grupos tendrían la mitad de la diferencia con respecto a la diferencia existente entre las madres. La otra mitad de la herencia, de origen paterno, no causaría diferencias dado que todos los toros estaban igualmente representados en los dos grupos de hijas, pero la diferencia entre estos grupos no fue la mitad de 102 sino mucho menor. Es decir, el índice de herencia

para producción lechera medida en una lactancia, es menor de 1. El valor real encontrado fue de $Z = 14$. Este número multiplicado por dos y expresado como fracción de la diferencia original constituye una buena aproximación del índice de herencia $= h^2$, de la producción lechera, o sea $2(14)/102 = 0.274$, ó 28 por ciento.

El número 28 representa la "regresión" debida a genética aditiva, que hay entre hijas y madres. Por otra parte el número 102 representa diferencias debidas a genética aditiva, así como a las de dominancia, epistasia y muy especialmente al ambiente.

4. Exactitud y variabilidad de los índices de herencia. Puesto que el índice de herencia proviene de una proporción entre dos valores, su magnitud puede cambiar al modificarse el numerador o el denominador. Un aumento en la variabilidad ambiental pueda dar origen a índices de herencia menores que los obtenidos bajo un ambiente muy constante. Asimismo, una disminución de la variabilidad genética puede resultar en menores índices de herencia que cuando la variabilidad genética es máxima. En otras pala-

bras, la consanguinidad que reduce la variabilidad genética, resulta en valores de índices de herencia menores que cuando no hay consanguinidad presente. En general los índices de herencia derivados de poblaciones consanguíneas están sujetos a mayor error de interpretación.

Los errores de muestreo debidos no solo a interacción de los grupos de medios hermanos con el ambiente, sino a peculiaridades genéticas de cada padre (que sea consanguíneo, exprese vigor híbrido, etc.), pueden ser muy grandes, por lo que es necesario contar con un número considerable de grupos de medios hermanos, todos estudiados bajo un ambiente similar, para derivar índices de herencia de confianza. Sin embargo, en toda ocasión en que se interpreten estos índices, se debe tratar de averiguar bajo qué circunstancias ambientales (o de manejo) y con qué población (o raza, variedad, cruza) fueron obtenidos antes de tratar de aplicarlos a situaciones muy diferentes.

Aún con el mismo material genético y en el mismo ambiente, los índices de herencia que se obtienen pueden variar de acuerdo con el método que se siga para obtenerlos. Así, en los índices derivados de la variancia entre madres o la variancia entre padres (ver

obtener de los índices de herencia, cuando estos son tan variables y sujetos a tantos errores o inexactitudes de medición. La experiencia reciente indica sin embargo que los índices de herencia son muy necesarios para el planeamiento de la cría.

En primer lugar, determinaciones repetidas en diferentes poblaciones y por diferentes investigadores han descubierto que la herencia de ciertos caracteres tiende a ser más o menos constante aún en circunstancias muy variables. Así por ejemplo, repetidas determinaciones de índices de herencia para aumentos de peso en bovinos de carne han dado valores consistentemente arriba de 0.40; por otra parte, los valores calculados para producción total en grupos de vacas lecheras, raramente han excedido de 0.20. Muchos de los caracteres de producción de huevos han dado valores de índices de herencia menores de 0.10 y valores todavía más bajos ocurren en fertilidad de ganado.

Cuando se tiene confianza en un valor de índice de herencia para un carácter, se puede utilizar para estimar el verdadero valor genético de un animal o VEG (valor estimado del genotipo) de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\text{VEG (valor estimado del genotipo)} = \text{Promedio del hato} + \left(h^2 \times \left(\text{medida fenotípica conocida del animal} - \text{promedio del hato} \right) \right)$$

Cuadro N° 35) los dos valores pueden dar discrepancias debido a: 1) influencias no aditivas que puedan estar presentes en una estimación y ausentes en la otra; 2) efectos maternos que se incluirían en la variancia entre madres pero no entre padres; 3) efectos ligados al sexo.

5. Aplicación práctica de los índices de herencia. El criador y mejorador de ganado puede preguntarse qué utilidad va a

Estas ideas son especialmente aplicables a la prueba de toros de leche, pues permite estimar el valor genotípico para producción de leche de un toro mediante la producción de sus hijas, y ponderar este valor según el nivel de producción del hato donde ocurran esas medidas (ver desarrollo por Henderson, en Bratton et. al., 1962). Cuando se tiene información sobre más de una medida del animal, la fórmula se convierte en:

$$\text{VEG} = \text{Promedio del hato} + \left(\frac{nh^2}{1 + (n-1)IC} \times \left(\text{promedio de varias actuaciones del mismo animal} - \text{promedio del hato} \right) \right)$$

donde n = número de medidas conocidas del animal, y IC = Índice de constancia (ver inciso índice de constancia)

Para probar un toro dentro de un hato la fórmula se convierte en:

$$\text{VEG de un toro con hijas probadas} = \left(\frac{2nh^2}{4 + 4h(n-1)} \times \left(\begin{array}{l} \text{promedio de pro-} \\ \text{ducción de las} \\ \text{hijas} \end{array} - \begin{array}{l} \text{promedio} \\ \text{del} \\ \text{hato} \end{array} \right) \right) + \text{promedio del hato}$$

donde n + número de hijas probadas h².

Las ventajas de estas estimaciones radican en que permiten predecir con mayor exactitud la forma en que los reproductores transmitirán un carácter pues están ponderadas por la exactitud de las medidas fenotípicas como reflejo del genotipo (h²) y además toman en cuenta el ambiente en que se tomaron las medidas (promedio del hato). De tal manera que conociendo el valor estimado del genotipo (VEG) de una vaca y de un toro, se pueden promediar éstos y tener una confianza razonable de que esa será la producción de sus crías. Esta predicción no se puede hacer con los valores fenotípicos o de actuación mismos.

Si el índice de herencia mide el grado o la proporción en que se hereda un carácter con relación a la magnitud de las influencias ambientales sobre dicho carácter, es obvio que los sistemas de cría deben de adaptarse a dichos índices. Cuando éstos son elevados, la selección masal es sumamente efectiva. Es decir, una vez descubierto un animal fenotípicamente superior, para caracteres con índice de herencia alto (arriba de 0.30) se puede tener fe en que dicha superioridad es en gran parte genética. Al seleccionar dicho individuo las probabilidades de que reproduzca su superioridad son elevadas.

Por otra parte, cuando se descubre un animal superior pero para un carácter con índices de herencia moderados (entre 0.15 y 0.30) las probabilidades de que su superioridad sea más el producto del ambiente en que se tomó la medida y no la superioridad genética son grandes, y es más recomendable hacer una prueba de progenie antes de seleccionar a dicho individuo.

Finalmente cuando los índices de herencia para un carácter son sumamente bajos (menores de 0.10) es posible que la genética aditiva tenga muy poco que contribuir al mejoramiento de dicho carácter, y por lo tanto la selección individual o masal sea

inefectiva. En estos casos suele recurrirse al vigor híbrido o a las combinaciones específicas para lograr adelantos en la productividad. Tal es lo que ocurre actualmente en el mejoramiento avícola.

En los capítulos sobre cría práctica de las diferentes especies se presentarán datos sobre índices de herencia para los caracteres de mayor importancia económica (ver Capítulos 14 a 17).

El índice de constancia

El índice de constancia o de repetición es una medida del grado de igualdad con que se expresa una medida fenotípica cuando hay oportunidad de expresiones repetidas durante la vida de un animal. La relación entre el índice de constancia y el de herencia es obvia, si se considera que un mismo animal puede estar expuesto a diferentes influencias ambientales pero su genotipo se mantiene inalterable. Por lo tanto, la forma en que un individuo repite su actuación en diferentes períodos de su vida debe ser reflejo de su genotipo. Dentro de los factores genotípicos que determinan la constancia de expresión cuentan por igual los que son aditivos, y cuya actuación es predecible en nuevas generaciones, así como las combinaciones peculiares del individuo, ya sean de dominancia o de epistasis. Por otra parte, también contribuyen a dar constancia a la actuación de un individuo ciertas peculiaridades ambientales que han afectado al individuo para toda su vida. Estas últimas no tienen nada que ver con la herencia pero sin embargo, tienen mucho que ver con la constancia.

Así por ejemplo, el peso al nacer de los becerros que da una vaca o el número de lechones que da una marrana, son caracteres con expresión múltiple durante la vida del animal. Esta expresión además de obedecer al genotipo, puede reflejar ciertas ca-

racterísticas fijadas por el medio sobre el tamaño del útero. Este tamaño puede ser subnormal debido a deficiencias alimenticias durante el crecimiento, por tal motivo, en aquellos caracteres susceptibles de ser medidos varias veces, el índice de constancia debe de ser por lo menos de la misma magnitud que el índice de herencia, será mayor que este índice en el grado en que se vea afectado por el ambiente peculiar del individuo.

La fórmula para determinar índices de constancia por medio del análisis de variancia es midiendo la proporción que existe entre la variancia genética (aditiva + dominante + epistática), más la variancia debida al ambiente peculiar del individuo, dividido por estas mismas variancias más la variancia ambiental general, o sea: Índice de constancia =

$$\frac{V_a + V_d + V_e + V_{amp}}{V_a + V_d + V_e + V_{amp} + V_{am}}$$

En la Figura 29 el índice de constancia se puede obtener dividiendo $Y/X = 44 / 102 = 0.43$.

Aunque este valor no sirve para predecir actuación de otras generaciones, es importante para la selección ya que da una idea del adelanto que se puede obtener dentro de una misma generación cuando no se

conservan todos sus miembros sino solamente aquellos que han dado ya una medida fenotípica satisfactoria. Si el índice de constancia es alto, esa generación mejorará en sus promedios en lo que le resta de vida.

Así por ejemplo, un índice de constancia relativamente alto para producción de leche o para pesos al destete de becerros de carne, permite hacer una selección estricta con base a la primera lactancia o al primer becerro destetado por una vaca de carne. Las vacas conservadas como seleccionadas darán beneficio económico al hato al que pertenecen debido a que repetirán su actuación (por encima del promedio) en partos subsecuentes. Esos mismos caracteres con un índice de herencia bajo indicarán que en una nueva generación se perderá gran parte del progreso obtenido pero el adelanto económico dentro de una generación ya se ha logrado.

El índice de constancia también se puede expresar como la regresión de actuación previa sobre actuación futura o como la correlación existente entre medidas repetidas de una expresión fenotípica.

El índice de constancia tiene gran utilidad práctica para estimar el valor productivo real de un animal cuando solo se tiene información parcial sobre él. La fórmula más común para este cálculo es la siguiente:

$$\text{VEP (Valor estimado de productividad)} = \text{Promedio del hato} + \left(\text{IC} \times \frac{(\text{medida única sobre el animal} - \text{promedio del hato})}{\text{promedio del hato}} \right)$$

Así, en el caso de vacas lecheras, cuando se conoce la producción de una lactancia (3.500 kgs.) efectuada en un hato con un promedio de 4.000 kgs. y un índice de constancia de 0.4, el VEP de esa vaca será:

$$\text{VEP} = 4,000 + \left(0.4 \times (3,500 - 4,000) \right) = 3,800 \text{ kgs.}$$

Por otra parte una vaca que tenga una sola lactancia muy superior al promedio (5.300 kgs.) en el mismo hato, poseerá un VEP ponderado a la medida del hato y las probabilidades de que repita esa actuación y su verdadero valor estimado de producción será:

$$\text{VEP} = 4,000 + \left(0.4 \times (5,300 - 4,000) \right) = 4,520 \text{ kgs.}$$

Si se posee información sobre más de una actuación (lactancia en caso de vacas lecheras), el valor del IC (índice de constancia) se modifica para tomar en cuenta esta información adicional y la fórmula se convierte en:

$$\text{VEP} = \text{Promedio del hato} + \left(\frac{n \text{ IC}}{1 + (n - 1) \text{ IC}} \times \left(\begin{array}{l} \text{(promedio de} \\ \text{varias actua-} \\ \text{ciones del} \\ \text{mismo} \\ \text{animal)} \end{array} - \begin{array}{l} \text{Promedio} \\ \text{del} \\ \text{hato} \end{array} \right) \right)$$

Donde n es igual al número de veces que se ha medido la productividad del animal en cuestión (número de lactancias conocidas en una vaca lechera).

La consanguinidad y la herencia

En el cálculo de los índices de herencia se toma en cuenta que los animales emparentados deben de ser más parecidos entre sí que el total de la población. Este parentesco contribuirá a un grado de similitud fenotípica si se trata de caracteres hereditarios y si por el contrario se trata de caracteres no hereditarios o poco hereditarios, el mismo grado de parentesco causará poca o ninguna similitud entre los parientes. Sobre estos mismos principios radica el efecto de la consanguinidad sobre la población. Los animales consanguíneos tienen más probabilidades de parecerse entre sí que los no consanguíneos. Es decir, los componentes alélicos de un individuo tienen mayores probabilidades de ser idénticos en un animal consanguíneo y este (sujeto a las leyes de segregación y recombinación de sus genes) tiene probabilidades mayores de enviar en cualquiera de sus espermatozoides u óvulos, elementos idénticos a sus descendientes. Sus poderes de transmisión son más constantes.

En el cálculo de índices de herencia es común hacer correcciones si los padres de la población son consanguíneos, es decir, si los hermanos paternos normalmente constituyen una población con un $\frac{1}{4}$ de sus alelos semejantes, esta suposición debe de ser modificada si el padre y las madres de la población ya están emparentados, es decir, si ya llevan una proporción mayor de alelos semejantes que la población en general. (A

quienes deseen una mayor información sobre estos problemas se le sugiere lean Hazel y Terrill, 1945).

Los conceptos anteriores también se pueden expresar manifestando que la consanguinidad reduce la variabilidad o la proporción de pares de alelos heterocigotos. Piénsese en las proporciones de homocigotos dominantes y recesivos así como heterocigotos que se obtienen del cruzamiento de una población en que las frecuencias de genes es de 0.5, es decir, se trata de individuos heterocigotos que se multiplican por medios consanguíneos. En algunas plantas la consanguinidad más intensa se obtiene por la autofecundación. En ese caso, de la autofecundación de un individuo Aa (heterocigoto para cualquier alelo) se obtienen 25 por ciento de individuos AA , 50 por ciento de individuos Aa y 2.5 por ciento de individuos aa . Sobre esta población autofecundada por parte de los homocigotos no se producirán otra cosa que individuos homocigotos. De la autofecundación de los heterocigotos Aa se obtendrán solamente 50 por ciento de heterocigotos y el otro 50 por ciento de individuos serán homocigotos. Es decir, que empezando con una población 100 por ciento heterocigota en la primera generación de autofecundación se obtienen 50 por ciento de heterocigotos solamente, en la segunda 25 por ciento y en la tercera 12.5 por ciento y en la cuarta y quinta 6.25 por ciento y 3.12 por ciento.

Cruzamientos consanguíneos menos intensos que la autofecundación se traducen en una reducción menor de heterocigotos, o sea, que se requieren más generaciones para llegar al mismo grado de consanguinidad que con autofecundación.

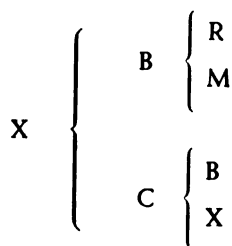
Cómo medir el grado de consanguinidad

Puesto que en la cría animal las combinaciones entre parientes pueden adquirir múltiples formas, y como la consanguinidad tiene tanta influencia sobre los caracteres hereditarios, se hace necesario tener una medida comparativa de los valores de consanguinidad de un individuo o de una población.

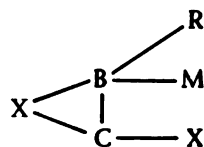
Esta medida fue derivada por Sewall Wright (1922) y por esa razón se le llama coeficiente de consanguinidad de Wright. Puede tener un valor variable entre 0 y 1 y se puede considerar como expresión de la probabilidad de que dos alelos que entran en un locus de un cigoto sean derivados de un alelo ancestral idéntico. Esta es una explicación del valor para un individuo. Para una población el coeficiente de consanguinidad puede considerarse que ex-

presa la proporción en que desaparecen los alelos heterocigotos en una población, al pasar de una generación a otra. El símbolo F expresa este coeficiente y su fórmula es la siguiente = $F = \frac{\sum (\frac{1}{2} n_{pa} + n_{ma} + 1)}{(1 + F_A)}$.

En esta fórmula n_{pa} es el número de caminos que existen entre un ancestro común (para ambos padres del individuo en cuestión) y el padre mismo; n_{ma} es asimismo el número de caminos de la madre hacia el mismo ancestro común. F_A es el coeficiente de consanguinidad del ancestro común. Si se considera en primer lugar el coeficiente de consanguinidad de un individuo producido por un sistema de consanguinidad de cruzamiento por dos generaciones de un toro con sus hijas, el árbol genealógico sería el siguiente:



y en forma de caminos genéticos sería



El cálculo para encontrar los valores de consanguinidad de A es el siguiente:

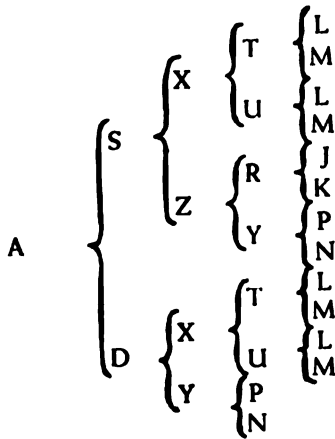
CUADRO No. 37

Coeficiente de consanguinidad de cruzamientos de padres con hijas

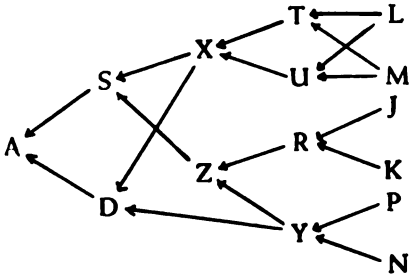
Individuo	Ancstro común	Caminos al padre	Caminos a la madre	$n_{pa} + n_{ma} + 1$
X	B	0	1	$0 + 1 + 1 = 2$
$F_X = \frac{1}{2}^{(2)} = 0.25$		0.25%		

Es decir el ancestro común es el padre de X que a la vez es padre de C. Entre el ancestro común y el padre hay cero caminos o intervalos, y entre la madre y B hay un camino. Un medio elevado a la segunda potencia es igual a $.5 \times .5$ ó sea .25 El valor de $1 + \frac{F}{A}$ no se utiliza puesto que hasta donde se sabe el ancestro común B no es consanguíneo.

Si se hace el cálculo en una situación más complicada y en la cual uno de los ancestros comunes es a su vez producto de consanguinidad se tendría que usar el siguiente árbol genealógico:



que da el siguiente diagrama en conexiones por caminos:



y el cálculo de F_A sería el siguiente, considerando que es necesario primero encontrar el coeficiente de consanguinidad del abuelo X que es ancestro común de A, pero el producto de un cruzamiento consanguíneo entre hermanos completos.

El lector puede preguntarse la razón de ser del valor de $1/2$ utilizado para el cálculo del valor de consanguinidad. La teoría genética desde luego es la que da fundamento a ese valor. Simplemente representa el hecho de que en cada generación un individuo recibe una muestra genética que representa la mitad del genotipo del progenitor. En otras palabras, en cada generación el material genético de un ancestro es dividido en dos, o solo la mitad es transmitido al descendiente. Bajo esa explicación es fácil encontrar por qué se agrega una unidad más al número de generaciones que intervienen entre el ancestro común y el padre, o el ancestro común y la madre. Esa unidad representa una nueva reducción por mitad del material genético común al pasar del padre o de la madre al individuo en cuestión.

El verdadero significado del coeficiente de consanguinidad

Es obvio que si el material genético se divide en una muestra por mitad del total en cada generación, las probabilidades de recibir genes comunes de un ancestro que está distante más de seis o siete generaciones son muy pocas. Realmente si se remonta muchas generaciones atrás por simple cálculo aritmético se descubre que deben de aparecer ancestros comunes si por cada individuo hay dos padres, cuatro abuelos comu-

CUADRO No. 38

Coeficiente de consanguinidad en que uno de los ancestros comunes es consanguíneo.

Individuo	Ancestro común	Caminos al padre	Caminos a la madre	$N + n + 1$	Valor F	Corrección por consanguinidad
X	L	LT = 1	LU = 1	3	0.125	ninguna
	M	MT = 1	MU = 1	3	0.125	ninguna
A	X	XS = 1	XD = 1	3	0.125	× 0.25 ninguna
	Y	YXS = 2	YD = 1	4	0.0625	

El valor del índice de consanguinidad de A es $(0.125) (1.25) + 0.0625 = 0.15625 + 0.0625 = 0.21875$.

nes, ocho bisabuelos, etc., en veinte generaciones debe de haber dos millones de individuos. Ninguna raza de explotación actual poseía dos millones de individuos hace veinte generaciones. En dicha genealogía obviamente aparecerán algunos individuos más de una vez. En esta forma toda raza tiene algunos genes en común derivados de los individuos fundadores de la raza, o pensando en mayor número de generaciones y en la formación de especies en vez de razas, toda especie posee ciertos genes que le son comunes a ella. La formación de especies o subespecies es un proceso de aislamiento por el cual grupos que se cruzan entre sí van diferenciando su composición genética de otros grupos con las cuales no cambian material genético.

A la cría animal le interesan los coeficientes de consanguinidad derivados de estudios de cuatro a seis generaciones. Los genes en común que pueda poseer la raza o grupo regional, constituyen la base de la cual se parte, así cuando se dice que un individuo o grupo de individuos poseen un 25 por ciento de consanguinidad, se trata de una expresión comparativa con respecto a la consanguinidad media de toda la raza o grupo en cuestión. Si el coeficiente de consanguinidad representa una medida de la pérdida de locus heterocigotos que ha ocurrido, el 25 por ciento de consanguinidad representará más uniformidad genética en una raza que ya poseía muchos locus homocigotos que en otra que empezó con muy pocos homocigotos, es decir el 25 por ciento de consanguinidad en caballos ponies representa la consanguinidad existente con relación a todos los ponies de una región y las consecuencias genéticas pueden ser muy diferentes si se trata de 25 por ciento de consanguinidad de Holsteins, o de Shorthorns, o de Herefords.

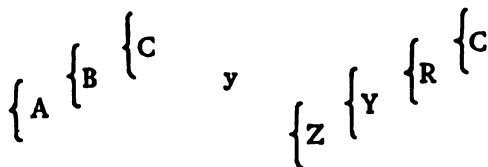
Métodos para calcular coeficientes de consanguinidad en hatos o grupos raciales han sido descritos por Wright, McPhee (1925) y Cruden, (1949).

El coeficiente de parentesco

En el lenguaje del ganadero es común hablar de parentesco en términos de "porcentajes de sangre". La genética y la embriología han demostrado que la sangre no se transmite y cada nuevo ser forma su propia sangre de acuerdo con las características que le dicta su genotipo, pero la idea de porcentajes de sangre en cuanto a un medio sencillo de indicar parentesco es útil si se convierte a la verdad genética. Dos medios hermanos no poseen un parentesco de media sangre con respecto a su padre, sino solo de un cuarto. Salvo esa corrección, la idea de porcentaje de sangre se puede utilizar para expresar parentesco entre dos individuos, y cuando este parentesco es complicado, se puede recurrir a una fórmula similar a la del coeficiente de consanguinidad, también deducida por Sewall Wright, y que es la siguiente:

$$R_{ab} = (\frac{1}{2})^n + n'$$

O sea que para encontrar el parentesco entre a y b, se cuentan el número de generaciones n entre ese animal y el que les da el parentesco y entre el otro animal n' y el que le da el parentesco con el primero. Tómese el ejemplo siguiente en que se tiene:



Se trata de medir el parentesco que existe entre el individuo A y el individuo Z cuando tienen por ancestro común a un individuo que es abuelo del primero y bisabuelo del segundo. Simplemente

$$R_{az} = (\frac{1}{2})^{2+3} = (\frac{1}{2})^5 = 1/32 = 3.125\%$$

Este tipo de parentesco es el que se llama colateral. Cuando los criadores hablan de porcentaje de sangre por descendencia, están hablando de parentesco directo entre un individuo y algún ancestro sin hacer caso de las leyes de segregación.

En realidad la fórmula de Wright para parentesco entre dos individuos es más com-

plicada, para tomar en cuenta que los ancestros que dan el parentesco puedan ser consanguíneos o sea que la fórmula puede corregirse así:

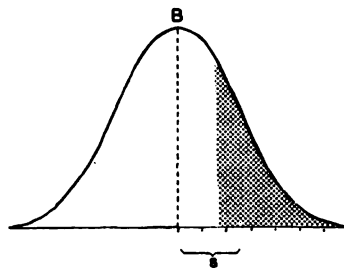
$$R_{xy} = \frac{(\frac{1}{2})^n + n(1 + Fa)}{\sqrt{(1 + Fx)(1 + Fy)}}$$

REFERENCIAS

- BRATTON, R. W., FOOTE, R. H., SALISBURY, G. W. y HENDERSON, C. R. 1962. Reproduction of farm animals and improvement through testing and selection. Ithaca, New York, Cornell University. (Notas mimeografiadas Curso A. H. 20).
- CRUDEN, D. 1949. The computation of inbreeding coefficients for closed population. *J. Hered.* 40:248.
- FALCONER, D. S. 1960. Introduction to quantitative genetics. New York, Ronald Press.
- HAZEL, L. N. y TERRILL, C. E. 1945. Heritability of weaning weight and staple length in range Rambouillet lambs. *J. Anim. Sci.* 4:347.
- LUSH, J. L. 1940. Infra-sire correlations or regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.* 33d. Ann. Mtg. pp. 293-301.
- _____. 1958. Animal breeding plans. Ames, Iowa State Coll. Press.
- SEATH, D. M. 1947. Heritability of heat tolerance in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 30:137.
- STERN, C. 1943. The Hardy-Weinberg law. *Science* 97:137.
- WRIGHT, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Amer. Nat.* 56:330.
- _____. y McPHEE, H. C. 1925. An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *J. Agric. Res.* 31:377.

LECTURAS SUGERIDAS:

- FISHER, R. A. 1949. The genetical theory of natural selection. Oxford, Clarendon Press.
- _____. 1952. Statistical methods in genetics. *Heredity* 6:1.
- KEMPTHORNE, O. 1957. An introduction to genetic statistics.
- SNEDECOR, G. W. 1948. Métodos estadísticos, su aplicación a experimentos en agricultura y biología. Traducción de la 4ª ed. en inglés por Antonio E. Marino. Buenos Aires, Acme Agency.
- _____. 1956. Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. 5th. ed. Ames, Iowa State Coll. Press.
- WRIGHT, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114.



Selección

La selección es la llave del progreso en la cría animal. Los conceptos fisiológicos y genéticos que se han venido desarrollando en este texto tienen por finalidad capacitar al ganadero para permitirle una selección más efectiva. La fisiología ayuda a obtener el máximo de eficiencia reproductiva. La selección solo puede existir cuando hay individuos que seleccionar, es decir, que sobran para los fines inmediatos de la perpetuación de la especie, raza o hato. Mientras más individuos nazcan en una generación, se tendrá más oportunidad de poder eliminar algunos de ellos antes de que se reproduzcan. También mientras más individuos haya disponibles, habrá más variabilidad, y ésta es indispensable para permitir la selección de ciertos individuos por encima de otros.

El conocimiento de la genética permite seleccionar individuos de acuerdo con su capacidad para transmitir los caracteres que se desea perpetuar. La genética de poblaciones enseña a respetar los promedios como representativos del verdadero valor genético de las poblaciones, pero de nada sirve aprender lo que son índices de herencia

y lo que significa la frecuencia de genes si no se trata de aplicar estas ideas al propósito fundamental de la selección. Este capítulo trata sobre la aplicación de lo que se ha aprendido sobre las leyes genéticas cuando el hombre interviene y trata de dictar cuáles de los individuos a su cuidado merecen tener más crías que otros. La selección no es sino eso, una reproducción diferencial de individuos, o grupos de individuos o secciones de una población.

El tipo y la selección

En este capítulo se mencionará con frecuencia la frase "mérito económico" o "pruebas de mérito" para referirse a características deseables de los individuos que se pretende seleccionar. Este mérito se refiere en realidad a medidas objetivas de productividad y no a los premios que obtienen los animales en exposiciones o por medio de puntuaciones subjetivas.

Este tema merece una ampliación para beneficio de los ganaderos prácticos que se

encuentren un poco confusos sobre la importancia que deben dar a la selección visual o tipo externo de los animales que manejan. La cría animal tiene aún mucho de arte y de gusto personal. En manos de los grandes criadores se moldearon razas superiores no solo porque eran más productivas sino porque tenían un aspecto agradable. Asociando estas dos ideas se creó el mito de la calificación del animal por su aspecto externo. Se concedió gran importancia a las exposiciones y se elaboraron una serie de conceptos falsos bajo los cuales se pretendía adivinar la productividad de un animal después de someterlo a un juicio de calificación por puntuación, o comparación con el tipo ideal de la raza.

En la cría moderna esas prácticas están muy desprestigiadas. Esto no significa que la calificación y las exposiciones sean del todo indeseables. En primer lugar el criador es libre de seguir escogiendo los animales que más le agraden pues además de vivir de ellos, tiene derecho a vivir con ellos y que le ayuden a hacerle más agradable la vida. Las exposiciones cumplen una labor social importante, el mal radica en dar demasiada importancia a esa calificación y exposiciones y convertirlos en métodos de selección. La ineficacia de la calificación para predecir el rendimiento, eficiencia y productividad de los animales ha sido ampliamente comprobada. Las técnicas de la calificación siguen siendo importantes en la enseñanza de la zootecnia como disciplina para aprender a distinguir diferencias morfológicas en los animales de cría, pero en un programa de mejoramiento de la productividad, la selección a "ojo" tiene muy poco que contribuir a las decisiones. Hay casos en que se cuenta con una medida objetiva parcial sobre el animal y del examen ocular se deriva que esa medida no es representativa de la capacidad productiva de vida del individuo. Por ejemplo, en ganado lechero una medida sobre la productividad de una lactancia puede conducir a una selección errónea si no se toma en cuenta la posibilidad de que esa producción se repita varias veces. Si el animal en cuestión tiene una ubre desprendida, esta observa-

ción ocular puede dar una valiosa predicción sobre la producción de vida de la vaca.

En cerdos, Winters y Green (1944) estudiaron la utilidad de la calificación por puntuación, el largo del cuerpo y la profundidad como índices de predicción sobre crecimiento. Las predicciones fueron muy bajas y con valores esencialmente de cero, por lo tanto, dichos autores concluyeron que el tamaño y forma final del animal no se podían predecir por mediciones previas.

En ganado lechero uno de los estudios más importantes sobre este tema fue hecho sobre ganado Ayrshire en EE. UU. Freeman y Dunbar (1955) estudiaron diferentes aspectos de conformación externa y sus correlaciones con la producción de leche. Todas las partes estudiadas resultaron tener una correlación sumamente baja con la producción y la correlación entre calificación final y producción fue tan solo de 0.07. Otros investigadores han atacado el problema desde el punto de vista de progreso en productividad obtenible cuando se toma en cuenta únicamente la productividad o se trata de combinar ésta con calificaciones por tipo (Tabler y Touchberry, 1955). La inclusión del tipo en los índices de selección resultó en una reducción de 15 por ciento del mejoramiento esperado en producción de leche. En otra investigación (Johnson y Fourn, 1960) en ganado Pardo Suizo, se encontró una correlación entre tipo y producción de 0.24 y dichos autores concluyeron que se necesitarían cuatro generaciones de selección por tipo para alcanzar el mismo progreso que en una generación de selección por producción.

En ganado de carne podía pensarse que el producto final está a la vista y por ende la selección visual podía tener más éxito. Sin embargo, Butler (1957) después de examinar la evidencia existente entre relaciones de la conformación y las características de la canal, llegó a la conclusión de que los porcentajes de los diferentes cortes de carne no eran afectados por las diferencias visuales de conformación en "vivo". Un Hereford y un Brahman que aparentemente tienen tan diferente conformación de carne, rindieron sin embargo porcentajes idénticos

de los cortes de mayor valor: costillar, lomo y pernil.

En Europa se trató por muchos años de calificar animales en su aspecto externo mediante el uso de medidas y combinaciones de medidas. Toda una ciencia se creó alrededor de esas teorías, sobre todo en bovinos en que este conjunto de ideas se denominó *Bovinometría* o *Barimetría*. Es importante notar que nada práctico se obtuvo nunca de la *Bovinometría* y ésta es una técnica en completo desuso. Precisamente en Francia, en un estudio moderno sobre el rendimiento de carne del cordero cebado se llegó a la conclusión de que ninguna medida o combinación de medidas externas daban una buena aproximación sobre el verdadero valor y rendimiento de la canal (Boccard, et. al. 1958).

En el animal de carne el problema de las mediciones ha tenido un renacimiento, pero en un aspecto completamente diferente al antiguo. Ahora se trata de refinar una medida objetiva, (peso vivo) puesto que este no distingue entre peso de carne magra y de manteca. En el cerdo se han hecho grandes adelantos en este sentido y se ha probado que el uso de medidas objetivas de la cantidad de grasa y carne en el lomo (por medio de ondas ultrasónicas o muestreos en vivo con agujas especiales) daban una mejor predicción sobre el contenido de carne magra de la canal que mediciones hechas en vivo o sobre la propia canal (Holland y Hazel, 1958).

Estas consideraciones son suficientes para explicar que al referirse al mérito de los animales para determinar si serán seleccionados o eliminados, se estará refiriendo casi exclusivamente a kilogramos de peso, de leche, de lana o a número de huevos, o a medidas objetivas sobre la calidad de esos productos, o sobre la eficiencia reproductiva de los animales que los producen.

La selección y la frecuencia de genes

Se ha visto que las razas difieren unas de otras principalmente en sus frecuencias de algunos genes distintivos. La frecuencia

de ciertos genes es mayor o menor en algunas razas que en otras. La ausencia completa de ciertos genes (frecuencias de cero), o la fijación de otros (frecuencias de 100 por ciento) determinan la semejanza o diferenciación entre poblaciones. Esta diferenciación puede ser de apenas algunos genes que distingan una raza de otra de un territorio vecino, o involucrar tal cantidad de genes o complejos de genes que ocasionen diferencias entre especies o subespecies.

Admitida la teoría de la evolución de las especies, se debe de tener alguna explicación sobre los procesos que han operado para ocasionar cambios en las frecuencias de genes. Las fuerzas capaces de modificar las frecuencias de genes de una población se dividen en cuatro: migración, mutación, selección y desvíos al azar. Estas mismas fuerzas pueden operar en un sentido muy amplio y lentamente para formar especies, o en un sentido más restringido y con rapidez para formar razas. Dentro de la explotación pecuaria o en una sola hacienda, también operan estas fuerzas para darle mayor o menor potencialidad productiva a los hatos, manadas o parvadas en explotación.

1. **Migración.** Por cambios genéticos debidos a migración, se entiende simplemente los cambios en frecuencias de genes de una población atribuibles a introducción de individuos (inmigrantes) de una población a otra. La capacidad de la migración para modificar las frecuencias de genes de la población receptora, dependerá del número de inmigrantes con relación al total de la población.

Los cambios genéticos sobre la población receptora serán pequeños, aún con números grandes de inmigrantes si no hay mayores diferencias en frecuencias de genes entre los inmigrantes y los nativos.

Las importaciones de animales de un país a otro o los sistemas de cría por *encastamiento*, son procesos de migración. Bien manejado por el hombre, este factor o fuerza de cambio genético, puede ser de gran utilidad. Las grandes importaciones de ganado británico y holandés a EE. UU., Argentina, Australia y Nueva Zelandia, son ejemplos de uso benéfico de la migración. Aún

pequeños núcleos importados con frecuencias radicalmente distintas a las de la población local, como la de los ganados de la India llevados a Brasil y EE. UU. pueden acarrear grandes beneficios. Se crean así frecuencias de genes útiles a la producción, que nunca se hubieran obtenido si se contaba únicamente con las otras dos fuerzas de mutación o selección.

La migración puede tener efectos desastrosos a la producción si se trata de importación de individuos inadaptados que van a ser penalizados por la selección natural a tal grado que dejen muy poco beneficio al hombre. Tal ha ocurrido con la importación de múltiples núcleos de ganado lechero europeo a la India, donde las condiciones locales limitan la extensión y difusión de los genes introducidos a la población en general.

2. Mutación. La influencia de la mutación sobre la frecuencia de genes de una población depende de la frecuencia o regularidad con que ocurra la mutación, y de que exista o no el reverso de esa mutación, o en otras palabras, en que el gene vuelva a su estado original.

Una mutación rara y no recurrente tiene muy pocas posibilidades de cambiar la frecuencia del gene afectado dentro de una población, a no ser que la mutación tenga ventajas selectivas. Debe de recordarse que las mutaciones ocurren en los genes y no en los genotipos. Las que son recesivas no tendrán ningún efecto aparente hasta que no ocurra el doble recesivo. Este evento solo ocurrirá por consanguinidad o cuando haya sucedido la misma mutación en otra línea. Una mutación dominante tiene su efecto inmediatamente sobre el fenotipo o características del individuo. Si la mutación, de cualquier tipo, resulta en un mayor vigor o ventaja selectiva para el individuo que la posee (mayor fertilidad, mayor resistencia al medio) esta mutación tendrá posibilidades de perpetuarse, pero si no proporciona al individuo ninguna ventaja sobre los que no la tienen, y si no vuelve a ocurrir más, las probabilidades de que se pierda por completo son bastante grandes. Es decir, la mutación ocurrió y en ese momento hubo un cambio infinitesimal en la frecuencia del a-

lelo afectado, pero la frecuencia volverá otra vez a cero por simple muestreo al azar si le toca morir sin reproducirse al raro individuo que la posea.

Cosa distinta ocurre con mutaciones recurrentes o que se repiten con frecuencia, pero aún en los casos en que se ha observado que se puede predecir con exactitud la frecuencia con que ocurre una mutación, ésta es de una en diez mil o una en cien millones de gametos. Para las poblaciones que maneja el ganadero, las mutaciones pueden descartarse como fuerzas de cambio genético con importancia económica para él.

Sin embargo puede pensarse que bajo efectos de radiación quizás las poblaciones vayan a sufrir una frecuencia de mutación acelerada y de importancia económica. No se puede sino especular sobre esas posibilidades. La radiación podría ser importante si provocara mutaciones con mayor frecuencia del tipo estable o común hacia el nuevo, o mutante y no el reverso. Si el tipo estable representa el equilibrio más útil a la especie, toda aceleración en el número de mutaciones provocaría un aumento de frecuencias de genes indeseables a la sobrevivencia de la especie.

3. Selección. Esta es sin duda la fuerza de cambio genético de mayor importancia para la cría animal, pero bajo este título, caben muchos tipos de selección, y es preciso examinar uno por uno. La principal clasificación de la selección es la de "natural" y "artificial".

Quizás el criador de ganado haya pensado que la selección natural es de importancia para el biólogo o el ecólogo, pero no para el productor de ganado. Nada más lejos de la verdad. La selección natural opera en múltiples formas insospechadas, pero efectivas, aún en poblaciones pequeñas y dentro del corto periodo de tiempo que abarca la vida de un hombre. La selección natural es particularmente efectiva en contra de la perpetuación de defectos de fertilidad. ¡Cuántos toros por los cuales se han pagado precios fabulosos resultan estériles y no dejan ninguna cría! Esto puede ser desesperante para el ganadero que hizo la compra del toro, pero sumamente eficaz para evitar

que nazcan otros individuos estériles. En especies multíparas, las crías de partos muy reducidos tienen mucho menor influencia sobre la población total que las crías de partos muy numerosos. La vaca longeva que deja varias hembras y algunos toros en un hato tiene mucho mayor influencia que la que vive pocos años. El hombre no ha hecho nada para lograr esa reproducción diferencial. Reflexiónese también sobre la sobrevivencia no solo de los individuos vivos e inventariados por el ganadero, sino la sobrevivencia de óvulos fecundados, embriones o fetos. Aquí operan fuerzas que no solo evitan la reproducción de ciertos individuos sino que ni siquiera les permite nacer.

Esta sobrevivencia diferencial no siempre está ligada a la presencia o ausencia de genes específicos. Es decir, no toda la selección que opera independientemente de la acción del hombre tiene explicación genética, pero siempre que haya razones genéticas operando sobre la selección, los genes en cuestión estarán recibiendo una selección favorable a su frecuencia.

Cabe recordar aquí, que la ley de Hardy-Weinburg dice que la frecuencia de genes permanecerá constante de una generación a otra, siempre que no interfieran la migración, mutación o selección. Grandes cambios pueden operar bajo selección sea ésta natural o artificial.

La principal diferencia entre selección natural y artificial es que la primera no tiene propósito y la segunda sí. La mayor sobrevivencia natural de algunos individuos da ciertas tendencias a las poblaciones. Se pueden medir los resultados, pero no se pueden equiparar con ninguna idea preconcebida. Por el contrario, la selección artificial, o sea la que practica el hombre sobre sus animales, obedece a ciertas ideas, u objetivos y se puede medir la eficacia de los métodos empleados comparando los resultados contra el ideal deseado.

Se puede decir sin embargo que la selección natural termina por producir mayor adaptabilidad de las poblaciones al medio en que se desarrollan. Para el criador es de suma importancia que tome en cuenta esta tendencia y que sus objetivos no va-

yan a verse obstaculizados si están en franca oposición con la naturaleza. Dos ejemplos ilustrarán este punto. Uno de ellos, el excesivo celo y costo que ponen ciertos criadores con ayuda de todos los recursos de la ciencia, para obtener crías de animales de baja fertilidad. Esta es una cría en franca oposición a la naturaleza. Otro ejemplo común es el que se ve en la América tropical cuando ciertos criadores cortos de visión y con mucho dinero, insisten en importar continuamente animales de clima templado a esas tierras.

4. Desvíos al azar. Esta es la causa de cambios en frecuencia de genes, que se origina del aislamiento de una fracción de la población. Esta fracción, aun cuando sea grande con respecto a la población total, no poseerá una frecuencia de genes idéntica a la de la población original, para todos los genes de todos los cromosomas. El aislamiento de una fracción de la población, resultará en un equilibrio nuevo de genes con frecuencias de los genes que por el azar hayan quedado incluidos con mayor o menor frecuencia en la nueva muestra.

Por otra parte si este aislamiento continúa por muchas generaciones la nueva población será moldeada por la selección natural quizás en forma muy diferente que si se tratara de una muestra distinta con otras frecuencias de genes. Desde el punto de vista de la cría práctica del ganado, los muestreos al azar también ocurren y tienen consecuencias de importancia práctica. Un ejemplo ayudará a comprender este proceso. En un hato aislado de ganado se pretende seleccionar para toros a los hijos de las cinco mejores vacas entre 100 que se someten a pruebas de ordeño, tres de dichas vacas tienen crías machos en el primer año, y dos tienen hembras. Es obvio que las tres que tienen machos van a influenciar la variabilidad de las nuevas generaciones con mucho mayor fuerza que las otras dos. Supóngase que una de las cinco vacas seleccionadas tiene cinco partos, todos de hembras, mientras que otra de las vacas tiene cinco machos consecutivamente. Esta última tendrá mayores posibilidades de cambiar la frecuencia de genes de las nuevas generaciones, y per-

petuar sus propios genes, que la que solo ha tenido hembras. El hombre intervino en seleccionar las cinco vacas, pero el azar causó un desvío peculiar a esa población.

También se puede pensar que estos desvíos ocurren como consecuencia de que ningún animal progenitor deja en sus crías el total de su potencial de combinaciones genéticas. El azar da preferencia a ciertos genes y otros son perdidos debido al escaso número de crías que puede dejar cada progenitor antes de morir. Toda población que se aísla temporal o permanentemente está sujeta a estos accidentes de muestreo, algunos de ellos pueden ser desfavorables. En estos casos, el criador debe de estar alerta y reponer la frecuencia de genes deseados mediante la reintroducción de otra muestra de reproductores seleccionados de otras poblaciones. Estos efectos del muestreo al azar no se deben confundir, sin embargo, con los de la consanguinidad a la que también están expuestas las pequeñas poblaciones.

Capacidad de la selección para transformar las características de las poblaciones

La selección modifica las poblaciones a través de alteraciones efectuadas sobre la frecuencia de genes. Los ejemplos más simples son aquellos que involucran la presencia o ausencia de un alelo en una población, es decir, la relativa frecuencia de A y a. Se sabe que la frecuencia genotípica puede tomar las formas AA, Aa y aa. En condiciones de ausencia de selección, mutación o

migración y en una población muy amplia, la frecuencia de esos genotipos se mantendrá en equilibrio, pero supóngase que uno de ellos posee menor grado de sobrevivencia, es decir, si de 100 individuos AA y Aa nacidos, 90 llegan a reproducirse, pero solo el 50 por ciento de los individuos aa alcanzan la edad reproductiva, entonces la frecuencia del gene "a" irá disminuyendo en la población. Esa población poseerá gradualmente características diferentes debido a la disminución de la influencia del gene recesivo "a" con relación a la influencia de su alelo "A".

El ejemplo anterior se refiere a la selección ejercida por la naturaleza en contra de un recesivo. Se examinará la situación más en detalle, pero con un ejemplo de selección artificial. Supóngase que en la cría de ganado bovino tropical el manto overo (pinto o pintado) es considerado indeseable porque las manchas blancas van acompañadas de mayor susceptibilidad a los efectos de los rayos solares. ¿Qué progreso se obtendría al formar una cría desprovista de individuos overos, partiendo de una población con 25 por ciento de animales overos? Las deducciones sobre frecuencia de genes serían como indica el Cuadro N° 39.

En este ejemplo se observa que en una población en que aparecen 25 por ciento de individuos overos, la frecuencia del gene recesivo responsable de esta característica fenotípica es 0.5. ¿Qué sucederá con esta frecuencia si se toman medidas drásticas de selección contra esa característica y se sacrifican todos los animales overos, es decir, se suprime el genotipo "oo".

CUADRO No. 39

Fenotipos encontrados y sus frecuencias		Mantos completos (no overos = 0.75)	Mantos overos o pintos = 0.25
Genotipos y sus frecuencias	00	0o	oo
	0.25	0.50	0.25
Frecuencia del gene recesivo "o", o sea q, cuando q ² es 0.25 = 0.5			
Frecuencia del gene dominante "O", p, es igual a 1 — q o sea 0.5			

Entonces la población reproductiva consistirá de individuos puros, dobles dominantes "OO" y los impuros heterocigotos "Oo". Sus proporciones originales eran de 0.25 a 0.50. Convertidos en porcentaje, puesto que entre los dos genotipos se forma el total o 100 por ciento de la población reproductiva, sus proporciones son de .25 : .75 : : X : 1.00=0.33 y .50 : .75 : : X : 1.00=0.66. Los apareamientos posibles y las frecuencias de las progenies resultantes aparecen en el Cuadro N° 40.

notípicamente) aumenta la proporción de los heterocigotos y a medida que disminuye la frecuencia del gene recesivo se hace más difícil descubrir los portadores. En una población que se reproduce lentamente, este heterocigoto puede dejar el gene recesivo a sus crías, y no ser descubierto mientras no sea apareado con otro recesivo y produzca varias crías con él. En el caso anterior cuando la frecuencia de los individuos overos llega a 0.06, la frecuencia de los individuos o genotipos heterocigotos todavía será de 0.36.

CUADRO No. 40

Frecuencias de las progenies resultantes después de haber seleccionado en contra de un doble recesivo.

Apareamiento	Frecuencias	Frecuencias de las progenies		
		OO	Oo	oo
OO × OO	$(0.33)^2 = 0.11$	0.11		
OO × Oo	$2(0.33)(0.66) = 0.44$	0.22	0.22	
Oo × Oo	$(0.66)^2 = 0.44$	0.11	0.22	0.11
Total		0.44	0.44	0.11

Se ve por este ejemplo que la selección en contra de los animales overos cuando estos apareaban en un 25 por ciento de la población y ninguno de ellos se les permitió la reproducción, redujo su frecuencia en la siguiente generación a 11 por ciento. El gene recesivo que tenía una frecuencia de 0.5, tiene ahora una frecuencia de 0.33. En una generación más de selección completa contra animales overos, la frecuencia de estos se reducirá a 0.062, ó sea 6.2 por ciento. Sin embargo, de ese nivel en adelante el progreso para eliminar por completo los overos será sumamente lento, y cuando se llega a frecuencias de 0.005 el progreso que se obtiene de una generación a otra es casi imperceptible.

Esto se debe a que la efectividad de la selección depende de la magnitud de la frecuencia de genes. Mientras más común es un gene, es más vulnerable a la selección. En el caso de tratar de eliminar un recesivo, a medida que se reducen los dobles (visible fe-

Lo anterior significa que se requiere una selección sumamente intensa y eficiente para eliminar un recesivo cuando sus frecuencias son bajas; la persistencia de genes letales viene a reforzar este concepto. Nada más efectivo existe en la naturaleza en selección contra recesivos que el de los letales. Todos los dobles recesivos mueren, sin embargo, la carga de estos genes en las poblaciones comunes es relativamente alta. En casos de apareamientos al azar los recesivos letales mantienen una frecuencia constante a pesar de que nunca sobrevive un doble recesivo.

La selección en contra de un gene dominante es sin embargo, mucho más efectiva que la que se ha estudiado sobre el recesivo. En realidad si todos los individuos portadores de un dominante se pudieran eliminar en una generación, o permitir la reproducción únicamente a los dobles recesivos, el gene dominante se eliminaría, debido a que su frecuencia se reduciría a cero en una generación. Por ejemplo, una raza de caba-

Los alazanes puros, se puede establecer fácilmente si se utilizan únicamente caballos alazanes para la reproducción inicial, pero la situación se complicaría si por escasez de alazanes se tienen que usar algunos caballos negros ya que no se podrían distinguir los dominantes dobles de los sencillos.

Estas consideraciones explican como ha sido relativamente fácil en la evolución de las razas ponerle marcas genéticas distintivas, por ejemplo: el caballo Suffolk Punch es alazán puro. La vaca Holstein o la Simmenthal son overas (con variaciones de magnitud acarreadas por otros genes modificadores), los Angus son negros y sin cuernos, etc. Por selección se pueden elevar las frecuencias a los genes que dan origen a marcas que se considera que son de la raza.

El concepto de conglomerado de genes (genepool)

El ganadero moderno debe hacerse la reflexión que él ya no está formando razas con marcas externas, a la moda antigua, sino poblaciones que deben de producir más económicamente. Los factores de producción no dependen de alelos simples, sino de genes múltiples.

Las consideraciones teóricas son más complicadas que en el caso de los alelos simples, pero se pueden seguir los pasos de cambios de frecuencia de genes a través de la selección, cuando varios de éstos afectan un carácter de productividad. Lerner (1958) ha presentado un excelente modelo para ilustrar los principios de la selección en un conglomerado de genes. Dicho ejemplo se interpretará a continuación con base en la Figura 30.

El ejemplo ilustra los efectos de la selección sobre el mérito fenotípico de cierto carácter de una población. Se supone que hay tres alelos que influyen ese carácter y son marcados 1, 2, 3. Estos tres alelos existen en la población en seis combinaciones genotípicas, las que aparecen en el primer círculo inferior izquierdo. Los genes son aditivos sobre el carácter cuyo mérito se está midiendo, pero no todos tienen el

mismo valor de sustitución. Se asume que la sustitución de 1 por 2 se traduce en individuos con el doble de mérito que con la sustitución del 2 por el 3. Esta valoración se mide en unidades métricas, pudiéndose interpretar que se trata de kilogramos de carne por día, huevos por mes o porcentajes de proteína en la leche. Es decir, producen más los grupos de individuos en que predomina el alelo "1", y aquellos grupos en que predomina el alelo "3" son los menos productivos. Las frecuencias genotípicas de la población original aparecen a la par de los tipos de combinaciones genotípicas. Así, la frecuencia de la combinación 11 es 0.2500 en la población original. Esta población original tiene un mérito productivo de 3.5 unidades (en sentido figurado, sean de kilogramos, porcentajes, número, gramos por día, etc.).

Ahora aparece el proceso selectivo. Los individuos con el alelo 1 han producido más y se escogen para padrear la siguiente generación. Los individuos con las combinaciones genotípicas 11, 12 y 13 son los únicos que se les permite reproducirse. La población de progenitores de la nueva generación contiene solo estas combinaciones y por lo tanto una nueva frecuencia genotípica que va a entrar en el conglomerado de genes (primer círculo superior izquierdo). Sobre este conglomerado de genes seleccionados se puede calcular la frecuencia de gametos. La del gene 1 es igual a 0.20 más la mitad de 0.32, más la mitad de 0.16 o sea 0.60. Es decir, en el proceso de la reproducción van a entrar en recombinación gametos que llevan en un 60 por ciento el gene 1 y en un 32 por ciento el gene 2, y el gene 3 en solo 8 por ciento. Con estos gametos se produce una nueva generación $n+1$, con mayor proporción de individuos portadores del gene 1 (mayor producción) que en la población original; esta población tiene un mérito productivo de 5.5 unidades. Si se repite el proceso de selección de reproductores la nueva generación tendrá un valor productivo de 6.5 unidades. En un ciclo más de selección, reproducción y nueva generación ésta alcanzará un mérito productivo de 9 unidades y para entonces el alelo 3 ha-

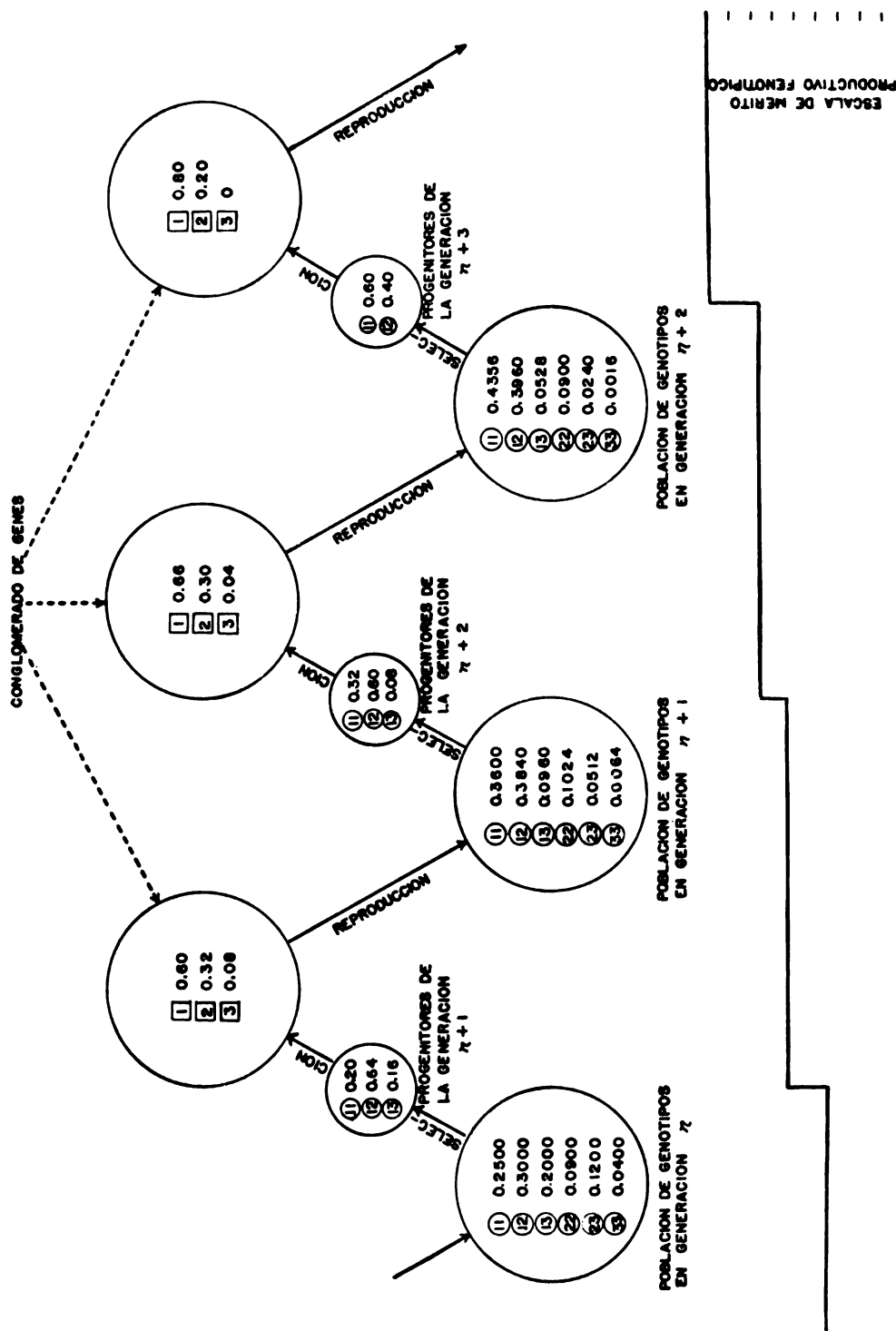


Fig. 30. Esquema ilustrativo del concepto de conglomerado de genes. Efectos de la selección sobre la frecuencia de genes cuantitativos y el mérito fenotípico. Ver discusión completa en el texto. (Modificado de un original de Lerner, 1958). Por cortesía de John Wiley and Sons.

brá desaparecido de la población. (Del conglomerado de genes disponibles).

Limitaciones prácticas sobre la teoría de la selección

El modelo de Lerner que se ha analizado es excelente para dar visión sobre lo que ocurre a las frecuencias de genes bajo el proceso de selección, pero dicho modelo ha eliminado muchas complicaciones que existen en la práctica. Estas complicaciones no invalidan la teoría, pero rinden los resultados mucho más variables de lo que el modelo prevee. Precisamente esta difícil predicción es lo que hace atractiva, y mantiene en calidad de arte a la cría animal. Todo el resto de este capítulo será dedicado a un análisis de las complicaciones prácticas que existen sobre el proceso de selección. Mucho se ha avanzado en definir las leyes o principios que gobiernan estas complicaciones, pero su multiplicidad hace que solo algunos individuos privilegiados posean habilidad para producir resultados constructivos prácticos. Grandes adelantos han surgido recientemente cuando ciertos genetistas estudiosos además de la ciencia, poseían el arte del criador. Como ejemplo notable se puede citar al profesor L. M. Winters creador de los cerdos Minnesota. Todos los interesados en la materia pueden adquirir un conocimiento más firme y un criterio más sensato y científico sobre este aspecto, mediante el estudio de los principios que se han formulado hasta el momento.

1. Limitaciones impuestas por la naturaleza biológica de la población.

En primer lugar para el cálculo de los efectos de la selección de la Figura 30 se ha asumido que los animales seleccionados son los únicos de los cuales se dejan crías; es decir, la nueva generación es toda procedente de animales seleccionados. De los no seleccionados no se deja ninguna cría. Sin embargo esto no ocurre en la práctica. Para dar un ejemplo sencillo se puede pensar en lo que ocurre con ganado de leche. Para probar una vaca, es necesario que tenga cría; no se puede decidir si la vaca es buena

o mala productora hasta que han pasado varios meses de producción después del parto. Para esas fechas ya se ha gastado dinero en alimentar la cría y probablemente permanezca en el hato, ya sea que se seleccione su madre o se deseche. Además, se asume que todos los animales seleccionados dejan un número igual de crías. Esto desde luego no ocurre en la realidad, pues múltiples accidentes, así como diferencias en fertilidad y longevidad dan una ventaja selectiva a ciertos individuos sobre otros. En esta conexión opera la selección natural por encima y a veces en contra de la selección hecha por el hombre.

También se asume que el número de individuos seleccionados de cada generación se puede fijar de antemano de acuerdo con la excelencia fenotípica que se exige. Es decir, que no hay límites impuestos por el tamaño de la muestra con que se trabaja pero en realidad existen dos limitaciones dentro de esta idea. Primero, la limitación impuesta por el intervalo entre generaciones. Es obvio que se puede seleccionar con más efectividad una especie que se reproduce rápidamente y que requiere poco espacio y costo para su mantenimiento y reproducción. En esta población de reproducción rápida (como la de aves, ratones, conejos y animales de laboratorio) se puede obtener en cada generación un número de individuos en que sea lógico que ocurran casi todas las combinaciones genotípicas posibles. En una especie que se reproduce lentamente (como la vacuna) el progreso de selección estará limitado no solo por el corto número de generaciones que puede observar el hombre durante su vida, sino por el número tan grande de individuos que deben dejarse para cría anualmente con relación al total de animales nacidos. Debido al alto costo de conservación de números elevados de esta especie las muestras disponibles para selección difícilmente contienen ejemplos de las combinaciones genotípicas buscadas. Para conservar el hato quizás sea necesario permitir la reproducción a individuos con combinaciones inferiores pero que sean las únicas disponibles.

El Cuadro N° 41 representa datos comparativos entre las especies domésticas sobre el intervalo normal entre generaciones y el porcentaje de individuos nacidos que se requieren para la reproducción.

tras más bajo es el índice de herencia del carácter que se desea mejorar. La influencia del índice de herencia sobre el progreso posible bajo selección será analizada más adelante.

CUADRO No. 41

Intervalo entre generaciones y número de individuos que se deben de conservar como reproductores

Especie	Edad media de los padres cuando nacen todas las crías de una población		Porcentaje de los animales nacidos que deben conservarse para reemplazo en una población estable		
			Hembras	Machos Serv. nat.	Machos Ins. artif.
Equinos	9 a 13	años	35 a 45	3	1
Bovinos de carne	4 a 5	"	30 a 50	Europeos 4 Zebús 2	10.5 0.5
Bovinos de lechería	4 a 4½	"	50 a 65	5	0.025 +
Ovejas	4 a 4½	"	45 a 55	3	0.5 +
Suinos	2 a 3	"	10 a 15	1	0.2 +
Gallinas	1 a 1½	"	10 a 15	1	0.05 +

2. Limitaciones de orden genético.

Bajo este encabezamiento se pueden considerar los índices de herencia, las correlaciones, las mutaciones, la interferencia de factores no aditivos, la heterosis, la ligazón y entrecruzamiento y la presencia de letales. Estos factores solo se considerarán en una forma somera puesto que su naturaleza ya ha sido tratada en capítulos anteriores, y además se tratarán más a fondo posteriormente.

En el modelo analizado se ha asumido que no hay errores en relacionar el mérito productivo de los animales con su genotipo, es decir, que los índices de herencia son elevados y constantes. (La substitución de un gene por otro da siempre los mismos resultados). En realidad se sabe que esto no ocurre y que en la selección que se hace por observaciones o mediciones fenotípicas, se va a preferir algunos animales que muestran mérito o alta producción, sin que dicho mérito obedezca a un genotipo superior. Estos errores de apreciación o divergencia entre fenotipo y genotipo son mayores mien-

Las correlaciones pueden afectar el progreso de la selección si al seleccionar individuos con ciertas características deseables esos mismos individuos poseen o llevan correlacionadas con las deseables otras indeseables. Estas son las correlaciones negativas entre dos caracteres sujetos a selección. Por ejemplo, Shelton (1959) en un estudio sobre la selección de ovinos encontró que los moruecos con mejor conformación y seleccionados por su tamaño y peso transmitían una productividad inferior de lana. Dicho autor creyó que la mejor conformación y peso se debía a que los moruecos poseían habilidad para transformar alimentos en gordura pero no en lana. Por lo tanto, al escoger los animales de mejor conformación, lejos de progresar en producción de lana, se estaba retrocediendo. Caso similar ocurre con la cantidad de lana en la cara y el peso de los corderos obtenidos (Terrill, 1949). Aquí una idea antigua y errónea de que la mayor cantidad de lana en toda la cara estaba correlacionada con una esquila total más pesada, llevó a la creación de estirpes de ove-

jas Rambouillet y Merino y Shropshire prácticamente ciegas por lana alrededor de los ojos. Estudios sobre los resultados obtenidos hicieron resaltar importantes correlaciones negativas entre cantidad de lana en la cara y algunas características de producción como se puede ver en el Cuadro N^o 42.

para producir la nueva generación serán diferentes. Contribuirá más genes valiosos el 11 que el 12. Un problema más serio ocurre cuando el heterocigoto es superior a cualquiera de los dos homocigotos (superdominancia) entonces habrá preferencia selectiva a favor de individuos 12, sobre los 11

CUADRO No. 42

Comprobación de la existencia de una correlación negativa entre cantidad de lana en la cara y algunas medidas de productividad en ovejas (Terril, 1949).

Cantidad de lana en la cara	Porcentaje de corderos nacidos	Porcentaje decorderos destetados	Peso medio al destete Kgs.	Kgs. de cordero destetado por oveja de vientre
Sin lana	126.7	99.0	34.6	34.3
Parcialmente cubierta	124.2	96.3	34.0	32.7
Cara enlanada	119.7	87.7	33.3	29.2

En otros casos las correlaciones pueden ser positivas y la selección a favor de un carácter puede llevar a progreso en otro. Así se ha demostrado que el peso al nacer en ganado de carne está relacionado positivamente con los aumentos de peso que hace el becerro después de nacer (si el ambiente es favorable).

Las mutaciones, como ya se ha mencionado, pueden cancelar en parte el progreso de la selección, o ayudarlo, ya sea que cambien la frecuencia de genes en sentido opuesto o idéntico al de la selección.

En el modelo analizado se ha asumido que la sustitución de un gene por otro rinde siempre efectos constantes y predecibles. Esto ocurre en realidad solamente bajo condiciones de genética aditiva. Es decir, el gene 1 con un valor de 25 por ciento más que el 2 y éste puede tener un valor de 10 por ciento más que el 3, y así sucesivamente para números elevados de genes relacionados con un carácter. Se asume que no hay dominancia, es decir, un animal con la fórmula gamética 11, tiene más valor que uno con la fórmula 12. Imagínese ahora qué sucede si el gene 1 es completamente dominante sobre el 2. Su valor de productividad será el mismo, sin embargo la contribución de un individuo 11 y de otro 12 al conglomerado genético

ó 22, o sea que el valor de producción del gene 1 sea distinto en combinación con el 3 que con el 2 y 4. Estos efectos se pueden clasificar bajo interacciones de genes, o bajo epistasis. Todas estas complicaciones genéticas pertenecen al grupo de herencia no aditiva. La selección usual que da preferencia reproductiva a individuos con mayor mérito individual es mucho más efectiva cuando se trata de caracteres con herencia aditiva que no aditiva. Este punto será tratado más extensamente en la sección "selección para efectos máximos no aditivos" de este capítulo.

3. Limitaciones de orden ambiental. Precauciones especiales son necesarias para evitar que los cambios de ambiente ocasionen resultados que puedan confundir sobre el progreso genético alcanzado. Cambios favorables o desfavorables pueden ocurrir en el ambiente, independientemente de los cambios genéticos que se están tratando de lograr. Esta situación es particularmente importante si el carácter bajo cuestión está sujeto a fuertes interacciones genético ambientales. Bajo este rubro se entiende la existencia de combinaciones genéticas que pueden dar un alto mérito al individuo bajo cierto ambiente, pero un mérito muy inferior en otro ambiente distinto. Por lo tanto, el

progreso alcanzado por la selección en varias generaciones desarrolladas bajo un ambiente dado, no resultará en el mismo mérito cuando se trate de generaciones criadas en un ambiente diferente.

La primera situación es particularmente importante en ganado de leche. Cuando se hacen comparaciones entre la productividad de las hijas de un toro y la productividad de las madres de esas hijas, se puede incurrir en errores muy graves si las hijas han recibido mayor atención y mejor alimentación que las madres. Bajo estas circunstancias un toro sin mayor mérito puede resultar con índice productivo erróneamente alto. Tan serio es este problema que el método de probar toros por comparaciones entre madres e hijas se ha desacreditado completamente, máxime cuando no se pueden hacer ajustes para corregir los efectos ambientales.

Un análisis más extenso sobre interacciones genéticoambientales y sus efectos sobre la selección será presentado en la sección selección para efectos máximos no aditivos, en su punto 2, vigor híbrido o heterosis, de este capítulo.

4. Limitaciones debidas al tamaño de la población. La mayor parte de los cálculos sobre genética de poblaciones se basan en ocurrencias en poblaciones infinitamente grandes. Bajo esas condiciones se logra el efecto de "pan mixia", o sea literalmente mezcla de todos los genes existentes entre sí, y la condición de apareamientos al azar de todos los gametos posibles.

Las poblaciones con que trabaja el ganadero son relativamente pequeñas y al seleccionar los padres de una nueva generación, se incurre en los errores de muestreo sobre la población original. Es decir, se obtiene solo una muestra de los genes disponibles. Por supuesto, que el ganadero se imagina que esa muestra es deseable y representa la que él escogió, pero cada individuo es portador de miles de genes. Al escoger algunos deseables (aparentes) también se escoge inconscientemente un gran número de genes que por casualidad (desvios al azar) van a formar al individuo seleccionado.

Los genetistas han llamado a este fenómeno, proceso dispersivo, indicando que toda población que se aísla tiene tendencia a diferir o diferenciarse de la original por razón de ciertos genes que son fijados o eliminados debido al tamaño pequeño de la población en que operan. Para una mejor explicación de esta situación imagínese un hato de ganado bovino en que solo se utiliza un toro. Este toro puede haber sido seleccionado por su mérito y algunas características visibles, pero también puede ser portador de un gene letal recesivo, o bien de un gene dominante deseable en cuanto a ausencia de cuernos. De inmediato la nueva generación adquiere una elevación de las frecuencias de genes que lleva dicho toro. Por el contrario, imagínese ahora una población de ganado bovino igual a la anterior, pero más numerosa y en la cual se utilizan en un momento dado diez toros. Aunque todos hayan sido seleccionados con el mismo criterio fenotípico, las probabilidades de que cada uno de los diez toros también posea el recesivo letal o el dominante deseable que introdujo el primer toro por casualidad, serán muy remotas. La consecuencia será que la frecuencia de esos dos genes, indeseables o deseables, no aumentarán mayormente en una generación.

Puede decirse que en la pequeña población ocurren ciertos cambios genéticos imprevistos como consecuencia del azar sobre el muestreo. El mismo problema se puede analizar desde el punto de vista de que toda población pequeña tiene una tendencia ineludible hacia la consanguinidad. Desde cualquiera de los dos puntos de vista, las consecuencias son las mismas: toda población pequeña tiene una tendencia a aislarse y diferenciarse, a reducir su variabilidad total con relación a la variabilidad de la especie o raza en general. En estas condiciones la consanguinidad irá en aumento y habrá un aumento de homocigotos a expensas de los heterocigotos.

El ganadero debe de estar alerta y reconocer el peligro implícito en estos cambios involuntarios que ocurran en su hato por efecto del tamaño reducido de sus operaciones de cría.

El ganadero que tiene aversión a usar toros de su propia cría está de hecho pensando consciente o subconscientemente en estos problemas de la pequeña población. Sin embargo, se puede llevar a exceso la tendencia y cambiar con tal celeridad de toros que nunca se puedan descubrir las mejores cualidades de algunos para ser devueltos a la cría. Lo que es menos obvio a ciertos ganaderos es que la inseminación artificial reduce de hecho el tamaño de las poblaciones genéticas puesto que da tendencias de desvío involuntario a toda una región cuando se reducen los números de toros usados. A base de pruebas de productividad y de información sobre ocurrencia de letales o defectos en las crías se pueden evitar los efectos desfavorables de la pequeña muestra, pero sin esta información, la inseminación artificial puede acarrear consecuencias indeseables imprevistas.

La presión de selección, y el adelanto genético

Se entiende por presión de selección la intensidad de la selección que se practica expresada como fracción a la que se le permite reproducirse de una población total. Sin embargo, esta proporción de individuos seleccionados no contribuye automáticamente a ningún progreso genético a no ser que posean algún mérito superior al de la población en general. Cuando existe alguna medida de esta superioridad, la intensidad de selección se puede expresar en forma del *Diferencial de Selección*. Este está constituido por la diferencia en mérito entre la población seleccionada con respecto al mérito de la población en general.

Ahora se puede visualizar la distribución de una medida de mérito tal como producción de leche anual en un hato de 500 vacas. La producción media es de 3.000 kgs.; la media de los padres seleccionados (usando índices para los toros) es de 3.500 kgs., y el diferencial de selección, de 500 kgs. Esta es, la diferencia entre la media de la población y la media de los individuos seleccionados para ser padres de la nueva generación.

El porcentaje de individuos seleccionados sería de cerca del 50 por ciento. Se desearía ahora aplicar una presión mayor de selección y que la media de los individuos seleccionados fuera de 4.500 kgs., pero no se puede, pues un grupo con una media de esa categoría no forma sino el 15 por ciento de la población. Si solo se permite la reproducción al 15 por ciento de la población pronto no habría hato; sin embargo, es posible una mayor presión de selección en un hato que puede reducir su tamaño. Por lo contrario, un hato en expansión tiene que reducir su presión de selección y permitir la reproducción a mayor número de individuos aun con escaso mérito productivo.

El progreso esperado por efectos de la selección se puede considerar como una función directa del índice de herencia para el carácter seleccionado, y del diferencial de selección aplicado. Bajo este concepto, el adelanto genético $A_g = h_2 \times$ diferencial de selección. Esta fórmula daría el adelanto obtenible en una generación. Para obtener el adelanto genético por año, bastaría dividir el adelanto obtenido por generación por el número de años que hay entre generaciones.

En la realidad, el cálculo sobre progreso genético en grandes poblaciones es un poco más complicado de lo que indica la fórmula del párrafo anterior. Otros factores que intervienen en la práctica son los siguientes: 1) La eficiencia de los procedimientos de selección. Un mecanismo muy eficiente para descubrir animales de alto valor genotípico se puede sobreponer a un índice de herencia bajo y lograr mayores adelantos. Por otra parte, un sistema ineficaz de selección, aun para caracteres con índices de herencia elevados, rendirá resultados mediocres. 2) La variabilidad existente en la población. Aun con índices de herencia altos y diferenciales de selección estrictos, si la población ha agotado su variabilidad se obtendrá un adelanto menor que el esperado. 3) La eficiencia reproductiva y estado de expansión o estabilización de la población. Esto implica que una po-

blación en la cual ocurre una gran mortandad natural verá su adelanto genético reducido por la desaparición de individuos antes de que sean probados. Lo anterior demuestra la ineficacia de tratar de trabajar con animales inadaptados en una región de clima adverso. 4) El intervalo entre generaciones. Este factor es de gran interés práctico pues el hombre mide su progreso en años de trabajo, y mientras más tiempo transcurre entre generaciones, menor será el progreso logrado por año. Aquí debe el criador de valorar continuamente las ventajas de retener animales viejos pero con alguna superioridad comprobada, en contra de la ventaja de poseer una mayor proporción de animales jóvenes bajo prueba, que le permitan acortar el intervalo entre generaciones. Es obvio que retener animales viejos y sin mérito superior resulta en serio entorpecimiento del adelanto genético.

Una fórmula para calcular progreso genético tomando en cuenta la situación real de una población es la siguiente:

$$\text{Progreso genético obtenible por año} = \frac{r_{ev} \times \sigma_v \times X \times D}{A \text{ (años)}}$$

donde r_{ev} = correlación entre el valor estimado del genotipo (VEG) y el verdadero valor genotípico de los reproductores.

σ_v = el desvío estandard del verdadero valor genotípico.

D = el diferencial de selección, expresado en número de desvíos estandard por los cuales el grupo seleccionado excede (fenotípicamente) al valor medio de la población.

A = intervalo entre generaciones en años.

Los valores de r_{ev} y σ_v solo son obtenibles en grandes poblaciones en donde se poseen suficientes apuntes para calcular la verdadera eficacia de la selección que se viene practicando, y la verdadera variabilidad del material genético con que se trabaja. Aun así, las predicciones sobre adelanto genético solo son válidas de una generación a otra.

Esto es fácil de explicarse si se piensa que las predicciones sobre efectos de la selección están basadas en dos constantes que pueden cambiar a medida que progresa la selección. El índice de herencia puede cambiar de valor cuando se reduce la variabilidad del carácter seleccionado. Si se eliminan heterocigotos, (se fijan genes); si se pierden por completo sus alelos, es muy posible que se cambie el índice de herencia considerablemente. Asimismo, el diferencial de selección puede cambiar a medida que se modifican las características de la población. Este punto ha sido ilustrado en la Figura 31, en que se ven tres tipos de poblaciones sobre los cuales se ejerce una selección equivalente a un 25 por ciento de intensidad. En los tres casos se retiene para cría el 25 por ciento de una generación, pero el diferencial de selección será mucho mayor mientras más grande sea la variabilidad de la población. Es decir, cuando ya casi todos los individuos poseen mérito similar o se ha avanzado en la selección, los mismos métodos o sistemas de selección dejan de dar el resultado halagüeño que se había obtenido cuando había gran proporción de individuos indeseables. Sin embargo en la práctica de ganadería y con los números de animales con que generalmente trabaja un ganadero, no es lógico esperar que se cambie radicalmente a una población en una generación. Por lo tanto, el uso de índices de herencia idénticos en varias generaciones y aun derivados de otras poblaciones es un procedimiento aceptado.

La idea de que la selección se vuelve menos efectiva a medida que se hace más uniforme una población debe de suscitar en el lector la pregunta de cuál es el límite normal de los efectos de la selección. Ya se ha mencionado el concepto de homeostasis genética como un mecanismo todavía incomprendido que limita la multiplicación de individuos con variaciones extremas sobre la media. Ahora se ve cómo la destrucción de la variabilidad limita efectivamente los progresos de la selección. La variación es ingrediente indispensable para la efectividad de la selección.

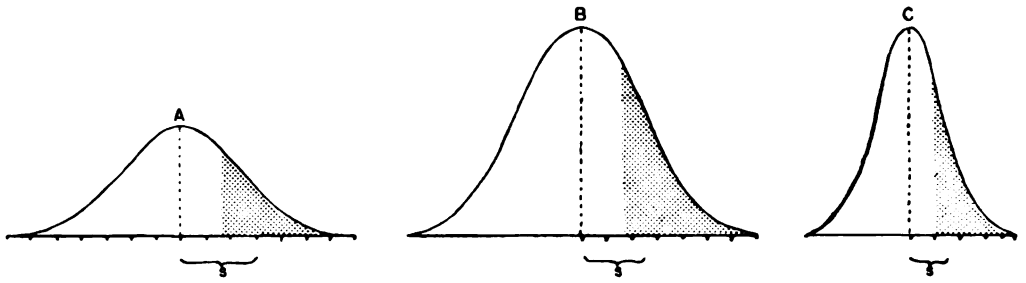


Fig. 31. Efecto de la pérdida de variabilidad sobre la efectividad de la presión de selección. En las poblaciones A, B y C se ha seleccionado el 25% de la población como progenitores. En A, una población variable, el valor de S es de 3 unidades. (Diferencia entre la media de los seleccionados y la media de la población general). En B, una población poco variable, con la misma presión de selección, el valor de S será de 2.5 unidades y en el caso de C, una población muy homogénea el valor correspondiente de S será de 1.5 unidades, de presión de selección. De Lerner, 1958. Cortesía de Wiley & Sons.

Selección masal y sus limitaciones

Hasta aquí se ha hablado esencialmente de los efectos de la selección masal. Es decir, de las consecuencias de que una porción o masa de la población total sea seleccionada para constituir los progenitores de la siguiente generación. Es fácil comprender cómo este tipo de selección es efectiva solamente cuando se trata de caracteres genéticos aditivos, pero ¿qué clase de selección hay que usar cuando los caracteres deseados no son aditivos? Los dos ejemplos siguientes demostrarán la realidad de estos problemas.

La productividad del maíz parecía haber llegado a un nivel más allá del cual era imposible aumentar la producción por los medios usuales de selección masal (escoger las más grandes y más bien formadas mazorcas de un campo, cosecha, o región). Sin embargo, alrededor de 1940 los adelantos en genética del maíz fueron más extraordinarios que en ninguna época anterior. Este adelanto no se obtuvo por selección masal sino por métodos muy diferentes, que incluyen la consanguinidad y las pruebas de habilidad combinatoria entre líneas consanguíneas para producir los híbridos más productivos.

Cosa similar parece haber ocurrido en las gallinas ponedoras unos cuantos años después. Las razas más productivas parecían haber llegado a un nivel más allá del cual era difícil lograr nuevos progresos. Sin embargo, es precisamente en los últimos años

que ha adquirido más importancia económica la genética avícola y se ha logrado una mayor productividad al recurrir a métodos inspirados en los descubrimientos del maíz híbrido.

En ambos casos se trata de caracteres de productividad con índices de herencia aditiva relativamente bajos (20 por ciento o menos). Lo que ha sucedido es que se han encontrado métodos prácticos de explotar la fracción no aditiva de la genética de estas especies. Sin embargo en un experimento de larga duración sobre selección avícola (ver Lerner, 1958) la evidencia después de 15 años, según sus autores, indica que la selección tenía una franca tendencia ascendente, aunque lenta, y que los índices de herencia no habían sido reducidos en este período.

Selección individual

En la cría animal las medidas de mérito son generalmente de orden individual y no de grupos. Se seleccionan vacas por su producción individual, cerdas por su capacidad para criar camadas pesadas, ovejas por el peso de su lana. Todas estas medidas de mérito están tomadas en el individuo. La selección basada en actuación individual no es sino una manera práctica de efectuar la selección masal, pero adquiere peculiaridades propias cuando por virtud de la actuación de ciertos individuos se eleva el parentesco del hato para con ese individuo, y aumenta también la consanguinidad.

El peligro de la selección individual radica precisamente en ese énfasis excesivo en el mérito de un solo animal olvidándose que ese mérito puede ser muy poco transmisible. Aquí otra vez, el conocimiento sobre índices de herencia es indispensable. La selección individual basada en pruebas de actuación en animales de carne (aumentos diarios de peso) es una arma sumamente efectiva debido a los altos índices de herencia de esos caracteres. Un programa de cría basado en actuación individual de aves de corral, o de producción de leche, en que los índices de herencia son bajos, generalmente es muy poco recomendable. En estos últimos casos tiene importancia utilizar como armas adicionales para la selección, la información sobre parientes y las pruebas de progenie.

Selección basada en información sobre parientes

La obtención de las medidas de mérito individual o de grupos, resulta tardada y compleja en algunas especies. Mientras se obtiene esa medida se hace necesario tomar alguna decisión sobre selección en favor o en contra de los individuos que están bajo prueba. Por ejemplo, la obtención de pruebas de producción de leche en vacas requiere por lo menos un año, o la obtención de una lactancia completa. Mientras tanto esa vaca ha dejado ya cría y ha vuelto a ser cargada. La eliminación de estas crías por el solo hecho de que la vaca no ha sido probada, no es práctica si se quieren mantener los números de animales constantes o en aumento. En estos casos es útil recurrir a la información sobre parientes para valorar individuos antes de que se puedan probar. La situación se vuelve más especial si se piensa en lo que ocurre en toros de lechería. Puesto que no se puede averiguar qué fenotipo lechero tienen debido a que no se ordeñan, se debe de recurrir a otros métodos para aproximarse a conocer sus genotipos. El método ideal es el de medir la productividad de sus hijas (pruebas de progenie), pero los resul-

tados son muy lentos (se requieren de 6 a 8 años para probar un toro de lechería). Por esta razón se recurre a la información sobre parientes. El método más corriente es el del examen del árbol genealógico del individuo en cuestión. Este método se desprestigió cuando se descubrieron los índices bajos hereditarios de ciertos caracteres, sin embargo puede prestar buenos servicios si se toman ciertas precauciones.

En primer lugar, al valorar genealogías, el énfasis mayor debe de ponerse en los ancestros inmediatos. La mayor parte de la información sobre éxitos de exposiciones es relativamente superflua y ajena a la productividad que se está buscando. La genealogía simple y que prueba la pureza de raza no tiene mayor valor como arma selectiva si no está acompañada de datos sobre el mérito de los progenitores. Finalmente también debe de tomarse en cuenta la información existente sobre parientes colaterales y que no estén en ascendencia directa del individuo. Tal puede ser la información sobre hermanas completas de toros, medias hermanas, hermanas o hijas de la madre o del padre.

Nótese que la información sobre parientes tiende a usarse mientras más difícil es medir el mérito individual y más difícil es reponer los individuos de una especie. La genealogía sigue siendo importante en ganado de leche, menos importante en ganado de carne y muy discutible en especies de reproducción más rápida, como los cerdos. Sin embargo, la selección de individuos jóvenes, antes de que hayan podido probar su valor fenotípico, tiene que basarse en muchos casos en información genealógica.

Pruebas de progenie

Por pruebas de progenie se entiende la valoración de individuos no por su propio fenotipo sino por el fenotipo de su descendencia. En esta forma trata el criador de esquivar los peligros de equivocarse en su selección al dar preferencia en la reproducción a individuos destacados, pero que no reproducen sus cualidades. Entonces se pos-

pone la selección hasta conocer la clase de crías que da el individuo. Este retraso en la selección implica de hecho una objeción al método. Tiende a alargar el intervalo entre generaciones, y a mayor intervalo menor posibilidad de hacer progresos con generaciones nuevas en un tiempo dado.

Las pruebas de progenie son particularmente útiles para la selección de aquellos caracteres que poseen un índice de herencia relativamente bajo. Desde luego que las pruebas de progenies también se hacen necesarias para caracteres limitados por el sexo, como producción de leche que es imposible de ser medida en el toro. La lógica es la siguiente: un índice bajo de herencia es indicativo de que las diferencias observadas entre individuos tienen pocas probabilidades de ser de origen genético y mayores posibilidades de ser de origen ambiental. En el sentido estrecho, los índices de herencia miden solamente la genética aditiva (ver Cap. 11) que es la que más interesa en la selección. De esta manera al efectuar una prueba de progenie lo que se pretende elevar son las probabilidades de descubrir a los individuos que son superiores por la constitución genética que poseen y no por los accidentes, cuidados ambientales u otras influencias no genéticas. Para caracteres con un índice de herencia elevado se tiene relativa certeza que los individuos van a transmitir esa superioridad a sus hijos. Por lo tanto el trabajo, tiempo y costo de las pruebas de progenie son hasta cierto punto innecesarios para caracteres con herencia aditiva de más de 40 por ciento.

Para que una prueba de progenie sea válida, es absolutamente indispensable que la valoración de las crías se haga sobre el total o una muestra tomada al azar de dichas crías. Si se valora al padre por la actuación de algunas crías seleccionadas, la prueba de progenie no es válida. Por ejemplo, en la valoración de un toro de lechería del cual se obtienen diez hijas, éstas pueden tener una producción media de leche que no difiere de la media del hato o de la raza; por lo tanto, el toro demuestra en la prueba de progenie que no es superior. Sin embargo, si en vez de valorarlo a

través del promedio de sus diez hijas, solo se hace con el promedio de las cinco mejores, se tendrá una prueba en la que el toro será valorado como superior, pero erróneamente.

El problema de valorar progenies se vuelve bastante complicado cuando no se puede mantener el ambiente a un nivel constante. En el ejemplo anterior aun cuando se mida el promedio de las diez hijas, si éstas gozaron de un ambiente privilegiado y muy superior al del promedio de la raza o hato, o simplemente al ambiente en que se midió la producción de sus madres, el toro dará una apariencia de superioridad tan ficticia como la que se obtuvo cuando se seleccionaron sus hijas. Por estas razones son de mayor confianza las pruebas de toros cuyas hijas, (obtenidas por inseminación artificial) son muy numerosas y se ha medido su mérito en tantos ambientes como fincas hay en el circuito de inseminación. En hatos pequeños se puede aumentar la exactitud de las pruebas de progenie cuando se prueban varios toros a la vez y se hacen comparaciones entre hijas contemporáneas, o sea sometidas al mismo ambiente.

El valor de las pruebas se ve limitado por el costo de mantener un número elevado de progenitores, la tardanza de la selección, y el hecho de que cuando se llega a eliminar un progenitor ya ha dejado muchas crías que es antieconómico sacrificar, pero esto no impide que se puedan obtener grandes beneficios de las pruebas de progenie cuando se usan en combinación con otros sistemas de selección individual y masal. Por ejemplo en cerdos, es buena práctica seleccionar reproductores de las camadas más pesadas, hacer una segunda selección según los aumentos de peso obtenidos después del destete por cada individuo, y finalmente prolongar la vida reproductiva de aquellos reproductores que a su vez vuelvan a dar las camadas más pesadas de la piara. Los detalles y recomendaciones sobre cómo efectuar pruebas de progenie en diferentes especies están desarrollados en la tercera parte de esta obra.

Selección para efectos máximos no aditivos

En los ejemplos sobre selección que se han mencionado hasta el momento se ha asumido que el mayor mérito de los animales seleccionados está directamente asociado a mayor número de genes con efectos positivos sobre la medida de mérito. En realidad esto ocurre para los factores llamados aditivos, o sean los que suman su efecto sobre el fenotipo del animal. Si se representa por un número a cada gene de una serie cuantitativa que afecta la producción de lana (por ejemplo), es fácil imaginarse lo siguiente: Si A representa 0.8 kgs., B 0.5, C 0.2 y D 0.7 de lana y estos genes actúan en forma aditiva y además la ausencia de esos genes, o sea la presencia de sus alelos a, b, c y d tienen un valor aditivo de solo 0.1 kgs. cada uno, entonces una oveja con la fórmula AA, BB, CC, DD tendrá un mérito genético de 4.4 kgs. Bajo buena alimentación y cuidados es probable que se mida efectivamente una trasquila de 4.4 kgs. de dicha oveja, cuando otra que posea los alelos menos productivos solo trasquile 800 gramos. En este modelo se ha asumido ausencia de dominancia: AA vale 1.6 kgs. y Aa vale 0.9 kgs., así como ausencia de epistasis: AA vale lo mismo cuando está asociado con BB, Bb, bb. Si hubiera dominancia las ventajas que se obtendría al seleccionar la oveja serían menores puesto que fenotípicamente se confundirían las ovejas AABBCCDD con las AaBbCcDd y estas últimas transmitirían menor valor genético a su descendencia. Los errores de selección serían más complicados bajo epistasis.

1. Superdominancia o sobredominancia. Algo diferente ocurre si existe preferencia o mayor expresión fenotípica del heterocigoto por encima de las otras dos combinaciones. Es decir, siguiendo el ejemplo de la lana, que Aa tenga un valor de 1.5 kgs. cuando A vale 0.8 y a 0.1. En este caso los dos juntos no suman 0.9, no serían aditivos. Desde el punto de vista direccional la selección masal o individual en favor de los

caracteres que exhiben superdominancia no produce cambios benéficos a la población.

La existencia de superdominancia en las poblaciones que maneja el ganadero, no ha sido demostrada experimentalmente. Sin embargo es válido creer que existe, puesto que en plantas, y animales pequeños se ha demostrado. Lo que falta en animales superiores es experimentación adecuada. Las implicaciones prácticas de la existencia de superdominancia son en el sentido de que se obtiene más progreso con ciertas combinaciones de progenitores y que el resultado de esas combinaciones no se puede predecir hasta que no han sido probadas. Para factores cualitativos es fácil comprender esta situación en la cual la selección favorece a los heterocigotos. Tal ocurre en la raza Andaluza de gallinas o en el caballo Palomino. El color buscado es el resultado de alelos en estado de heterocigotos. Por lo tanto, se obtiene mayor proporción de los individuos deseados cruzando entre sí los dos extremos indeseables (blanco con plumas negras y negro completo en el caso de la gallina Andaluza) que cruzando entre sí los individuos seleccionados = dos animales con el color Andaluz perfecto.

Para caracteres cuantitativos la situación es similar aunque faltan los ejemplos simplificados, pero todo criador está familiarizado con la existencia del vigor híbrido, es decir, la obtención de individuos con mayor mérito por medio de ciertos cruzamientos entre poblaciones disímiles que por selección dentro de las poblaciones.

2. Vigor híbrido o heterosis. La existencia de casos de vigor híbrido es innegable en casi todas las especies de granja. En la tercera parte de esta obra se dan ejemplos del valor del vigor híbrido en ganado de carne, cerdos y ovejas. En ganado de leche la evidencia es menos concluyente. En esta sección se da más énfasis a las consideraciones teóricas sobre el vigor híbrido, que a su explotación práctica o comercial.

La superdominancia que se ha analizado no es la única explicación posible del vigor híbrido. En realidad lo que se llama vigor híbrido en diferentes especies, puede ser el resultado de fenómenos completamente

distintos. Una condición en la cual están de acuerdo casi todos los genetistas, es que para que exista vigor híbrido es necesario que haya un alto grado de heterozigosis. Por ende el término *heterosis* como sinónimo de vigor híbrido. La superdominancia es un término que por lo general solo es aplicado a interacciones entre genes alelos. La existencia de la simple dominancia en muchos grupos de alelos independientes también puede explicar el vigor híbrido, si se considera que todos esos dominantes pueden ser benéficos al vigor del animal. Así, dos líneas puras o consanguíneas pero con pureza en diferentes alelos, como AAbbCCDDee y aaBBccddEE, darán en su progenie mucho mayor vigor debido a dominancia, al poseer las crías una fórmula AaBbCcDdEe. Esta progenie posee una acumulación de efectos de dominancia, posiblemente benéficos todos al vigor, y sin necesidad de recurrir a explicación de superdominancia. Este ejemplo muestra cómo los dos padres pueden ser muy uniformes y con poco vigor y producir una progenie muy uniforme y con mucho vigor. Sin embargo, la progenie cruzada entre sí, perderá no solo su uniformidad sino también su vigor. En esta explicación del vigor híbrido, en teoría debería de ser posible, después de obtener un híbrido vigoroso por simple selección, conservar individuos con el mismo vigor que el mismo híbrido. En el maíz esto no ha sido posible y los híbridos siguen siendo superiores a cualquier selección obtenida después de la hibridación.

Es posible que la superdominancia o cualquier otra explicación del mérito mayor de los heterozigotos y ciertos efectos acumulativos de dominancia simple existan a la vez en algunos cruzamientos. En la cría animal hay bastante evidencia en el sentido de que después de un cruzamiento, se puede obtener una población relativamente pura y con mayor vigor o mérito que la de los padres que entraron en la cría. En realidad la mayoría de las razas animales se originaron por selección después de algunos cruzamientos entre tipos o razas. Los ejemplos más recientes son los de la formación de las razas Minnesota en cerdos y los Beef-

master o Santa Gertrudis en ganado bovino de carne. Los métodos seguidos para su formación han sido diferentes, pero tienen un mecanismo común en que se originaron después de hacer un cruzamiento entre dos razas con características deseables en ambas, pero no con las mismas características en los dos casos.

Se puede pensar también, que para la formación de una nueva raza, después de un cruzamiento, debe de existir un período de selección rigurosa en que se descartan muchos individuos y este proceso es lento y costoso. Por el contrario en la explotación del vigor híbrido, se busca la combinación de ciertos progenitores para obtener una población de híbridos con el máximo valor comercial sin necesidad de someterlos a selección. En el maíz, para obtener el máximo resultado por vigor híbrido, se pierde valor comercial durante la formación de las líneas consanguíneas que van a producir el híbrido. Esta pérdida es demasiado elevada en cría animal y por lo tanto la explotación del vigor híbrido en animales no sigue las mismas normas que en el maíz.

En primer lugar parece práctico utilizar las divergencias ya existentes entre razas. Mientras más diferente sea su origen genético mayores serán las posibilidades de obtener vigor híbrido. Tal es el caso de los resultados de cruzar Zebús con razas europeas de carne ya que se obtiene un vigor comercial mucho mayor que si se cruzan las razas europeas entre sí (Ver Capítulo 15).

Los sistemas de cría recomendados por Winters para el cerdo Minnesota hacen uso práctico del vigor híbrido, y lo mismo ocurre con otras líneas de cerdos. El Minnesota N° 1 formado por cruzamiento entre Tamworth y Landrace, seguido de selección y consanguinidad. El Minnesota N° 2 formado de cruzamiento entre Yorkshire y una línea consanguínea de Poland China. Las líneas desarrolladas son muy deseables y poseen mérito por sí mismas, pero más beneficio se obtiene cuando se cruza para fines comerciales la N° 1 con la N° 2. Es decir, por encima de los beneficios obtenidos por genética aditiva en nuevas combinaciones, todavía se puede obtener el bene-

ficio de la genética no aditiva mediante el vigor híbrido que dan las nuevas líneas al cruzarse entre sí.

3. Habilidad combinatoria. El término vigor híbrido debe de reservarse quizás para el vigor obtenible por cruzamiento entre líneas consanguíneas o de origen genético muy diferente, pero hay ciertos efectos no aditivos que se pueden obtener sin recurrir a la consanguinidad en los dos progenitores o al uso de razas muy diferentes en su origen. Este es el uso de la habilidad combinatoria de ciertas líneas o individuos, como contribuyentes al mayor mérito de ciertas progenies.

En la selección para habilidad combinatoria los individuos son favorecidos en la reproducción, no por su fenotipo, ni por el fenotipo de sus progenies en general o de sus parientes, sino por el mérito de sus crías obtenidas con individuos de otras líneas. Esta habilidad combinatoria puede ser probada entre individuos de las mismas líneas o entre grupos totales entre sí. Puede buscarse la habilidad de una línea para dar máximos resultados al cruzarse con otra (*habilidad combinatoria específica*) o la línea que de máximos resultados al cruzarse con varias otras (*habilidad combinatoria general*).

En la Figura 32 se muestran esquemas de selección para habilidad combinatoria de individuos dentro de dos poblaciones, y el sistema de selección de líneas completas por su habilidad combinatoria. En estos sistemas de cría se basan casi todos los métodos modernos de obtener pollitos de cruza comerciales de alta producción.

Peculiaridades de habilidad combinatoria han sido sospechadas por los criadores de ganado de leche. Se trata de la creencia de que ciertos toros han dado resultados notables con vacas de una familia pero no con vacas de otra. Existe una prueba en que aparentemente se ha comprobado la existencia de este fenómeno, denominado "nicking" (Laben et. al. 1955). En dicho caso las hijas de un toro obtenidas con un grupo de madres medias hermanas entre sí dieron un promedio de 4.960 kgs., cuando con otras madres el toro produjo hijas con un promedio de tan solo 3.980 kgs. de leche corregida. En el pasado estas ideas han tenido poca importancia práctica, pero bajo sistemas de inseminación artificial es posible localizar un número considerable de medias hermanas que combinen bien con cierto toro y repetir el cruzamiento para obtener aumentos de producción en gran escala.

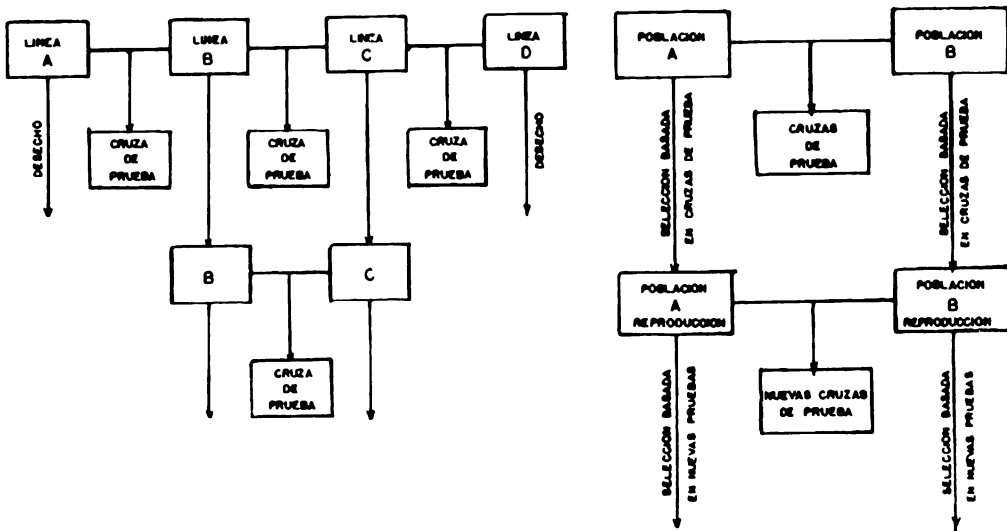


Fig. 32. Dos ejemplos de sistemas de cría para efectos máximos no aditivos descubiertos por pruebas de habilidad combinatoria entre líneas. De Lerner, 1958, por cortesía de John Wiley and Sons.

La capacidad de ciertas líneas híbridas para combinar bien con el promedio de una población (habilidad combinatoria general) ha sido probada en el caso de ganado de carne (Tallis et. al, 1959) en que se probó la habilidad de toros de dos líneas consanguíneas de alta productividad para combinar con vacas de la misma raza pero sin seleccionar. En cerdos también se han efectuado algunas pruebas (top cross) con verracos consanguíneos y no consanguíneos sobre la población general de cerdas de una región (Durham et. al, 1952). Se descubrieron ventajas productivas con cerdos de algunas líneas pero no de otras.

La existencia de habilidad combinatoria general o específica tiene gran importancia en ciertos programas de mejoramiento genético. Si se trata de una habilidad combinatoria de orden general que se pueda intensificar por medio de la consanguinidad, la distribución de progenitores consanguíneos (machos) sobre cualquier tipo de población hembra, debe de acarrear beneficios económicos. Por otra parte, si se trata de habilidad combinatoria específica, será necesario mantener y distribuir como progenitores representantes de ambos sexos de las líneas que han demostrado poseer esa habilidad combinatoria específica. Esta última situación es mucho más costosa y requiere una sustitución continua de un número mayor de progenitores mejoradores. Magee y Hazel (1959) llevaron a cabo un experimento para poner a prueba estas ideas y determinaron (tomando en cuenta el peso por edad a los 154 días en cerdos) que el 4 por ciento de la variación obtenida en cruzamientos de prueba obedecía a habilidad combinatoria general. No se encontró que tuviera significancia la presencia de habilidad combinatoria específica.

La interacción del genotipo con el ambiente

A través de todo este capítulo se ha hablado de mérito fenotípico como reflejo más o menos constante del genotipo, no se ha mencionado al ambiente sino como requisi-

to para obtener la máxima expresión del genotipo. Un problema de selección muy especial ocurre si se descubre que el genotipo capaz de dar el mayor mérito en un ambiente no da el mismo mérito en otro ambiente.

El problema es de particular interés para ciertos países importadores de sementales de América Latina, pues implica que las líneas (o aún sementales probados) que mayor éxito han obtenido en su ambiente de origen no son necesariamente los más deseables para ser explotados en otro ambiente. Se debe de tomar especial precaución en no confundir este concepto de las interacciones genético-ambientales con el simple efecto limitante de un medio adverso o inferior. La baja productividad de las razas europeas en el trópico es un simple caso de limitaciones por inadaptabilidad al medio adverso. Bajo esa conclusión se supone que todos los animales europeos por seleccionados o probados que sean van a producir menos en el trópico que en su lugar de origen. La idea de interacción genético-ambiental se presentaría aquí cuando apareciera un animal europeo más productivo en el trópico que el promedio de su raza.

En este caso cabría preguntarse si dicho animal excepcional también lo sería en el medio favorable. Es decir, ¿son las combinaciones genéticas que más producen en un medio las mismas que se van a distinguir en otro medio? O bien ¿es el adelanto genético logrado en un medio transferible a otro? Estas preguntas han suscitado un debate de gran interés para los criadores de ganado, debido a que muchos hatos de animales puros registrados, o de exposición son manejados con excesivo esmero y con cuidados artificiales que no pueden ser dados, (por razones económicas) a los hatos comerciales. Los animales que se distinguen bajo cuidados especiales van a ser progenitores de animales de explotación comercial y ésta es la que interesa a la economía de un país. Si la selección ha logrado elevar frecuencia de genotipos que no son útiles fuera del cuidado que recibieron en las fincas de origen, la producción comercial lejos de avanzar puede retroceder.

Hammond (1947) ha expresado que al dar los mayores cuidados a los animales que se van a seleccionar se pronuncian más las diferencias entre ellos, y por lo tanto se puede hacer una selección más crítica. Según Lush (1955) serios errores de selección pueden ocurrir si la interacción es fuerte. En este caso ciertos individuos han cambiado su posición relativa en los dos ambientes en que fueron probados. Algunos de ellos que serían eliminados bajo un ambiente son precisamente los que serían seleccionados en el otro ambiente. Aún partiendo de animales de origen genético común, después de varias generaciones de selección bajo dos ambientes muy distintos se transformarían por completo las frecuencias de genes resultantes bajo selección en ambos ambientes. Las pruebas clásicas de que esto último ocurre en poblaciones de animales de laboratorio han sido dadas por Falconer (1952) y una amplia discusión ha aparecido recientemente (Dickerson, 1962). En cerdos, se ha probado en forma concluyente que son importantes en la práctica las interacciones genético-ambientales. Ese experimento es tan concerniente para el tema, que a continuación se da una rápida descripción de él (Fowler y Ensminger, 1960).

En este experimento se seleccionaron dos líneas de cerdos de origen similar durante seis generaciones. Una de las líneas era mantenida en un alto nivel nutritivo (máximo consumo) y la otra en un bajo nivel, o sea consumo limitado a un 70 por ciento del primer grupo. En ambas líneas se seleccionaban los reproductores por su habili-

dad para dar máximo aumento diario de peso; en las dos se obtuvo progreso durante las seis generaciones. En la de alto nivel se pasó de un aumento diario por cerdo de 536 gms. a uno de 695 gms. En el bajo nivel se pasó de 327 gms. a 450. En la séptima generación, la mitad de los cerdos de cada grupo pasó a las condiciones alimenticias del otro, la otra mitad continuó su proceso de selección bajo las condiciones en que había empezado. Se obtuvieron los resultados que aparecen en el Cuadro N° 43.

Los resultados de esta prueba demuestran claramente que la superioridad adquirida durante seis generaciones de selección bajo dos ambientes había resultado en genotipos diferentes, o bien que las bases genéticas de dicha superioridad eran distintas para los dos grupos. Dichos autores creen que una posible explicación se deba a que bajo alimentación restringida los mayores aumentos los logran los animales con mayor eficiencia de conversión de alimentos. Bajo alimentación ilimitada es posible que se favorezcan genes que producen mayor apetito o mayor nivel metabólico.

Esta evidencia experimental indica que los animales reproductores y mejoradores deben de seleccionarse precisamente bajo las condiciones que prevalecen en los hatos comerciales en que se espera que vayan a padrear y producir.

Desde luego aparece errónea, por ejemplo, la técnica de seleccionar toretes de carne según sus aumentos hechos en corral, cuando dichos toretes van a ser empleados en

CUADRO No. 43

Aumentos de peso obtenidos en la séptima generación de cerdos seleccionados bajo dos ambientes diferentes, al ser trocados al ambiente opuesto.
(De Fowler y Ensminger, 1960).

Condiciones durante seis generaciones	Condiciones en la séptima generación	Aumentos diarios en Kgs. en la séptima generación
Alimentación restringida	Alimentación ilimitada	0.640
Alimentación ilimitada	igual	0.572
Alimentación restringida	igual	0.459
Alimentación ilimitada	Alimentación restringida	0.427

la producción de novillos que serán cebados en praderas exclusivamente. Algunas correlaciones negativas encontradas en bovinos entre aumentos de peso hechos en invierno (en pesebres) y aumentos posteriores de los mismos individuos en verano (en potreros) indican el mismo fenómeno de interacción genético-ambiental.

Este problema ha sido estudiado en Turrialba, Costa Rica (Maltos, 1960), sometiendo progenies de un mismo toro a crecimiento en potreros de Pará (*Panicum purpurascens*) y en corral bajo alimentación de ensilaje y concentrados. Las progenies de algunos toros se comportaron en forma completamente distinta en los dos ambientes, pero otras no. Esto indica que ciertos individuos poseen potencialidades amplias, y otros, potencialidades restringidas de adaptación a medios diferentes.

Los países que no poseen una cría propia, verdaderamente adaptada al medio local y que importan sementales continuamente, están introduciendo variaciones genéticas que pueden ser muy valiosas en su lugar de origen pero dudosas en el nuevo medio. Puesto que ciertos países poseen razas de productividad muy superior a las de otros países, el intercambio genético es deseable, pero siempre que vaya seguido de una selección rigurosa y una revaloración por varias generaciones en el nuevo medio. Si después de dicha reproducción y selección local los animales han degenerado, poco se logrará volviendo a importar los mismos genes. Es más lógico en dichos casos cambiar de raza e importar una que haya demostrado mérito en condiciones similares a las que prevalezcan en la zona que se pretende desarrollar. La recomendación anterior se hace no solo para casos extremos de inadaptableidad, como la que ocurre con las razas europeas en el trópico, sino aún para casos de zonas menos adversas pero con condiciones peculiares. Por ejemplo, el caso del ganado Holstein en la Pampa Argentina en los establos de Lima o del Bajío de México. En dichas zonas es más urgente la adopción de selección y valoración de los animales que ya existen en la región y dar prioridad en la reproducción a los que han

probado su capacidad de producir con las condiciones locales. Desde luego que se está hablando de valoración fenotípica de factores de productividad (leche, kgs. de carne, lana, huevos, y no de premios obtenidos en exposiciones). Después de establecida una raza en una región solo deben de importarse algunos animales excepcionales para tratar de conservar o fomentar ciertos genotipos que puedan haber estado ausentes en las primeras importaciones, o bien para evitar desvíos genéticos indeseables ocasionados por el aislamiento o el restringido número de progenitores originales.

Los índices de selección

A través de todo este capítulo se refleja el problema que confronta el criador de ganado todos los días al tener que tomar decisiones sobre qué animales conservar y qué animales eliminar. Se ha visto cómo las determinaciones sobre índices de herencia constituyen una gran ayuda pues indican al criador cuáles caracteres son los que responderán a la selección y cuáles no, pero las decisiones sobre conservación o eliminación de animales para la cría no se puede hacer en base exclusivamente a los índices de herencia. En primer lugar el animal de cría debe de poseer varios atributos con diferentes formas de herencia cada uno. Si se toman decisiones que favorezcan exclusivamente un carácter se obtendrá progreso en dicho carácter pero no en otros, salvo que estén correlacionados con el primero.

En realidad en la formación de las razas se puso énfasis en caracteres con índices de herencia muy altos, es decir, en genotipos de fácil reconocimiento cualitativo, como color, manchas, etc. Ahora que se posee la técnica de índices de herencia para caracteres cuantitativos puede existir el peligro de poner énfasis solo en caracteres de alto nivel hereditario. A la productividad animal que pretenda beneficiar a la humanidad le interesa el mejoramiento específico de aquellos caracteres que tienen mayor valor económico. Por ejemplo en ganado lechero el porcentaje de grasa tiene un índice de he-

rencia mayor que la cantidad total de leche producida. Sin embargo actualmente tiene mayor valor económico la leche como fuente de proteína que de manteca. Entonces sería erróneo seleccionar para cría a las vacas con el mayor porcentaje de grasa, pues se terminaría con una población en que ha habido adelanto genético, pero no mayor retorno monetario o en forma indirecta, beneficio a la comunidad. Para resolver este problema de valorar los caracteres bajo selección no solo por su forma de herencia sino por su valor económico, se han ideado los índices de selección (Hazel, 1943).

Una forma empírica de índices de selección es elaborada por todo criador que balancea mentalmente los pros y contras de cada animal antes de decidir si lo elimina o lo conserva. Por ejemplo, una vaca semi-estéril, que además es baja productora y tiene una ubre defectuosa, es eliminada en el primer momento que se descubre que no está preñada después de una inseminación. Sin embargo, una vaca de muy alta producción y forma de ubre muy durable, es sometida a inseminación repetidas veces antes de que sea eliminada. Es decir se toman en cuenta una serie de atributos antes de tomar una decisión.

Las decisiones se vuelven inútiles para el adelanto genético si el número de atributos que se consideran es excesivo. En el ejemplo anterior si además de la producción, fertilidad y forma de ubre se intentara considerar la forma de la cabeza, la persistencia de la lactancia, el color, el largo del cuerpo, etc. se terminaría con un problema imposible de resolver. Así en la construcción de índices de selección, el objetivo primordial es reunir en una sola medida comparativa el valor combinado de un número restringido de atributos de importancia económica y promediarlos con énfasis variable de acuerdo con el grado de herencia de dicho atributo y el valor económico del mismo.

Los índices de selección se han usado especialmente en cerdos y ovejas. Su utilidad ha sido extendida a la selección de animales en fincas comerciales. En el Estado de Wisconsin, EE. UU., se han descrito los resultados prácticos (Bernard, et al., 1954) y

se construyó el siguiente índice: Índice de selección para lechones de 154 días de edad.

$$= - .5 \times_1 + 7 \times_2 - .02 \times_3 + .5 \times_4.$$

Los subíndices 1 a 4 representan respectivamente, el número de lechones de la lechigada a la que pertenece el individuo, el número de lechones destetados en la lechigada, el peso total de ésta y el individual a los 154 días de edad. El número obtenido para el lechón representa la habilidad de transmisión de caracteres de valor económico. En la elaboración del índice se tomaron en cuenta los índices de herencia de cada carácter y su relativo valor económico. Es obvio que este valor económico es variable según los precios que rijan en una región en un momento dado.

Los índices de selección se pueden convertir a simples sistemas de puntuación. Así, por ejemplo, una puntuación de 1 a 12 para número de lechones nacidos, de 1 a 30 para número de lechones destetados, de 0 a 32 para peso al destete de la lechigada y de 0 a 100 para peso individual a los 154 días. Como se ve las variaciones en esta última medida son las que mayor énfasis reciben en la puntuación final. Se ha encontrado, sin embargo que si existen correlaciones entre las medidas de mérito, se puede obtener casi el mismo progreso utilizando una sola de ellas en vez de un complicado sistema de índices (Givens, Carter y Gaines, 1960).

Es importante anotar el uso del mismo índice de selección pero en dos ambientes distintos resulta en énfasis diferente sobre los caracteres bajo selección. Un índice constituido por $I = \text{número de lechones nacidos} + 2 \text{ veces el número de lechones destetados} + 35 \text{ veces el aumento diario de peso del destete a los 70 kgs.}$ fue aplicado por cinco generaciones a una piara mantenida en alimentación ilimitada y otra piara que comía el 70 por ciento de la primera. En énfasis en prolificidad fue mucho mayor en la piara mantenida bajo alimentación restringida debido a que el número de cerdos destetados adquiriría un valor proporcional mucho más grande con relación a los

aumentos de peso individuales (Christian, 1957).

Homeostasis genética

Bajo este concepto se ha desarrollado la idea de que la selección natural ejerce su influencia por encima de la selección artificial. En esencia, bajo la selección artificial se busca producir combinaciones genéticas útiles al hombre, pero que por sí solas no darían ninguna ventaja de sobrevivencia en un medio de competencia natural. En algunos casos las poblaciones que más han sido seleccionadas para una producción artificial no podrían sobrevivir sin contar con el medio artificial que el hombre ha creado para ellas.

Existen varios ejemplos que prueban que las poblaciones tienen una tendencia a conservar un equilibrio genético que les permite sobrevivir mediante la conservación de un alto nivel de variabilidad. Esta les ayuda a adaptarse con facilidad a los cambios ambientales, o mejor dicho, la variabilidad genética asociada a heterocigosis proporciona a los individuos que la poseen una mayor adaptabilidad o ventajas de sobrevivencia en un medio competitivo. Lerner (1954) ha elaborado extensamente estas ideas y ha presentado evidencia teórica sobre los mecanismos genéticos tendientes a producir una *homeostasis genética*. Literalmente *homeostasis genética* significa una propiedad de las poblaciones de conservar sus peculiaridades, variabilidad característica y plasticidad en contra de tendencias que traten de desviar la población hacia características nuevas o extremas. En realidad esto quiere decir que los progresos de la selección artificial serán perdidos si la población vuelve a un estado de selección natural o simplemente se reduce la presión de selección que produjo el cambio. El mecanismo de la superdominancia se ha invocado para explicar este fenómeno.

La superdominancia está asociada al vigor y por ende el valor de sobrevivencia. Si los individuos heterocigotos son los que exhiben la superdominancia y poseen ventajas

de adaptación y sobrevivencia, este mismo mecanismo es el responsable de la conservación de cierto grado de variabilidad en poblaciones aisladas o pequeñas. En algunos caracteres de interés para el hombre, los homocigotos y los heterocigotos pueden tener la misma fortaleza de sobrevivencia. En dichos casos la selección artificial puede avanzar a los extremos de pureza sin que interfiera la selección natural, pero si por el contrario, la naturaleza favorece en un grado extremo al heterocigoto, el hombre tendrá mucha dificultad con los caracteres extremos homocigotos. Lerner cita el caso en las gallinas en que se encuentran individuos que ponen más de 300 huevos al año y sin embargo nunca se ha podido lograr que una población completa llegue a esos niveles. Simplemente lo que ocurre es que el individuo extremo se puede obtener por recombinación al azar de ciertos factores que sin embargo tienen mayor sobrevivencia cuando ocurren en forma homocigota y por ende son más numerosos en una población dada. Un modelo de estas ideas, de Lerner (1954 y 1958), aparece en la Figura 33. En las curvas A,B,C,D, las distancias horizontales representan algún mérito fenotípico de interés al hombre y las distancias verticales la fortaleza reproductiva o sobrevivencia de los individuos. En las curvas A y B hay una pequeña ventaja de selección natural a favor de los heterocigotos, esta es más pronunciada en la curva C y extrema en la curva D. En este último caso todos los esfuerzos que haga el hombre por obtener una población que sea homocigota para los factores que él desea, serán inútiles porque la naturaleza favorece en la reproducción a los heterocigotos que exhiben en dicho sentido una superdominancia.

La homeostasis genética es por lo tanto un fenómeno de resistencia a la selección hacia extremos muy distantes del tipo natural de la especie.

La evidencia experimental existente que prueba el mecanismo de homeostasis genética es variada. En primer lugar se ha probado que al seleccionar y obtener progreso en ciertos tipos extremos, se pierde automáticamente fertilidad. El caso clásico de

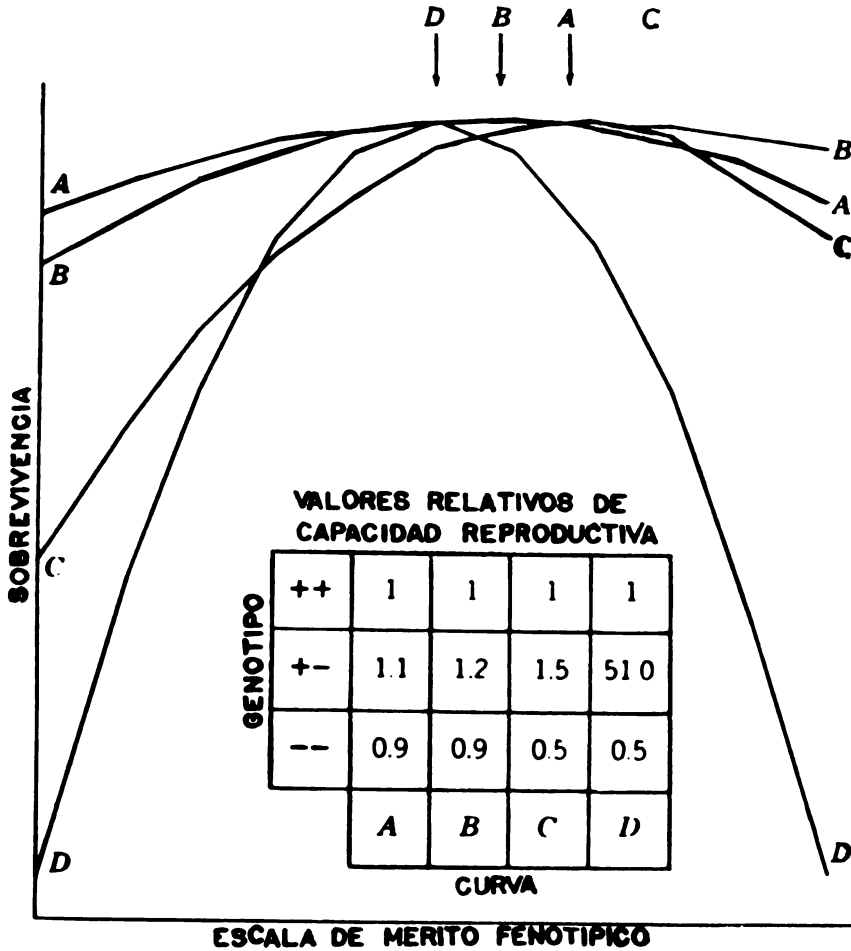


Fig. N° 33. Un modelo de homeostasis genética. (Ver texto Pág. 228) De Lerner, 1958, por cortesía de John Wiley and Sons.

los trabajos de Lerner es el de selección para el largo de las patas en pollos. Con un índice de herencia de 0.25 m. para el largo de patas se pudieron obtener en unos cuantos años de selección gallinas con 1.5 cms. más en las patas que en una población testigo. Sin embargo poco o ningún progreso se obtuvo después de esos primeros años. El porcentaje de nacimientos decreció notablemente en las gallinas patas largas. Al suspender la selección, la nacementa tendió a aumentar automáticamente.

Otra evidencia de la existencia de mecanismo homesotáticos se deriva de la presencia de ciertos caracteres defectuosos que no

obedecen una simple explicación de recesivos mendelianos. Dichos defectos solo se explican como ocasionados por un desbalance genético ocurrido por la acumulación de genes homocigotos.

La existencia de un fenómeno de homeostasis genética explica por qué cuando se suspende la selección para ciertos caracteres, éstos tienden a volver a los valores medios existentes antes de que se inicie la selección. También se relacionan a este fenómeno algunos hechos encontrados en cerdos. La creación de líneas consanguíneas en forma rápida por medio de consanguinidad muy estrecha siempre ha resultado en extin-

ción de la línea. Sin embargo, la elevación de la consanguinidad en forma más lenta, o suspendiéndola periódicamente, ha permi-

tido desarrollar líneas con alta consanguinidad sin peligro de extinción (ver Dickerson y Grimes, 1946).

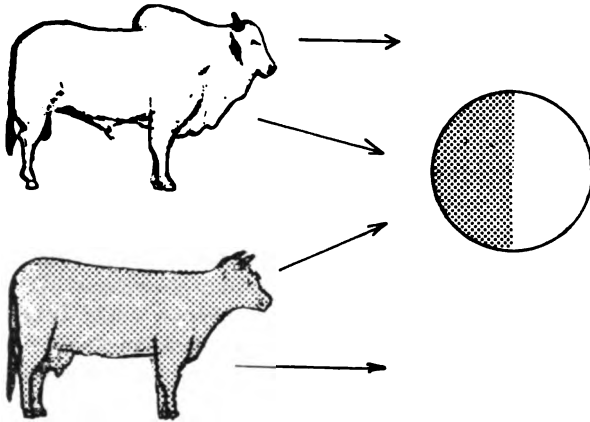
REFERENCIAS

- BERNARD, C. S., CHAPMAN, A. B. y GRUMMER, R. H. 1954. Selection of pigs under farm conditions: kind and amount practiced and recommended selection index. *J. Anim. Sci.* 13:389.
- BOCCARD, R., DUMONT, B. L. y PEYRON, C. 1958. Valeur significative de quelques mensurations pour apprecier la qualité des carcasses d'agneaux. Fourth Meet. European Meat Res. Workers. Cambridge, Sept. 15-19. (mimeo.)
- BUTLER, O. D. 1957. The relation of conformation to carcass traits. *J. Anim. Sci.* 16:227.
- CHRISTIAN, R. E. 1957. The relative emphasis placed on components of a selection index under two nutritional environments. *J. Anim. Sci.* 16:349.
- DICKERSON, G. E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Anim. Prod.* 4:47.
- _____ y GRIMES, J. C. 1946. Effectiveness of selection for efficiency of gain in Duroc swine. *J. Anim. Sci.* 6:265.
- DURHAM, R. M., CHAPMAN, A. B. y GRUMMER, R. H. 1952. Inbred versus non-inbred boars used in two sire herds on Wisconsin farms. *J. Anim. Sci.* 11:134.
- FALCONER, D. S. 1952. The problem of environment and selection. *Amer. Nat.* 86:293.
- FOWLER, S. H. y ENSMINGER, M. E. 1960. Interactions between genotype and plane of nutrition in selection per rate of gain in swine. *J. Anim. Sci.* 19:434.
- FREEMAN, A. E. y DUNBAR, R. S. 1955. Genetic analysis of the components of type, conformation and production in Ayrshire cows. *J. Dairy Sci.* 38:428.
- GIVENS, C. S. Jr., CARTER, R. C. y GAINES, J. A. 1960. Selection indexes for weanling traits in spring lambs. *J. Anim. Sci.* 19:134.
- HAMMOND, J. 1947. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. *Biol. Rev.* 22:195.
- HAZEL, L. N. 1943. The genetic basis of constructing selection indexes. *Genetics* 28:476.
- HOLLAND, L. A. y HAZEL, L. N. 1958. Relationship of live measurements and carcass characteristics of swine. *J. Anim. Sci.* 17:823.
- JOHNSON, K. R. y FOURT, D. L. 1960. Heritability genetic and phenotypic correlations of type, certain components of type and production in Brown Swiss cattle. *J. Dairy Sci.* 43:975.
- LABEN, R. C., CUPPS, P. T., MEAD, S. W. y REGAN, W. M. 1955. Some effects of inbreeding and evidence heterosis through outcrossing in a Holstein-Friesian herd. *J. Dairy Sci.* 38:525.
- LERNER, I. M. 1954. Genetic homeostasis. New York, Wiley.
- _____ 1958. The genetic basis of selection. New York, Wiley.
- LUSH, J. L. 1955. Estimates of heritability in a breeding program. En: Rhoad, A. O., ed. Breeding beef cattle for unfavorable environment. A symposium presented at the King Ranch Centennial Conference. Austin, Univ. of Texas Press. pp. 113-126.
- MAGEE, W. T. y HAZEL, L. N. 1959. General and specific combining ability for 154-day weight among three-line crosses in swine. *J. Anim. Sci.* 18:790.
- MALTOS, J. 1960. Prueba de toros mediante el comportamiento de sus progenies en potrero y corral. Tesis Mag. Agr. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- SHELTON, M. 1959. Selection of fine-wool rams based on record of performance data. *J. Anim. Sci.* 18:925.
- TABLER, K. A. y TOUCHBERRY, R. W. 1955. Selection indices based on milk and fat yield, fat percent and type classification. *J. Dairy Sci.* 38:1155.
- TALLIS, G. M., KLOSTERMAN, E. W. y CAHILL, V. R. 1959. A top cross breeding experiment with outbred and inbred Hereford sires. *J. Anim. Sci.* 18:745.
- TERRIL, C. E. 1949. The relation of face covering to lamb and wool production in range Rambouillet ewes. *J. Anim. Sci.* 8:352.
- WINTERS, L. M. y GREEN, W. W. 1944. A study of the predictive value of scores on body conformation of pigs taken previous to final score. *J. Anim. Sci.* 3:399.



TERCERA PARTE

***Cría práctica de los animales de explotación
pecuaria***



Sistemas de cría

El criador de ganado desearía organizar sus operaciones de acuerdo con planes definidos. El arte del mejoramiento animal, sin embargo no posee fórmulas fijas que puedan ser transmitidas de un criador a otro. Precisamente por eso es arte, porque requiere de una habilidad insuperable de combinar en diferentes tiempos y con distintos animales, los sistemas de cría más adecuados.

Algunos conocimientos científicos existentes dan idea sobre los efectos esperados cuando se sigue un sistema de cría. También se posee algunos conocimientos que explican el por qué de los resultados que se obtienen, bajo diferentes prácticas de cría. Es de suponerse que con una revisión de esos conocimientos, el criador práctico obtenga bases para obrar con mejor criterio en sus decisiones sobre cría.

La consanguinidad o endocría

Este es uno de los sistemas de cría más discutidos; siempre que se trata este tema,

se acaloran los ánimos y generalmente no se llega a ninguna conclusión entre los que están en pro o en contra del sistema. Esta situación indica que ambos bandos puedan tener razón y efectivamente es lo que sucede. La consanguinidad puede ser buena y puede ser mala, según los objetivos que se persigan con ella y del material genético con el que se trabaja.

En la formación y perfeccionamiento de todas las razas pecuarias, la consanguinidad ha sido utilizada en mayor o menor grado para fijar o uniformar las características de la raza en cuestión. Desde los tiempos de Roberto Bakewell, se asombraban muchos de sus contemporáneos del éxito que obtenía con ciertos cruzamientos consanguíneos que ellos no se atrevían a usar. En este tiempo, en el perfeccionamiento de la raza Zebú. Brahman Americana y el caso del toro Manso se da un interesante ejemplo sobre lo recomendable o no recomendable de la consanguinidad. El toro Manso fue adquirido por el criador Hudgins, cuando tenía cinco años de edad. El había padreado en un hato pequeño y lo ofrecían en venta en vista de

que no deseaban que cubriera a sus propias hijas. Hudgins lo adquirió y con él estableció una línea superior Brahman de mayor conformación de carne y que fue fundada precisamente por medio de cruzamientos consanguíneos tendientes a concentrar la sangre de Manso. ¿Cometió un error la persona que lo vendió o había sido mal aconsejada al decidir que no era recomendable que dicho toro cubriera sus propias hijas? El resultado de esto es que ambos criadores obraron bien. En un hato pequeño el Manso probablemente no hubiera tenido mayor éxito. La consanguinidad en que se hubiera incurrido quizás hubiera sido excesiva y dañosa. No así en un hato más grande en que fue probado con diferentes líneas y donde la consanguinidad fue utilizada en una forma moderada y acompañada de la selección.

1. Depresión fenotípica debida a consanguinidad. La evidencia experimental existente indica que la práctica de la consanguinidad trae como consecuencia inevitable una pérdida de fortaleza o de capacidad de sobrevivencia en el sentido Darwiniano. Puesto que la productividad pecuaria depende en gran parte de la fortaleza de los individuos, los valores métricos de productividad también se reducen con la consanguinidad. Exáminese algo de la evidencia que sostiene estas aseveraciones.

Uno de los primeros experimentos de laboratorio sobre los efectos de la consanguinidad, fue llevado a cabo por Castle y colaboradores (1906) en *Drosófila*. En general encontraron una reducción de la fertilidad, y estos resultados han sido confirmados por estudios recientes (Tantawy y Reeve, 1956) y (Hollingsworth y Smith, 1955).

En el primer experimento de Castle, ya se presentaba evidencia de que después de un cruzamiento entre líneas consanguíneas había una recuperación espectacular de la productividad. Los resultados prácticos obtenidos con el maíz híbrido vinieron a confirmar que bajo consanguinidad, se obtiene el reverso exacto del vigor híbrido, es decir, se obtiene una pérdida de vigor o hay una recuperación, a veces más allá de lo esperado, cuando se rompe la consanguinidad.

Dos experimentos notables de consanguinidad en pequeños mamíferos fueron hechos sobre ratas albinas por la señorita King (1918, 1919) y sobre conejillos de Indias por Wright (1922). En el experimento sobre conejillos de Indias se desarrollaron varias líneas consanguíneas simultáneamente y se compararon con animales contemporáneos no consanguíneos. En general hubo siempre pérdida de vigor en los consanguíneos, pero al cruzar diferentes líneas, se obtenía un vigor superior al de las líneas paternas.

En el experimento de la señorita King había dos objetivos de gran interés práctico para los ganaderos. Toda la población se originó de dos pares de hermanos completos. Se continuaron los cruzamientos entre hermanos completos por 25 generaciones, pero bajo dos regímenes muy especiales de selección. En los descendientes de una pareja se realizaba selección en favor de las camadas con predominancia de machos. Especialmente después de la quinta generación, a medida que aumentaba la colonia en número, se intensificaba la selección. En la línea descendiente de la otra pareja se concentró el esfuerzo de selección en favor de las camadas en que prevalecían las hembras sobre los machos. En ambos casos se seleccionaban los animales más vigorosos. Los consanguíneos terminaron con un número medio de 7.5 ratas por camada, mientras que los testigos no consanguíneos tenían 6.7. Se encontró además que al seleccionar para un crecimiento vigoroso se obtenía también progreso en fertilidad y temprana madurez sexual. En otras palabras, varios de los caracteres deseables estaban correlacionados. Este tipo de correlaciones no se encontraron en el otro trabajo sobre conejillos de Indias.

En el experimento con ratas se obtuvo bastante éxito en lograr el objetivo de cambiar las proporciones entre los sexos. La línea con predominancia de machos terminó con nacencias de 122.3 machos por 100 hembras, y la línea opuesta terminó con 81.8 machos por 100 hembras.

Estos experimentos, así como el éxito espectacular que se estaba obteniendo con el maíz híbrido, dieron origen a muchos proyectos entusiastas sobre consanguinidad en

CUADRO No. 44

Depresión fenotípica en algunos caracteres afectados por la consanguinidad. Los números representan el descenso en valor fenotípico medio por cada aumento de 10 por ciento en los coeficientes de consanguinidad de la población.

ESPECIES	Unidades perdidas por cada 10 por ciento de aumento de consanguinidad		Fuente
BOVINOS DE CARNE			
Pesos al destete:			
Al aumentar la consanguinidad de la madre	17.5	lbs.	Burgess et al., 1954
Al aumentar la consanguinidad del becerro	11.5	lbs.	Burgess et al., 1954
Consumo de forraje por día por individuo:			
Al aumentar la consanguinidad del becerro	0.2	lbs.	Swiger et al., 1961
Al aumentar la consanguinidad de la madre	0.17	lbs.	Swiger et al., 1961
CERDOS			
Número de lechones nacidos por camada	0.037	lechón	Comstock y Winters, 1944
Número de lechones nacidos por camada	0.20	lechón	Bradford et al., 1958
Número de lechones destetados por camada	0.45	lechón	Bradford et al., 1958
Peso individual de lechones a los cinco meses	6.9	lbs.	Bradford et al., 1958
Peso total de la camada a los cinco meses	75.	lbs.	Bradford et al., 1958
Número de lechones nacidos por camada	0.26	lechones	Dickerson, et al., 1946
Peso de los lechones a los cinco meses	6.8	lbs.	Dickerson, et al., 1946
BOVINOS DE LECHE			
Peso al nacer	2.3	lbs.	Tyler et al., 1947
Peso a los 18 meses	20.0	lbs.	Tyler et al., 1949
Circunferencia del pecho	1.0	cm.	Tyler et al., 1949
Producción de leche	73.8	lbs.	Tyler et al., 1949
Producción de leche	100.0	lbs.	Robertson, 1954
Producción de leche	54.0	lbs.	Krosigk von y Lush, 1958
OVEJAS			
Peso de la esquila	0.64	lb.	Morley, 1954
Largo de la lana	0.12	cm.	Morley, 1954
Peso individual al año de edad	2.91	lb.	Morley, 1954
GALLINAS			
Producción de huevos	0.26	huevos	Shoffner, 1948
Porcentaje de nacimientos	4.36	por ciento	

los animales domésticos. Varios de esos proyectos tuvieron corta duración. En casi la mayoría se confirmaba la pérdida de vigor, y fertilidad después de los primeros cruza- mientos consanguíneos intensos (hermanos completos, padres con hijos). El Cuadro N° 44 presenta algunos de esos resultados.

Del examen de dicho Cuadro se llega a la conclusión de que un sistema de cría basa-

do en consanguinidad no lleva sino al des- censo de la productividad. Esta conclusión sería injustificada si no se examina otra evi- dencia. En primer lugar no todos los caracte- res se deprimen en la misma forma. En ga- nado de leche, por ejemplo, el porcentaje de grasa no se ve afectado por la consangui- nidad, y aún algunos estudios muestran que a medida que se eleva la consanguinidad

también suben los porcentajes de grasa. En segundo lugar se sabe que en el desarrollo de muchas de las mejores razas pecuarias se ha recurrido a la consanguinidad. Existen algunos trabajos experimentales en que no ha aparecido mayor pérdida de vigor por consanguinidad. Tales son los resultados de Hughes (1933) sobre efectos de la consanguinidad en cerdos Berkshire. Por lo tanto es posible citar evidencia en favor con la misma facilidad con que se cita en contra de la consanguinidad.

2. Capacidad de la selección para contrarrestar los efectos de la consanguinidad. Los experimentos de la señorita King demostraron que la selección en favor del vigor podía anular los efectos que normalmente tiene la consanguinidad en contra de él. Sin embargo en ratas era posible alcanzar una intensidad de selección mucho más elevada que la que se puede obtener con los animales de explotación pecuaria. Cuando se intentaron experimentos similares con cerdos, los resultados en general fueron poco satisfactorios. La pérdida de vigor era evidente a pesar de los esfuerzos de contrarrestarla por medio de selección. Muchas líneas fueron descartadas debido a infertilidad o alta mortalidad en los lechones. Hodgson (1935) informa sobre el desarrollo de tres líneas consanguíneas de cerdos Poland China. Las tres líneas tuvieron dificultades de fertilidad y vigor al grado que estuvieron a punto de desaparecer. Sin embargo una línea (Minnesota M) ha sido continuada desde 1922 hasta el presente y tiene un índice de consanguinidad mayor de 80 por ciento. En Duroc Jerseys (Chambers y Whatley, 1951) una línea tuvo que ser eliminada cuando llegó a 37 por ciento de consanguinidad. Comstock y Winters (1944) reunieron las experiencias obtenidas en Minnesota hasta entonces y concluyeron que casi todos los primeros intentos de consanguinidad proseguían a un nivel demasiado intenso (cruzamientos entre hermanos completos) y que la selección posible no contrarrestaba las pérdidas de vigor. Sin embargo con métodos de consanguinidad menos intensos (cruzamientos entre medios hermanos) o bien por medio de métodos va-

riables de apareamiento que permitían disminuir la consanguinidad cuando los resultados eran adversos, era posible contrarrestar la pérdida de vigor por medio de selección. Los últimos resultados indican que esto ha sido posible en ciertos casos, pero el mantenimiento de un alto nivel de fertilidad ha sido casi imposible a pesar de selección muy rigurosa (Fine y Winters, 1952). Las pérdidas en rapidez de aumentos de peso debidas a consanguinidad han sido muy diferentes en distintas líneas (Fine y Winters, 1953).

En ganado de leche, es notable que en ciertos toros hubo una depresión de la producción cuando se obtuvieron hijas consanguíneas de ellos, pero en otros, no ocurrió lo mismo (Tyler, Chapman y Dickerson, 1947).

Todos estos resultados indican que si bien en un promedio general, la consanguinidad resulta en una pérdida de vigor, fertilidad y productividad, algunas líneas o combinaciones genotípicas son más susceptibles que otras de sufrir esta depresión. Los resultados son imposibles de predecir, pero la selección puede ayudar a evitar fracasos, siempre que la intensidad de consanguinidad sea conmesurada con las posibilidades de selección.

3. ¿Qué beneficio espera obtenerse mediante la consanguinidad? Si toda la evidencia existente indica que la consanguinidad lleva a resultados problemáticos en que las probabilidades son más bien de pérdida que de ganancia, ¿por qué no abandonar este sistema del todo? La contestación a esta pregunta radica en varios hechos importantes.

En primer término todo buen criador tiene la ambición de lograr resultados menos inseguros en sus operaciones de cría. La consanguinidad que acarrea automáticamente un aumento de la homocigosis vuelve a una población genética más uniforme, y por lo tanto, más semejantes las crías a sus progenitores. En la formación de las razas en que se desea un grado de fijación de ciertos caracteres, la consanguinidad en manos de criadores hábiles ha dado ese resultado.

Por otra parte, la consanguinidad puede acarrear un beneficio de purificación, pues

descubre defectos recesivos en una población. En esta forma se pueden destruir por completo ciertos genes indeseables (principalmente los letales) que en una población no consanguínea se seguirían perpetuando. Experimentos de consanguinidad con ganado Jersey (Regan et al., 1935), (Gregory et al., 1942, 1943, 1944, 1946) han descubierto recesivos que producen defectos de la piel, huesos, nervios y esterilidad. Es evidente que una población que se deshace de esos defectos antes de multiplicarse y expandirse, es una población con ventajas económicas.

En la formación de las razas más modernas, moldeadas en estaciones experimentales y bajo el cuidado de genetistas se ha utilizado la consanguinidad. Así describe Winters (1958), cómo en la formación de las razas de cerdos Minnesota, después de un cruzamiento entre dos razas diferentes, se recurrió a un período de selección y consanguinidad para perfeccionar las características deseables. En este período (Fine y Winters, 1953) se hizo evidente la depresión fenotípica (debida a consanguinidad) en la rapidez del crecimiento y fertilidad, pero la selección pudo mantener un balance de tal manera que estas nuevas razas todavía son superiores a otras antiguas. La depresión fue mayor en la Minnesota N° 1 que en la N° 2. Finalmente en explotación comercial se recomienda nuevamente el cruzamiento entre las dos razas y la uniformidad obtenida permite una alta predicción sobre los resultados esperados de esta cruce.

Algunas de las ambiciones teóricas y prácticas de propagandistas entusiastas de la consanguinidad no han sido justificadas. En un tiempo se llegó a creer que mediante consanguinidad sería posible obtener super razas, con todos los caracteres más productivos en forma homocigota y por lo tanto, sin nuevas variaciones. Esta teoría fue propuesta aún por algunos hombres de ciencia, pero al ser puesta a prueba, sobre todo en caracteres con bajos índices de herencia aditiva (postura en gallinas) ha dado resultado muy poco satisfactorio (Yamada et al., 1958). También esa teoría ignoraba que un cierto grado de genes en estado heterocigoto son benéficos a la sobrevivencia y vigor de la po-

blación (Lerner, 1954, ideas asociadas al concepto de homeostasis genética). Por lo tanto, la promesa de purificación de razas consanguíneas invariables para alta productividad parece ser de imposible obtención. Es sin embargo, a través del cruzamiento entre grupos homogéneos (consanguíneos) que se puede planear la obtención de un grado de heterocigosis útil a la explotación comercial.

4. Conclusiones sobre el valor y limitaciones de la consanguinidad:

- a) La consanguinidad resulta en una pérdida de vigor, fertilidad y poder de sobrevivencia. El grado de esta pérdida puede ser muy variable en diferentes hatos o materiales genéticos.
- b) La consanguinidad permite uniformar los genotipos y reducir la variabilidad y la incertidumbre en los resultados de la cría.
- c) La selección es capaz de contrarrestar los malos efectos de la consanguinidad. En los animales domésticos la lentitud de reproducción limita la efectividad de la selección, salvo que los sistemas consanguíneos no sean muy estrechos. Un sistema flexible de cría en que se reduzca la intensidad de consanguinidad para permitir la acción efectiva de la selección ha llegado a dar buenos resultados y poblaciones muy uniformes.
- d) La consanguinidad permite el descubrimiento de genes recesivos indeseables y su eliminación.
- e) La consanguinidad en sí no resulta en mayor o en menor mérito que el de los genes existentes en la población. Lo que se obtiene es un examen crítico de su valor, y posible concentración de las combinaciones genéticas deseables. El éxito o fracaso de la consanguinidad depende en gran parte del material con que se inicia y de los objetivos que se persiguen.
- f) Los objetivos más lógicos que se pueden lograr con sistemas de cría consanguínea son los de uniformar una población de reciente formación. Es conveniente tener una idea precisa de cuáles son las características que se desean uniformar para efectuar selección en favor de ellas. La producción de líneas consanguíneas tam-

bién puede tener como objetivo lógico su ulterior cruzamiento en cría comercial, logrando no solo recuperación del vigor perdido sino resultados uniformes en los híbridos.

El encaste

Este es uno de los sistemas de cría más sencillo y practicado como método de mejoramiento animal en áreas de ganadería primitiva o en el inicio de su desarrollo. Consiste esencialmente en la sustitución gradual de los genes de una población por los genes de otra población. Esto se efectúa mediante el uso progresivo de toros de una nueva raza sobre la primera, segunda y tercera generación después de iniciado el encaste. Generalmente se usan machos de la raza mejoradora sobre la población hembra que se quiere mejorar. En inglés este método recibe el nombre de "grading-up", y a los animales encastados se les denomina "grades". En algunos países de América Latina los animales de alto encaste son denominados "puros por cruce", sobre todo si son admitidos en libros genealógicos de alguna raza.

1. **Mecanismo del sistema.** El procedimiento usual consiste en apareamiento de

machos de razas puras o registrados, con hembras de razas o tipos indefinidos. Se obtiene así una generación con 50 por ciento de la raza mejoradora, o sea un animal "media sangre". A las hembras de esta generación se les vuelve a aparear con un macho de la misma raza y se obtienen " $\frac{3}{4}$ de sangre". En las siguientes generaciones se obtienen animales con $\frac{7}{8}$, $\frac{15}{16}$ y $\frac{31}{32}$ de la raza de los toros que se han venido usando.

Los datos experimentales que se conocen acerca de los méritos de este sistema, prueban que es muy valioso cuando se inicia el mejoramiento genético en un área, siempre que dicha área posea clima y potencialidades forrajeras adecuadas para la raza que se está introduciendo. Uno de los experimentos clásicos sobre producción de leche fue hecho en Iowa (McCanlish, Gillete y Kildee, 1919). Los resultados en producción de leche de dos generaciones progresivas se reproducen en el Cuadro No. 45.

Resultados similares se pueden citar en otras especies. Así por ejemplo, en cabras lecheras en un experimento realizado en Nuevo México se usó la raza Toggenburg como mejoradora de la producción lechera de la cabra nativa (Cuadro No. 46).

CUADRO No. 45

Mejoramiento progresivo de la producción lechera mediante el método de encaste practicado en Iowa sobre una población básica de vacas 'nativas' de Arkansas. (Datos de McCandlish, Gillete y Kildee, 1919). Todos los promedios en equivalente adulto, kgs. de leche por lactancia.

	Producción	Número de lactancias
Vacas nativas que llegaron adultas a Iowa	1,440.3	15
Vacas nativas que llegaron de cuatro años a Iowa	1,635.0	15
Vacas nativas que crecieron en Iowa	1,831.8	28
Vacas $\frac{1}{2}$ sangre Holstein hijas de nativas	3,108.9	11
Vacas $\frac{3}{4}$ Holstein hijas de las anteriores	5,057.5	3
Vacas $\frac{1}{2}$ sangre Guernsey hijas de nativas	2,318.8	7
Vacas $\frac{3}{4}$ Guernsey hijas de las anteriores	2,636.0	2
Vacas $\frac{1}{2}$ sangre Jersey hijas de nativas	2,276.0	3
Vacas $\frac{3}{4}$ Jersey hijas de las anteriores	2,459.0	1

CUADRO No. 46

Mejoramiento progresivo de la producción lechera de cabras nativas de Nuevo México encastadas progresivamente con machos de la raza Toggenburg.

(Datos de Addington y Cunningham, 1935).

Sangre	Número de animales	Producción de leche (kgs. por lactancia)	Porcentaje de grasa	Duración de la lactancia. Días
Nativa	8	237	5 %	230
$\frac{1}{2}$ Toggenburg	22	481	3.9 %	279
$\frac{3}{4}$ Toggenburg	30	515	3.62%	282
$\frac{7}{8}$ Toggenburg	27	599	3.61%	288
15/16 Toggenburg	19	688	3.73%	303
Más de 15/16	10	598	3.82%	300

2. Limitaciones y problemas del método de encaste. Del examen de los resultados experimentales presentados en los Cuadros Nos. 45 y 46 se deduce que el mayor adelanto en la producción se obtiene en la primera y segunda generación. En realidad en muchos casos, después de que se llega a una pureza de 15/16 puede haber descenso en vez de aumento en la productividad. Este fenómeno tiene una explicación científica muy sencilla. Si el promedio de producción de las cabras Toggenburg en Nuevo México es de 600 kgs. y el de las cabras nativas es de 230 kgs. es obvio que en la primera y segunda generación cualquier macho Toggenburg va a acarrear un aumento en la producción; pero a medida que la población encastada se aproxima a la producción de la raza pura, solo machos muy superiores serán capaces de provocar un aumento en la producción. Es decir, el criador que pone toda su fe en el progreso genético en un método de encaste progresivo, debe darse cuenta desde un principio que a medida que avanza tiene que tener más cuidado en la selección de sus sementales. Esto no quiere decir solamente que debe de pagar mayores precios por ellos, sino pedir que tengan alguna medida de mérito productivo que garantice en alguna forma que van a llevar

mayor productividad que la ya tiene su hato.

En realidad en el experimento de Iowa solo los toros Holstein fueron capaces de lograr un aumento similar en $\frac{3}{4}$, al que se había obtenido en el primer cruce. Sin duda se trataba de toros Holstein de muy buena calidad lechera, pero también reflejan el hecho de que el promedio de producción del Holstein está muy por encima del de las vacas nativas con que se inició el experimento. Nótese además que es bastante difícil decir cuál era el valor genotípico de las vacas corrientes pues estas produjeron más, mientras más jóvenes llegaron al ambiente de Iowa. Los toros Guernsey y Jersey apenas elevaron en unos cuantos kilos la producción del $\frac{3}{4}$ sobre el $\frac{1}{2}$ sangre. Es decir, ya el media sangre se aproximaba bastante al promedio de la raza. El número de vacas usado para medir la producción del $\frac{3}{4}$ es sumamente pequeño y sujeto a serios errores de muestreo. Desafortunadamente el experimento no fue continuado hasta obtener más datos o llegar al $\frac{7}{8}$ y $\frac{15}{16}$. En el Cuadro No. 47 aparecen datos que muestran que uno de los toros Guernsey casi no obtuvo ninguna mejora sobre la producción de las vacas nativas y sus hijas produjeron realmente menos que las madres sobre las que fue usado el otro toro Guernsey.

CUADRO No. 47

Diferencia en adelanto productivo obtenido con el uso de dos toros Guernsey sobre una población de vacas corrientes de Arkansas.
(Datos de Mc-Candlish, Gillete y Kildee, 1919).

Producción de las madres	Número de lactancias	Producción de las hijas	Número de lactancias	Nombre del toro usado
1,765.9 kgs.	11	1,838.6 kgs.	7	Fullwood hopeful Rouge II son
2,025.9 kgs.	24	2,464.0 kgs.	9	

El Cuadro No. 48 muestra datos de encaste en ovejas. Las dos razas usadas son de tipo de carne Hampshire y Shropshire. Es fácil ver que en muchas de las medidas el avance logrado entre el $\frac{1}{2}$ sangre y el $\frac{3}{4}$ es muy pequeño y en los pesos de sacrificio los corderos (capones) media sangre muestran evidencias de vigor híbrido.

En muchas situaciones también debe de tenerse especial precaución en no obsesionarse con los méritos de la raza mejoradora y olvidar o perder del todo alguna cualidad

que posea en mayor grado el animal nativo o corriente. En el experimento anterior sobre mejoramiento de cabras en Nuevo México, si el porcentaje de grasa hubiera sido una cualidad deseada, es obvio que la cabra nativa poseía mayores cualidades en ese sentido que la raza mejoradora. Si se hubiera deseado aumentar la producción de leche sin perder el porcentaje de grasa debería de haberse detenido el encaste en el nivel de $\frac{3}{4}$ y seleccionar los animales por su porcentaje de grasa.

CUADRO No. 48

Pruebas de aumentos en producción de carne por medio de cruzamientos con dos razas de carne sobre ovejas nativas. (Datos de Foster y Hostetler, 1939).

Progenitores Padre X Madre	Características de los corderos					Peso de sacrificio y porcentaje de rendimiento	
	Peso de las madres kgs.	Pesos al nacer		Porcentaje de crías destetadas	Aumento diario al destete gms.	Kgs.	%
		sencillos kgs.	gemelos kgs.				
Nativo X nativo	31.8	3.0	2.68	88	186	25.3	27.1
Shropshire X nativo	34.9	4.0		88	263	30.9	35.1
Shropshire X $\frac{1}{2}$ sangre Shropshire y nativo	50.2	4.5	3.7	91	290	31.5	33.6
Shropshire X $\frac{3}{4}$ Shropshire	42.3	3.6	2.9	78	272	29.3	30.5
Hampshire X nativo	33.2	3.7	3.5	100	213	34.0	36.7
Hampshire X $\frac{1}{2}$ sangre Hampshire nativo	49.7	4.1	2.7	95	295	31.5	33.6
Hampshire X $\frac{3}{4}$ Hampshire $\frac{1}{4}$ nativo	46.3	4.2				31.9	34.6
Hampshire X Hampshire	63.2	4.6	3.4	88	300	34.0	35.8

Hasta aquí se ha considerado el encaste mediante la transferencia de genes de una raza superior a una inferior. Supóngase que la explotación se hará en un ambiente favorable a la máxima expresión fenotípica de la raza mejoradora. Problemas muy diferentes ocurren si se trata de transferir una raza superior a un ambiente desfavorable. También se presenta un problema distinto en la producción de carne (cerdos y bovinos) o en la producción de huevos, debido a que esos caracteres son más susceptibles de presentar fenómenos de heterosis (vigor híbrido) que la producción lechera. Examine estas dos situaciones en mayor detalle.

3. Problemas de encaste en caracteres susceptibles de expresar vigor híbrido. En ganado bovino de carne se hicieron algunas pruebas en EE. UU. en los mismos años en que se obtenía un gran éxito en el mejoramiento lechero mediante la absorción y eliminación progresiva de ganados nativos, pero los datos no fueron tan convincentes. En el Estado de Arkansas, Semple y Devorachek (1930) llevaron a cabo un experimento en que estudiaron los aumentos de peso y costos de producción de animales con media sangre y $\frac{3}{4}$ de sangre Angus en comparación con vacas corrientes de la región que sirvieron de base al encaste, pero tuvieron la precaución de mantener un grupo de Angus puros, como testigo. En algunos caracteres los animales de $\frac{1}{2}$ y $\frac{3}{4}$ de

sangre fueron más productivos que los nativos y también superaron a los puros. Lo más sorprendente fue que en algunas medidas los animales corrientes superaron a los otros tres grupos (Cuadro No. 49).

Sin embargo, en aquel tiempo no se le dio suficiente importancia a los factores de adaptabilidad en que podían haber contribuido los animales nativos o a la posibilidad de explotación comercial del vigor híbrido. No fue sino años más tarde que estos factores se empezaron a tomar en cuenta, cuando ya habían desaparecido los animales nativos del Sur de EE. UU. y se introdujo al Zebú como raza con mayor adaptabilidad a esas zonas. Los problemas de explotación del vigor híbrido entre animales europeos e indios, será descrito más adelante.

Los resultados anteriores demuestran que en aquellos caracteres susceptibles de expresar vigor híbrido o dependientes de factores hereditarios no aditivos, un sistema de encaste puede terminar con menor productividad a medida que se avanza en el programa y se llega a la pureza de raza. Lo mismo ocurre aún con caracteres aditivos, (poco susceptibles de expresar vigor híbrido) si se trabaja en ambientes muy desfavorables a la raza que se pretende introducir. Este problema es de especial interés para las zonas tropicales, cuando se trata de mejorar la ganadería local con introducción continua de razas inadaptadas.

CUADRO No. 49

Productividad de carne de bovinos nativos de Arkansas en comparación con Aberdeen Angus y sus cruizas. (Datos de Semple y Devorachek, 1930).

	Aberdeen Angus puros	$\frac{1}{2}$ Angus $\frac{1}{2}$ Nativo	$\frac{1}{4}$ Angus $\frac{3}{4}$ Nativo	Nativo
Costo hasta el destete por cabeza (Dls.)	41.2	37.6	32.9	35.1
Aumentos de peso diarios hasta el destete gramos	722	763	777	768
Diferencia entre valor de venta y costo de alimentación por cabeza. (Dls.)	3.0	6.4	7.7	1.24
Pérdida de peso en tránsito. Porcentaje	5.0	4.8	4.8	6.3

4. ¿Deben o no registrarse los animales de alto encaste? Esta discusión es de gran actualidad en muchos países de América Latina en que la iniciación de registros genealógicos presenta el problema de cuáles animales incluir en los primeros registros. Esta es en realidad la misma pregunta que han tenido que confrontar todos los sistemas de registro genealógico: ¿deben sus libros ser cerrados o abiertos? Por libros genealógicos cerrados se entiende que solo pueden tener derecho a registro los animales hijos de padre y madre ya incluidos anteriormente en el registro. Por libros genealógicos abiertos se entiende aquel sistema por el cual animales de alto encaste o que llenan ciertos requisitos de tipo o producción pueden ingresar a los libros aunque solo uno de sus padres esté incluido de antemano en ellos.

Los apasionados "puristas" afirman que sólo los animales hijos de padre y madre registrados (puros) pueden poseer todas las características de la raza, y sólo ellos pueden transmitir con regularidad (prepotencia) los caracteres que tanto ha costado fijar en la raza en cuestión.

Olvidan sin embargo, que esa raza posee una "pureza" que no ha sido certificada por ninguna ley genética sino por un grupo de individuos que decidieron aceptar ciertos animales en los libros iniciales. Se olvidan asimismo que la pureza a que se refieren no comprende sino unos cuantos genes fácilmente reconocibles (las marcas de la raza) y que en otras características, sobre todo las de productividad, los animales "puros" no poseen ninguna uniformidad ni pureza. Los libros cerrados asumen (erróneamente) que todas las combinaciones genéticas que le interesan a los criadores de esa raza ya las poseen los animales fundadores o los que existían en el momento en que se cerraron los libros. Esta idea ha creado una falsa confianza en la bondad de los animales "puros", que tarde o temprano es descubierta por los ganaderos que tienen que vivir de la producción de los animales y no de los "papeles" que poseen. Así en las grandes lecherías comerciales de Los Angeles, California, EE. UU., es casi una regla

que los animales más apreciados y por los que se paga mayor precio son de alto encaste Holstein y no los puros.

La presión económica de este tiempo, está poniendo al descubierto que las mejores combinaciones genéticas no las posee ninguna raza en exclusividad. Es signo de una actitud más sensata por parte de los nuevos criadores de antiguas razas el hecho de que en Inglaterra se estén considerando planes para incorporar al Red Poll genes para producción de leche de la raza Roja Danesa. Es decir, los criadores ingleses de Red Poll se han convencido de que dentro de sus animales puros no se consiguen las combinaciones genéticas que se necesitan para competir con las grandes razas productoras de leche. Quizás este "impasse" de la mediocre producción lechera del Red Poll se hubiera evitado si se permitiera el ingreso a los libros de animales con alta producción, encastados de Red Poll.

En los países de América Latina, ha ocurrido con frecuencia que material genético verdaderamente valioso se ha perdido debido a la barrera impuesta por la pureza de raza a la introducción de animales superiores en producción pero "no puros" a los registros. La creación de libros separados para animales de alto encaste (puros por cruce) y para animales puros por genealogía, no resuelve el problema del todo, pues sigue existiendo la barrera que no permite a los animales puros obtener el beneficio de las mejores combinaciones encontradas en los puros por cruce.

El argumento en favor de la admisión al registro de razas puras de animales con alto encaste, suscita inmediatamente la pregunta por parte de los criadores sobre cuál debe de ser el grado de encaste admisible en los libros. La evidencia científica que se posee contesta esta pregunta con la misma evidencia que dice que ningún animal puro posee la exclusiva sobre las mejores combinaciones genéticas. Es decir, si hay variabilidad en la productividad de la raza pura también la habrá en los animales que lleven 7/8, 15/16 ó 31/32 de los genes de esa raza. En otras palabras, no es lógico admitir el registro de un animal automáticamente por su

grado de encaste sino pedirle que lleve una contribución valiosa a la raza a la cual se va a incorporar. Se pueden citar los casos de novillos, grandes campeones en Chicago o en Smithfield que solo tenían $\frac{3}{4}$ de sangre de la raza que representaba. Sin embargo, estos eran animales notables entre muchos otros con el mismo grado de encaste. Por lo tanto, la mejor recomendación sería en el sentido de admitir al registro animales de cierto grado de pureza en adelante (por lo general más de $\frac{7}{8}$), siempre y cuando posean no solo las características externas de la raza sino alguna prueba de productividad que los certifique como animales superiores: kgs. de leche, kgs. de lana, kgs. de aumento diario de peso (ver extensión del tema más adelante bajo cría de razas puras).

Un sistema moderno de registro genealógico con libros abiertos es el que mantiene la raza Santa Gertrudis. La sociedad de criadores "Santa Gertrudis Breeders International, de Kingsville, Texas" aprueba un plan de encaste presentado por el criador. Se inspeccionan y aprueban para cruzamientos sucesivos las hembras $\frac{3}{4}$ pero no se registran. Se presentan para inspección y aprobación por jueces de la Asociación, a los descendientes de estas hembras $\frac{3}{4}$ o sea las $\frac{7}{8}$ y siempre con el uso de toros registrados. Los animales aprobados reciben un registro provisional y sus descendientes o sean las hembras $\frac{15}{16}$ ya tienen acceso a la inscripción en los libros genealógicos de la raza pura siempre que pasen una nueva inspección y posean todas las características de la raza. Por medio de este sistema u otros similares se pueden conservar todas las características de una raza y además rejuvenecerla constantemente mediante el ingreso a los libros de animales superiores. Estos pueden llevar el vigor y fortaleza o productividad de nuevas combinaciones genéticas, además de la "caracterización" tradicional de la raza.

5. El encaste en ambientes desfavorables. Los trabajos que se han examinado parecen indicar que en ganado de leche las razas más productoras desarrolladas en Europa han logrado concentrar gran número de genes de naturaleza aditiva para producción de leche. Esta acumulación benéfica de

genes deseables las coloca a gran distancia por delante de las razas no especializadas en leche. Este efecto acumulativo se refleja al transferir los genes de producción de leche por medio del encaste, a una población inferior. Así se demuestra mayor producción progresivamente, hasta llegar a los niveles medios de la raza. En ganado de carne este efecto no se logra, sea porque las razas de carne europeas han acumulado menor número de genes de productividad de carne, sea porque en la primera generación de cruzamientos con estirpes corrientes, aparece el fenómeno de vigor híbrido.

Es notable por lo tanto encontrar que aún en ganado de leche, los resultados notables encontrados en EE. UU. (o la Argentina, o sur de Australia o Nueva Zelandia) no se repiten en tierras tropicales. Así por ejemplo, en intentos efectuados en la India para lograr mayor producción láctea en el Zebú mediante su transformación progresiva en Holstein-Friesian, el progreso no se detuvo en el $\frac{7}{8}$ como en la zona templada, sino que los media sangre y los $\frac{5}{8}$ produjeron más que los que tenían $\frac{3}{4}$ ó $\frac{7}{8}$ de sangre Holstein. Aquí ha entrado a operar el factor adaptación al medio. Los animales con $\frac{3}{4}$ y $\frac{7}{8}$ Holstein, aunque hayan recibido mayor número de genes para producción de leche que los media sangre, no expresan su dotación genotípica en el fenotipo, debido a la falta de vigor y adaptación al medio. Los datos de la India, (tomados de Phillips, 1949) y otros datos de nuestro propio hemisferio obtenidos en la antigua finca experimental de Hope, Jamaica (tomados de Howe, 1949), demuestran claramente estos conceptos (Cuadro No. 50).

Las experiencias con ganado de carne han sido desde luego más marcadas en cuanto a superioridad del media sangre en ambientes desfavorables, no solo por el fenómeno de pérdida en adaptación a medida que avanza el encaste, sino por pérdida del vigor híbrido. Estos problemas y la explotación comercial del vigor híbrido en la producción de carne, serán descritos en el Capítulo 14 Reproducción y selección del bovino de Carne.

CUADRO No. 50

Producción media de leche en kilogramos por razas y grupos durante 305 días de lactancia del ganado vacuno en Hope, Jamaica (Howe, 1949) y en la India (Phillips, 1949).

Raza	Grupos					Promedios de la raza	Margen de error
	I puro	II $\frac{7}{8}$	III $\frac{3}{4}$	IV $\frac{5}{8}$	V $\frac{1}{2}$		
Jersey	1,827.3	1,889.1	1,450.9	1,747.3	2,054.5	1,816.8	18.2
Guernsey	1,613.2	1,501.8	1,803.2	1,817.7	1,815.0	1,764.1	19.5
Holstein	—	1,700.0	2,320.0	2,217.3	2,502.7	2,337.3	48.2
Promedio del grupo, todas las razas en Jamaica	1,789.5	1,772.3	1,855.5	1,829.5	2,090.0	—	—
	I puro	II $\frac{7}{8}$	III $\frac{3}{4}$	IV $\frac{5}{8}$	V $\frac{1}{2}$	VI $\frac{1}{4}$	VII $\frac{1}{8}$
Holstein, India	—	2,809	3,029	3,175	3,171	2,719	2,200

En este capítulo solo se presenta un rápido análisis de los principios involucrados. Es notable apuntar que en las grandes áreas productoras de carne en América tropical la introducción del Zebú acarrió un gran aumento de la productividad. Esto se pudo observar en la costa del Pacífico de Centro América, Sabanas de Bolívar en Colombia, Llanos de Venezuela y varias regiones del Brasil. Sin embargo, después del impulso inicial en que contribuían los animales media sangre y tres cuartos, la productividad en vez de seguir aumentando con mayor proporción de sangre Zebú, ha disminuido. Esto se debe a la pérdida del vigor híbrido en la población. Es de lamentarse que faltó visión sobre estos fenómenos en muchas áreas, y la expansión del Zebú sin proteger a la otra parte que había contribuido al vigor híbrido, hace ahora imposible repetir el proceso. Así desaparecieron los ganados criollos del Guanacaste en el Pacífico de Costa Rica, y los criollos y Romo Sinuanos de las Sabanas de Bolívar (que producían con el Zebú los grandes novillos rojos denominados Aya-pelños en el mercado de ganados en Medellín, Colombia). Así también están desapareciendo los ganados Caracú de Sao Paulo y Minas Gerais, Brasil.

6. Uso de toros encastados en un sistema de mejoramiento. Las consideraciones anteriores sobre posibles beneficios que pueden acarrear animales de alto encaste (más de 7/8) a una raza ya establecida, son válidos siempre que se establezcan sistemas de valorar dichos animales y exigirles un mínimo de las características de la raza. No se debe de interpretar esto en el sentido de que después de dos cruzamientos sucesivos se debe dejar de utilizar toros de la raza pura. Esto acarrearía consecuencias muy diferentes a las que se esperan obtener mediante el encaste. En este caso se trataría de un método diferente de cría, tendiente quizás a la formación de una nueva raza. Pocos criadores tienen capacidad o número suficiente de animales para emprender la creación de una nueva raza después de cruzar dos o más razas entre sí. Sin embargo, el criador que se crea con capacidad para hacer eso estará en entera libertad de hacerlo pero sus objetivos serán entonces muy diferentes a los del encaste.

Uno de los méritos más obvios del sistema de encaste es su sencillez de objetivos. Se trata de transferir el mayor número de genes de la raza mejoradora a la población del criador. El uso de toros con bajo grado de encaste se aleja de la sencillez de dichos

objetivos y se entra en situaciones complejas de las que difícilmente se sale airoso.

Es completamente erróneo para un criador que inicia un programa de mejoramiento por medio del encaste, utilizar toros de $\frac{1}{2}$ sangre o de $\frac{3}{4}$ bajo el convencimiento de que son más baratos. En el caso de toros media sangre, ellos pueden poseer gran vigor, pero al ser de naturaleza híbrida no transmitirán dicho vigor a nuevos cruzamientos con las sangres que ya poseen. No se excluye la posibilidad de que toros muy superiores en productividad, de bajo encaste, acarren beneficios de producción a una población corriente heterogénea, pero los objetivos de obtener a la mayor brevedad la uniformidad y beneficio del prestigio de una raza, solo se obtiene mediante el uso de toros puros en el encaste.

7. Conclusiones sobre el valor y limitaciones del sistema de encaste:

- a) El método de encaste constituye el camino más rápido para aumentar la producción por medios genéticos, siempre que se trate de razas adaptadas a la región donde se pretende hacer el encaste.
- b) El mayor beneficio se obtiene en los primeros dos o tres cruzamientos. Por lo tanto si se prosigue con el sistema, solo se obtendrá adelanto progresivo si se usan toros muy sobresalientes de la raza mejoradora.
- c) En ambientes desfavorables a la raza mejoradora el adelanto máximo se puede detener en el media sangre, mayor encastamiento con animales inadaptados puede acarrear un descenso en vez de un aumento en la producción.
- d) La selección basada exclusivamente en la ambición de obtener mayor pureza en los animales encastados, puede desperdiciar muchas combinaciones genéticas superiores. Una selección basada en productividad de los animales de alto encaste permite conservar ciertas combinaciones superiores que poseen los animales encastados.
- e) Siempre que se ambicione llegar a obtener la uniformidad y características de una raza definida, solo se deben de utilizar toros puros para practicar el sistema de encaste.

Los sistemas de exocria y la hibridación

Bajo este encabezado se pueden reunir una serie de sistemas en los cuales el objetivo que se persigue es el aumento en la producción de poblaciones comerciales que se perpetúan mediante la reproducción de otras poblaciones independientes. Los fundamentos genéticos de esta clase de cruzamientos han sido explicados en el Capítulo 12, bajo el encabezado de "Selección para efectos máximos no aditivos".

En una o en otra forma todos estos sistemas están relacionados con la explotación del vigor híbrido y es apropiado llamarles métodos de hibridación.

1. **La hibridación entre especies.** Si bien el Zebú (*Bos indicus*) tiene un nombre de especie diferente del bovino europeo (*Bos taurus*) sus híbridos no se pueden considerar estrictamente como inter específicos, ya que son perfectamente fértiles entre sí o en retrocruzas con cualquiera de sus padres. Por lo tanto estos cruzamientos y su importancia comercial serán tratados con los cruzamientos entre razas. Los híbridos inter específicos se caracterizan por la gran distancia genealógica que existe entre sus progenitores y por su casi absoluta esterilidad. El caso más conocido es el de la mula (hija de asno y yegua) y el burdegano (hijo de caballo y burra). El reconocido vigor de estos animales y su capacidad para el trabajo en muy diversos climas y regiones atestiguan su valor. El hecho de que no se reproduzcan (salvo raras excepciones) no disminuye su utilidad y presenta el caso típico de mantenimiento de dos poblaciones completamente independientes para poder producir el híbrido útil.

En bovinos ha existido gran interés teórico sobre la posible explotación de híbridos entre especies asiáticas ajenas al género *Bos*, tales como el Banteng, Gayal y Gaur y el *Bos taurus* pero ningún resultado práctico se ha obtenido.

Desde principios de siglo ha existido un proyecto en el Canadá encaminado a producir un cruzamiento estable entre el bovino europeo (*Bos taurus*) y el Bisonte americano

(*Bison americanus*). Se pretende que este híbrido rinda mayor utilidad que el ganado europeo, en la producción de carne en regiones de primavera muy corta y expuestas a tempestades de nieve con viento de gran fuerza. El bisonte en estas circunstancias volte a la cara de frente a la tempestad; por el contrario el bovino europeo tiene una tendencia a dar la cola a la tempestad y caminar precisamente a donde se acumula la nieve. También se busca un animal que resista los mosquitos del verano. El primer híbrido es más factible obtenerlo con servicio de toro europeo en hembra bisonte (Logan y Sylvestre, 1950). De 213 apareamientos se obtuvieron 86 crías. Los machos F_1 son completamente estériles, pero de 250 híbridas apareadas con toros europeos, se obtuvieron 151 crías. Se prosiguieron otros tipos de retrocruzas con toros europeos y algunos híbridos machos con proporciones variables de sangre de bisonte han sido fértiles. Con ellos se ha establecido un hato de "Cattalo" y se efectúan estudios sobre su productividad en Manyberries, Alberta, Can (Peters, 1958). La eficiencia de producción en corral no ha sido superior en el Cattalo al Hereford, pero su comportamiento fue superior en campo abierto con muy bajas temperaturas (Smoliak y Peters, 1955).

La existencia de un híbrido entre la cabra y la oveja ha sido motivo de mucha discusión, quizás por el hecho de que el morueco cubre a la cabra en celo con frecuencia. Warwick y Berry (1949) decidieron poner la idea sobre bases de observación experimental. Efectivamente lograron obtener una gestación aparente de la monta de moruecos sobre cabras de Angora, pero todas estas preñeces resultaron en muerte eventual de los fetos. Observaciones de los úteros de esas cabras revelaron fetos en diferentes estados de absorción. El de mayor desarrollo era de 62 días de edad. En fechas posteriores eran reabsorbidos o abortados. Tampoco fue posible lograr transferir óvulos fecundados de ovejas a úteros de cabras o viceversa.

En los casos en que han existido mulas fértiles, es curioso notar que los óvulos que producen son siempre el producto de la segregación completa de los cromosomas de ca-

ballo. Es decir producen otra vez una mula con el servicio de un asno y un caballo perfecto con el servicio de un garañón. No han existido nunca casos de machos mulares fértiles. Sin embargo, el instinto sexual está bien desarrollado en el macho mular y para facilitar su manejo y trabajo se acostumbra castrarlo.

El "pien yu" es el híbrido resultante de la cruce entre bovino y yak, y es relativamente fácil de obtenerse.

En los Andes Americanos, en los Auquéridos (Cardozo, 1954) se conocen los híbridos entre:

Machos	Hembras	Nombre del híbrido
Vicuña	Alpaca	Paco-vicuña
Alpaca	Vicuña	Paco-vicuña
Alpaca	Llama	Misti
Llama	Alpaca	Huarizo

Estos dos últimos son fecundos y según Cardozo se desconocen híbridos de Llama X Vicuña, pero si es posible obtener híbridos de Llama X Guanaco y Alpaca X Guanaco. El Paco-vicuña es el que presenta alguna promesa como animal productor de vellón superior. En realidad se han hecho muy pocos estudios sistemáticos sobre la fertilidad de estos híbridos entre los auquéridos, y lo anterior está basado en datos históricos y empíricos.

2. La hibridación entre razas. En la producción animal, la mayoría de los beneficios derivados del vigor híbrido se obtienen del cruzamiento entre razas, con la posible excepción de las aves de corral. En estas últimas, la celeridad de reproducción permite crear líneas específicas para cruzar entre sí en la producción comercial de pollitos tanto de carne como para producción de huevos. En los mamíferos, los intervalos entre generaciones son tan largos que sería muy costoso mantener líneas especiales para cruzamientos, si ellas en sí no tuvieran mayor capacidad de producción. Las razas puras existentes y de fácil disponibilidad ofrecen un material magnífico para hibridación. Al criador le interesa saber cuál es la naturaleza de los beneficios que se obtienen mediante la hibrida-

ción entre razas, y si es posible, predecir entre cuáles se obtendrá la mayor expresión del vigor híbrido. El beneficio que se obtiene mediante la hibridación entre razas es importante en términos de vigor y sobrevivencia total de las crías obtenidas. La relación entre este vigor y la productividad buscada por el hombre es en gran parte incidental.

Esto quiere decir que la superioridad de los híbridos debe de buscarse en términos de muchos factores de vigor y no en caracteres aislados, y en el valor medio de la población total y no de animales escogidos. En la valorización del vigor híbrido obtenible por cruzamientos entre razas, algunos defensores de las razas puras han tratado de desvalorizar el vigor híbrido argumentando que hay animales superiores en algunas razas que poseen cualidades de la misma altura que los que se obtienen con híbridos. Esto sin duda alguna es verdad, pero se trata de pocos individuos excepcionales y no de la población en general.

Por ejemplo, en cruzamientos entre cerdos Poland China y Duroc Jersey, Roberts y Carrol (1939) concluyeron que se obtenía en realidad muy poco vigor híbrido, pues en uno de los cruzamientos los aumentos diarios de peso no fueron muy superiores en el híbrido a los obtenidos con los mejores puros (Duroc), y en otra prueba los aumentos de los híbridos fueron solo iguales a los del mejor puro (en este caso Poland China). Winters (1958) combate este modo de pensar y lo compara a lo que ocurriría si un tirador compitiera con sus cinco mejores tiros (de veinte o treinta), en contra del promedio de un contrincante. Los aumentos diarios de peso son apenas una medida aislada de productividad. En la producción comercial se hace o se deja de hacer dinero por una combinación de factores tales como fertilidad, sobrevivencia, aumentos de peso, eficiencia de los aumentos, y longevidad, así como resistencia a las enfermedades y otros factores menores. En la suma total de estos factores el vigor de los híbridos tiende siempre a dar un valor económico más alto que el que generalmente se obtiene con cría pura. Debe de agregarse que para poder perpetuar la explotación co-

mercial de los cruzamientos entre razas, es indispensable también perpetuar estas razas.

En ganado lechero (de tierra templada) es más discutible el valor de los cruzamientos entre razas. Esto se debe quizás a que la herencia aditiva es muy importante en comparación con la no aditiva o bien que en las condiciones de producción del ganado de leche de tierra templada, el vigor no es muy necesario para la máxima expresión fenotípica de kgs. de leche por lactancia, pero la superioridad en sobrevivencia o en facilidad de criar los terneros, es tan grande que esta sola ventaja del cruzamiento entre razas adquiere importancia económica. Así, Dickinson y Touchberry (1961) indican que en cruzamientos entre las razas Holstein y Guernsey se perdieron (muertos antes de llegar a la producción) solamente 6.7 por ciento de becerros Holstein X Guernsey mientras que de puros Holstein se perdieron 14.3 por ciento y de Guernseys puros 33.3 por ciento.

3. ¿Qué razas producen el máximo de vigor híbrido? La experiencia de los criadores ha indicado que es mucho mayor el efecto de heterosis en los cruzamientos de ciertas razas o líneas que de otras. Por ejemplo, el híbrido Zebú X Hereford, tiene un mayor efecto sobre el vigor del crecimiento que el híbrido Hereford X Angus. En cerdos, se ha podido comprobar que cuando se hacen cruzamientos entre líneas consanguíneas es mayor el vigor mientras más drástica es la reducción de consanguinidad en los lechones resultantes del cruce (Sierk y Winters, 1951).

De estas observaciones parece derivarse una regla importante de la hibridación v. g.: Que mientras menor es el parentesco que existe entre los padres, mayores son las probabilidades de que las crías demuestren vigor híbrido en aquellos caracteres susceptibles de esta expresión; y, como en todas las reglas, es sumamente fácil encontrarles excepción. Ya se ha visto, por ejemplo, que el híbrido entre el bisonte y el ganado europeo, no solo es difícil de obtenerse, sino que las crías resultantes no parecen tener ninguna ventaja debida a heterosis en caracteres del crecimiento.

Puede agregarse también, que en el maíz que es donde más se conoce sobre la natura-

CUADRO No. 51

Valores en vigor híbrido obtenido en cerdos mediante cruzamientos entre líneas consanguíneas (Sierk y Winters, 1951).

Cruce	Descenso medio en coeficientes de consanguinidad	Aumento medio en vigor *	Porcentaje de aumento en vigor por cada disminución en 10% de consanguinidad
Entre líneas consanguíneas de Poland Chinas	29.7	10.5	3.6 *
Minnesota N° 2 y Poland Chinas cons.	28.7	12.4	4.4
Minnesota N° 1 y Poland Chinas cons.	31.5	18.2	5.9
Minnesota N° 1 y Minnesota N° 2	20.4	21.0	11.3

* Las medidas de vigor combinan en una sola expresión tres factores: peso al destete, aumentos de peso después del destete y eficiencia de conversión de alimentos.

leza del vigor híbrido, la creación previa de líneas consanguíneas es en esencia un proceso de creación de divergencia genética en los padres.

En los animales de reproducción lenta se pueden explotar como posibles progenitores capaces de procrear vigor híbrido, a los pertenecientes a razas que han vivido en zonas geográficas muy distantes, y por lo tanto aisladas genéticamente. Este es el caso de la introducción del Zebú a áreas en que no se encontraba y hasta cierto punto ocurrió cosa similar con la introducción del cerdo Landrace Danés y con el bovino Charolés a EE. UU.

El otro camino para la explotación del vigor híbrido sería el de crear expreso líneas consanguíneas, para cruzamientos comerciales. Aquí, adquiere importancia el tratar de descubrir si dichas líneas serían capaces de producir heterosis, con cualquier población o solo con ciertas líneas específicas. Este problema es el mismo que se ha tratado en sus aspectos teóricos bajo la denominación de *habilidad combinatoria específica o general*. En el caso de la primera, sería necesario hacer gran número de pruebas para determinar cuál combinación de líneas es la más productiva. También, se requeriría el manteni-

miento de ambas líneas para lograr el efecto. En el caso de habilidad combinatoria general, solo sería necesario encontrar la línea con estas cualidades y usar machos de ella sobre cualquier población para obtener un aumento en la productividad.

En la misma publicación de Sierk y Winters (1951) se descubre que el aumento de vigor en distintos tipos de cruces no es constante por cada unidad de descenso en consanguinidad. Así, el cruzamiento entre las líneas Minnesota 1 y 2 resultó en 11.3 por ciento de aumento en vigor cuando un cruzamiento entre otras líneas más divergentes solo produjo 3.6 a 5.9 por ciento. Estos mismos autores persiguen el tema más a fondo mediante cruzamientos con dos líneas sumamente consanguíneas que se han desarrollado en Minnesota, las llamadas líneas M y V. De éstas, la línea M posee un coeficiente de consanguinidad de 74 por ciento y la V solo 38.4 por ciento. Si es verdad que a mayor descenso en consanguinidad se obtiene automáticamente mayor vigor, la línea M debería de ser más valiosa comercialmente que la V. Los resultados en diferentes cruces con estas líneas, presentados en el Cuadro No. 52 prueban que ese no es el caso.

CUADRO No. 52

Resultados de cruzamiento entre dos líneas consanguíneas entre sí y con cerdos Minnesota 1 y 2. (Datos de Sierk y Winters, 1951).

	Línea M	Línea V	Cruce M x V	Cruce 1 x V	Cruce 1 x M	Cruce 2 x V	Cruce 2 x M
Peso a los 56 días	32.5	28.1	34.3	41.7	44.5	38.7	35.9
Peso a los 154 días	141.4	153.0	161.0	204.2	198.5	192.6	189.5
Aumento diario en ceba	1.11	1.27	1.27	1.66	1.58	1.55	1.53
Eficiencia, cantidad de alimento por unidad de aumen- to de peso	3.29	3.25	3.23	3.24	3.13	2.84	3.31

Estas ideas también se podrían probar cruzando verracos muy consanguíneos con diferentes poblaciones. Esta idea fue puesta en prueba en Wisconsin (Durham, Chapman y Grummer, 1952). Puede denominarse de *cruza con una línea mejoradora* o sea uso de una estirpe consanguínea que efectúe mejoramiento en una sola generación.

Se estudiaron en granjas comerciales de Wisconsin, las producciones de 1.968 lechones hijos de verracos consanguíneos, en comparación con 2.351 lechones nacidos en las mismas granjas pero de verracos locales, no consanguíneos. Los verracos consanguíneos pertenecían a varias líneas y sus coeficientes de consanguinidad variaban entre 27 y 41 por ciento. Un resumen de los resultados aparece en el Cuadro No. 53.

De estos resultados se desprende que hubo muy poco beneficio general en todos los lechones producidos de verracos consanguíneos. Sin embargo, los autores indican que si se estudian los resultados por líneas separadas, se descubre que los verracos de algunas líneas fueron capaces de subir la productividad de sus hijos sobre los lechones comunes de esas fincas. Esto es indicación de que ciertas líneas tienen habilidad combinatoria general, pero que no se adquiere esta calidad automáticamente con la consanguinidad.

Los resultados experimentales de Sierk y Winters (Cuadro No. 52) apuntan resultados similares. La línea M, la más consanguínea que poseían no dio resultados superiores a la V, y ambas dieron resultados inferiores en cruzamientos que los obtenidos con el Min-

CUADRO No. 53

Productividad de lechones procedentes de verracos consanguíneos en comparación con sus contemporáneos en las mismas granjas y descendientes de verracos no consanguíneos, pero con algo de selección. (Durham et. al. 1952).

	Nº nacido Nº destetado por lechigada		Peso destete lbs.	Peso a 154 días	Kgs. de alimento Kgs. de aumento
Hijos de consanguíneos	8.65	6.66	27.2	128.7	3.67
Hijos de no consanguíneos	8.70	6.84	26.3	125.7	3.52

nesota 1. Esta última línea ha sido sujeta a mucho mayor selección en su formación que las líneas en que solo se ha incrementado la consanguinidad, sin que ellas en sí sean mayormente productivas.

Pocos trabajos se han hecho en otras especies. En ganado Hereford, las líneas consanguíneas seleccionadas para rapidez de aumentos de peso, si han probado ser superiores cuando toros de ellas se usan sobre la población general de la misma raza, (Tallis, Klosterman y Cahill, 1959) y estos resultados serán presentados en el análisis sobre razas puras, de este mismo capítulo. Este efecto puede lograrse mediante la simple superioridad aditiva de las líneas seleccionadas y no a un efecto de habilidad combinatoria.

4. ¿Deben de conservarse las hembras de un cruzamiento híbrido? Las experiencias adquiridas con el maíz han condicionado la mente del público y aún de algunos técnicos en contra del uso como reproductores de los animales que exhiben vigor híbrido. La suposición teórica es que dichos animales poseen buenas cualidades debido al contraste genético que han recibido de sus dos padres, pero que al reproducirse segregarian en una multiplicidad de nuevas combinaciones, la mayoría de las cuales serían inferiores a las del animal híbrido. En general esta idea es correcta, pero en la explotación animal operan circunstancias muy diferentes a las del maíz. En primer lugar, es sumamente costoso producir un híbrido, y la rapidez de reproducción es tal que difícilmente se puede sacrificar toda una generación completa, pues algunas hembras tienen que reponer a las que se envejecen o dejan de producir.

Además, aparece en mamíferos el efecto materno, que no existe en el maíz, como factor muy importante. En aquellas especies de explotación comercial en que las crías no solo viven durante la gestación bajo la influencia materna, sino durante el principio del crecimiento, el vigor híbrido de la madre, aún cuando no se transmite genéticamente a las crías, puede beneficiarlas. Este beneficio se puede traducir en mayor peso al nacer, mayor protección en los primeros días después del parto, menores pérdidas du-

rante el amamantamiento y mayor crecimiento durante todo el periodo anterior al destete. Estos efectos de orden ambiental-materno se traducen en valor comercial si las crías llegan al mercado en un periodo no muy distante del destete. Tal ocurre en la explotación moderna de cerdos, corderos y bovinos de carne. Este fenómeno no ocurre en ganado de leche cuando se crían los becerros artificialmente pues el ambiente materno desaparece inmediatamente después del parto, y solo puede quedarles algún beneficio por el crecimiento que hayan tenido en el útero.

En vista de estas consideraciones los genetistas que han estudiado la explotación del vigor híbrido en animales de carne, están de acuerdo en que el mayor beneficio económico se obtiene cuando se aprovecha la habilidad materna de las hembras híbridas. Así por ejemplo, en un estudio comparativo de ganado bovino Angus X Hereford y Brahman X Hereford, los becerros de este último cruce mostraron mayor vigor híbrido. Las vaquillas cuando llegaron a la producción también fueron capaces de destetar becerros superiores a las Angus X Hereford. El Cuadro No. 54 muestra estos últimos resultados.

5. Sistemas para explotación continua del vigor híbrido. Puesto que las hembras que poseen vigor híbrido son muy valiosas como madres en la producción de carne, el criador práctico necesita de métodos por los cuales pueda utilizar estas ventajas. Dos sistemas se han recomendado y sus bondades han sido comprobadas ampliamente en cerdos (Winters, et. al., 1935) y hay indicaciones de que los experimentos en curso confirmarán estos resultados en ganado bovino y ovejas de carne. El primer sistema es el denominado de *cruzamientos alternos* (criss-crossing). Este consiste esencialmente en retrocruzas alternadas a padres de dos razas puras usadas en un cruzamiento original. La Figura 34 ilustra este sistema, con los porcentajes de sangre obtenidos en las diferentes generaciones. El otro sistema denominado *rotacional*, involucra el uso rotativo de sementales de tres o más razas puras para cada nueva generación. Los porcen-

CUADRO No. 54

Productividad de ganado de carne de primer cruzamiento entre razas y capacidad de las vacas híbridas como madres de una nueva generación. (Datos de Godley et. al, 1960 y de McCormick y Southwell, 1957).

Padre X Madre	Peso al nacer Kgs.	Peso al destete (210 días) Kgs.	Rendimiento en canal
Shorthorn X Angus	30.5	227.0	58.6
Shorthorn X $\frac{1}{2}$ Hereford $\frac{1}{2}$ Angus	34.2	233.2	58.2
Shorthorn X $\frac{1}{2}$ Brahman $\frac{1}{2}$ Angus	31.7	253.4	58.4
Shorthorn X $\frac{1}{2}$ Brahman $\frac{1}{2}$ Hereford	30.9	244.3	59.8
Hereford o Shorthorn X $\frac{1}{2}$ Angus $\frac{1}{2}$ Hereford	29.1	173.6	56.2
Hereford o Shorthorn X $\frac{1}{2}$ Brahman $\frac{1}{2}$ Hereford	33.7	205.0	56.3

tajes de sangre obtenidos bajo este método, aparecen ilustrados en la Figura 35.

Los resultados obtenidos por Winters y asociados (1935), aparecen en el Cuadro No. 55 tomados de la publicación original en que fueron propuestos estos planes.

Estos sistemas de cruzamientos perpetuos para fines comerciales, adquieren una posibilidad práctica con el advenimiento de la inseminación artificial. Antiguamente la adquisición de toros, verracos o moruecos de

dos o más razas posaba serios problemas para el criador. Si se trataba de un criador en pequeño era objetable el costo de mantener más sementales de lo estrictamente necesario. En establecimientos grandes podían ser escasos los buenos ejemplares de varias razas en la vecindad de la explotación. La inseminación artificial, y más aún la congelación del semen, ponen al alcance de cualquier criador, sementales de múltiples razas con que llevar a cabo cruzamientos continuos.

CUADRO No. 55

Pesos al nacer y al destete, número de lechones en razas puras, sus primeras cruzas, retrocruzas y cruzas rotacionales entre tres razas = Poland China, Duroc Jersey y Chester White. (Datos de Winters et. al. 1935).

	Peso al nacer	Peso al destete	Lechones por lechigada (total)	Lechones vivos por lechigada
Raza pura	2.55 lbs.	28	9.40	8.29
Primer cruce entre dos razas	2.60	33	9.78	9.22
Razas puras	2.58	28	9.40	8.22
Cruce rotacional de tres razas	2.59	33	10.21	9.88
Razas puras	2.54	29	9.44	8.32
Retrocruzas	2.91	36	8.44	8.13

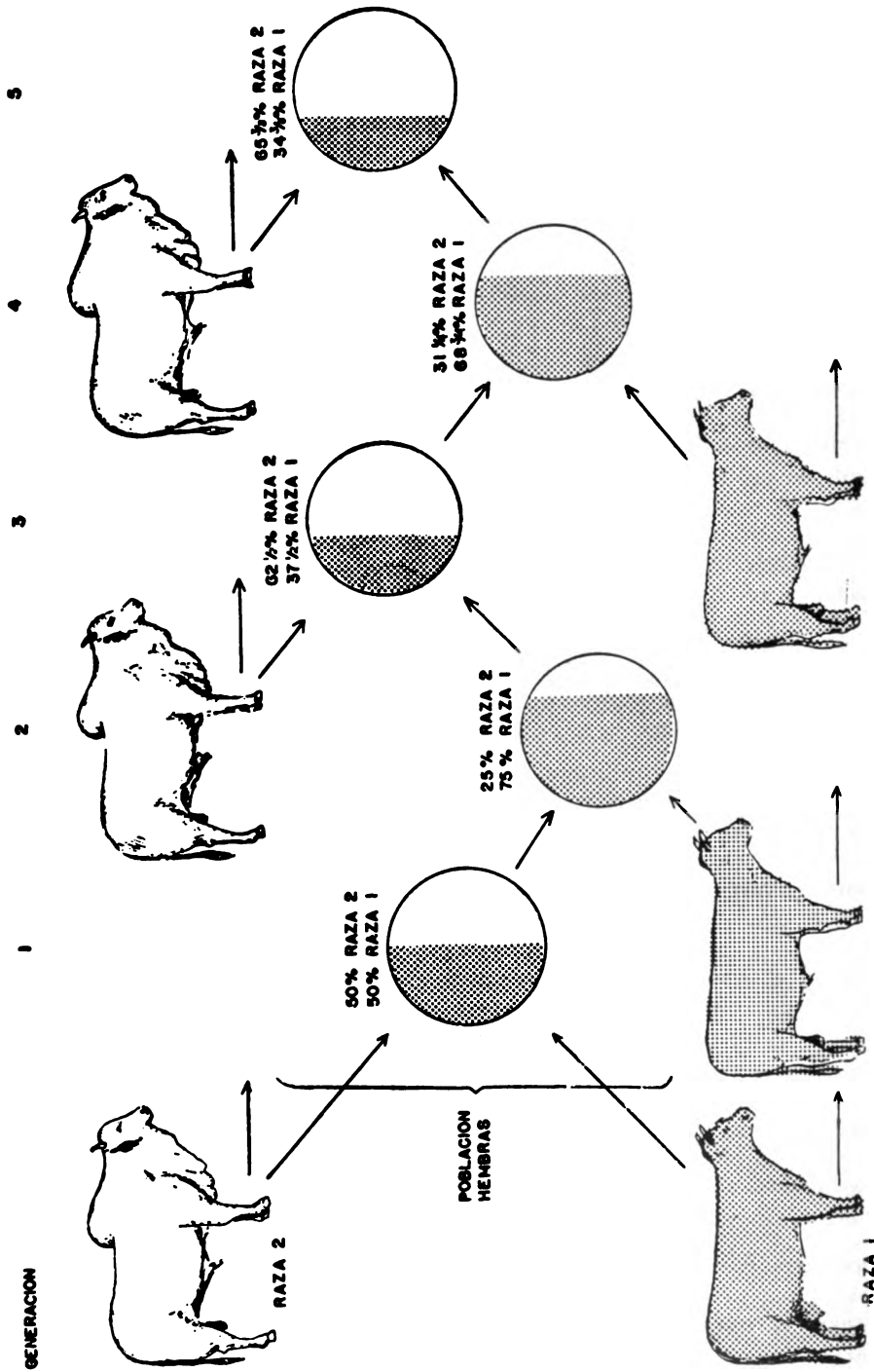


Fig. 34. Un ejemplo de cruzamientos alternados entre dos razas. La población de hembras se origina del uso de toros de la raza 2 (Zebú) sobre hembras de la raza 1 (Criolla). Para formar la segunda generación de hembras se cruzan las media sangre con toro Criollo. Para obtener la tercera generación se usa toro Zebú sobre la segunda generación y así sucesivamente.

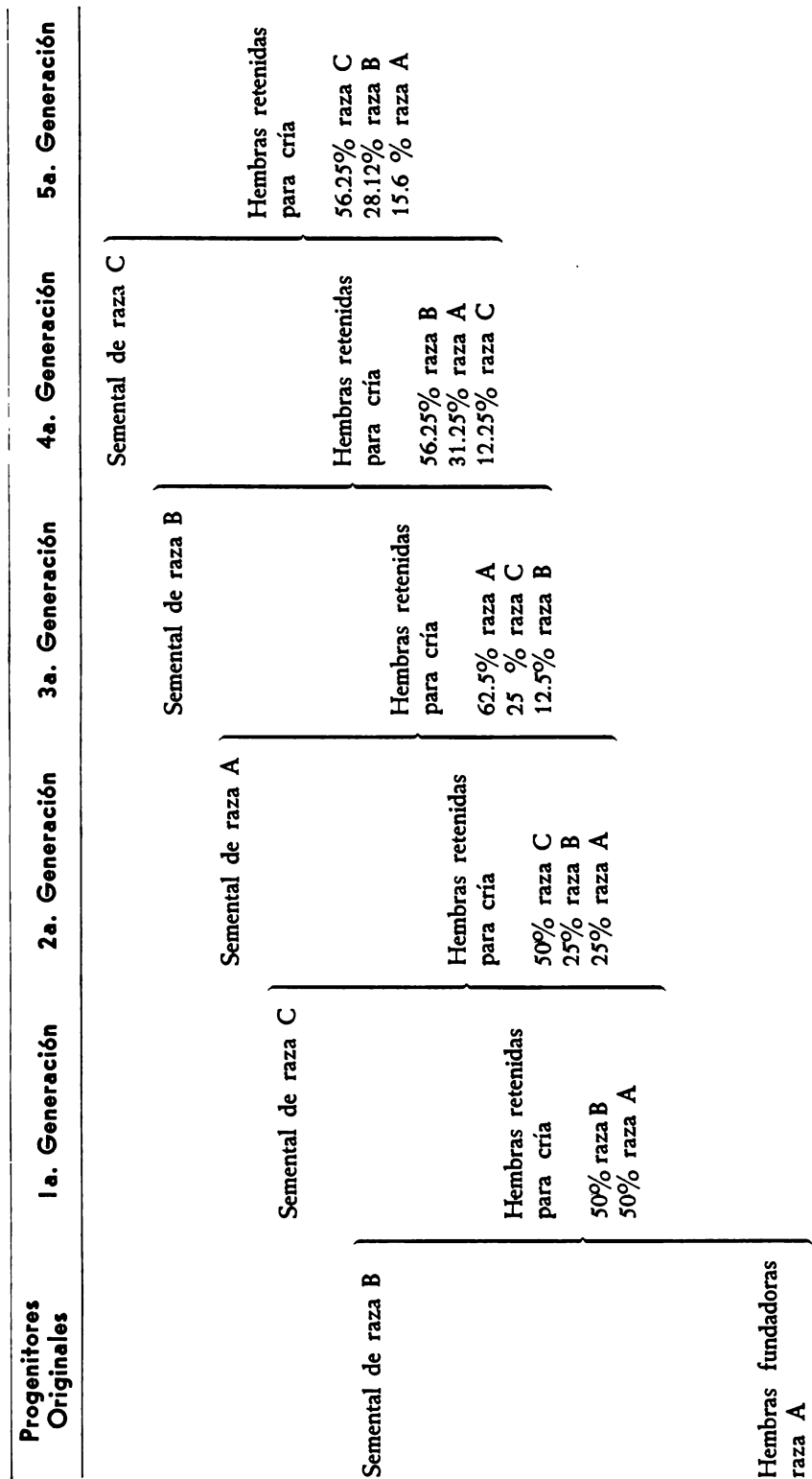


Fig. 35. Porcentajes de sangre en generaciones sucesivas bajo un sistema de cruzamientos rotativos entre tres razas. Se usan sementales de tres razas diferentes sobre generaciones progresivas de hembras híbridas. En comparación con el método de cruzamientos alternos (Fig. 34) aquí se obtiene la ventaja de mayor vigor híbrido por virtud de estar la población hembra a más distancia genética de la raza del toro puro que se utiliza cada vez.

6. Terminología de los cruzamientos o hibridaciones. La mayoría de los sistemas de hibridaciones para fines comerciales tiene por objeto la producción de animales de exocría, a partir de diferentes combinaciones de padres con diferentes grados de consanguinidad. Las cinco denominaciones siguientes comprenden las situaciones más comunes.

Cruza entre razas. Aquí se utiliza la diferencia existente entre las razas tal como existen en sus registros, sin aumento de consanguinidad o selección especial de las líneas que entran en el cruzamiento.

Cruza entre líneas consanguíneas. Esto se efectúa dentro de una misma raza, mediante previa prueba de las mejores combinaciones que se obtienen entre estirpes consanguíneas. Las mejores combinaciones se vuelven a repetir para fines comerciales.

Cruza entre líneas consanguíneas de diferentes razas. Es prácticamente el mismo sistema que el anterior pero entre razas en vez de dentro de una raza. En ambos casos se trata de explotar cualidades susceptibles de demostrar habilidad combinatoria específica.

Cruza de líneas. Aquí se trata de obtener la mejor combinación entre líneas de una misma raza, pero sin prestar atención a elevaciones en la consanguinidad de las líneas en cuestión.

Cruza con una sola línea mejoradora. Este es el tipo de cruzamiento en que machos de una línea, generalmente consanguínea, se usan como mejoradores de la producción sobre hembras comunes que solo poseen el promedio de cualidades o consanguinidad de la raza. Los machos de la línea mejoradora se supone que poseen gran habilidad combinatoria de orden general.

Los equivalentes en inglés de las cinco definiciones anteriores y usadas principalmente en avicultura son los siguientes: Crossbreeding, Incrossing, Incrossbreeding, Strain Crossing y Topcrossing.

7. Conclusiones sobre valor y limitaciones de cruzamientos no consanguíneos o hibridación.

a) En la explotación pecuaria, el vigor híbrido generalmente está asociado a caracte-

teres de crecimiento, sobrevivencia, y fertilidad.

b) Este vigor está relacionado en su magnitud, a la reducción de consanguinidad que ocurre en el cruce. Pero la relación no es directa y ciertas líneas aún con poca consanguinidad, son más productivas en sus cruzamientos que las más consanguíneas.

c) El costo de mantener líneas valiosas para hibridación es elevado en las especies pecuarias; por lo tanto, las mejores líneas con habilidad combinatoria en cruzamientos, deben de poseer mérito comercial también cuando se explotan como puras. Esto es lo mismo que decir que tienen que ser seleccionadas constantemente para ciertos caracteres importantes, y no solo perpetuarse al azar o por consanguinidad.

d) Los cruzamientos para descubrir las mejores cualidades combinatorias entre líneas o razas, requieren de un período exploratorio o experimental que es demasiado costoso para ser efectuado por el criador individual. El trabajo lo deben de asumir las estaciones experimentales o compañías comerciales que se especializan en la cría. Este último procedimiento se está utilizando en la explotación avícola de algunos países, cuando la cría y la explotación constituyen actividades independientes.

e) Los cruzamientos de exocría pueden tener por objeto la explotación del vigor híbrido, o de la habilidad combinatoria superior de ciertas líneas. Esta última puede ser "general", cuando la línea que la posee da resultados superiores en cualquier cruzamiento, o "específica", cuando los mejores resultados se obtienen mediante cruzamientos entre dos líneas específicas.

La cría de razas puras

La historia reciente de la cría animal está dominada por el concepto de las razas puras. Por razas puras se entienden grupos segregados de poblaciones con características especiales y que se reproducen entre sí, pero que no se mezclan con la población total de una especie. La creación de razas es esencialmente un fenómeno local y re-

gional. Una vez cimentada una raza en su lugar de origen pueden existir núcleos en regiones muy distantes y que adquieren nuevas características distintivas según el grado de intercrucamiento que exista con el núcleo original. La importancia del método de cría de razas puras durante los siglos XVIII, XIX y la primera mitad del siglo presente, se debe no solo a la multiplicación de los animales de razas puras (registrados), sino también, a la dominancia de sementales de razas puras sobre poblaciones en proceso de encastamiento y a la infiltración de animales encastados en poblaciones que no siguen ningún sistema determinado de cría.

1. **El proceso histórico de la formación de razas.** Si bien cada raza ha tenido una historia peculiar y circunstancias especiales en su formación, todas han seguido un patrón relativamente similar. Este patrón se caracteriza por eventos subsecuentes de: aislamiento y consanguinidad por razones geográficas, distinción de criadores que intentan mejorar el tipo local (generalmente por hibridación con otros tipos distantes) y en seguida un nuevo proceso de aislamiento y consanguinidad. A estos intentos siguen los esfuerzos de un conjunto de ganaderos que eventualmente forman una asociación de criadores de la raza. El proceso continúa con la inscripción de animales fundadores en libros genealógicos y la publicación posterior de nuevos libros con los registros de animales descendientes de los fundadores o puros por cruce. Finalmente en muchas razas modernas termina el proceso con la formación de registros selectivos que reconocen una "elite" de animales superiores por encima del viejo concepto de pureza de la raza. El último paso, que consistiría en reconocer el valor genético de los individuos más productivos por encima de la popularidad de los campeones de exposiciones no forma sino una pequeña parte de los esfuerzos de mejoramiento en algunas de las razas puras.

El primer paso en la formación de razas o sea el aislamiento geográfico es fácil de comprobar en la historia de todas las razas antiguas del viejo continente. Así el Hereford se originó en la región de Herefordshire

en Inglaterra. El Shorthorn proviene de los primeros ganados del río Tees en los Condados de Durham y York en la propia Inglaterra. Cosa similar se puede decir de los Merinos de España, el caballo Percherón de La Perche, Francia, o la raza Roja Lechera de Dinamarca. Así se pueden multiplicar hasta cientos, las razas europeas íntimamente asociadas a una región geográfica restringida, hasta casos peculiares de aislamiento. Por ejemplo la pequeña Suiza que posee dos razas notables como la Pardo Suiza y la Simmenthal, posee otras razas menores como la Race d'Herens completamente distinta a las anteriores, y aislada en pequeños valles tributarios del Ródano. Ahí, la Race d'Herens forma el 100 por ciento de la población bovina, aunque de toda Suiza no forme sino menos del 1 por ciento (compilaciones sobre la historia y descripción de razas se pueden obtener en las siguientes referencias: Vaughan, 1947; Briggs, 1949; Haring, 1961; Johansson 1953).

En otros continentes la relación entre zonas geográficas y tipos o razas pecuarias también es evidente. Así en el ganado Indiano, la clasificación de razas sigue casi exactamente la de zonas geográficas (Joshi y Phillips, 1953) y cosa similar se encuentra en África (Joshi, McLaughlin y Phillips, 1958).

Si bien el solo aislamiento geográfico (que causa desvíos al azar) puede formar tipos distintivos, (a veces muy peculiares como el caso del ganado West Highland de Escocia, o el diminuto Shetland Pony de las islas de ese nombre) a la producción animal le interesa más la excelencia económica de las razas que sus peculiaridades excéntricas. Hace falta, además de la base distintiva de origen geográfico, la mano de ciertos criadores que modelen el tipo local para hacerlo más útil al hombre. En todas las razas notables, se encuentra en su primera formación un número de criadores con extremada habilidad y visión que perfeccionen los tipos de ganado para hacerlos más uniformes y productivos. Debe de repararse en este requisito de contar con un número de criadores y no con un solo criador. Así ocurre que en la historia ganadera, el hombre más no-

table por sus métodos y el éxito que tuvo su ganado entre sus contemporáneos fue Roberto Bakewell (1725-1795). Sin embargo, Bakewell trabajó sobre tres razas que no tuvieron mayor importancia posteriormente: el caballo Shire, el bovino Longhorn y la oveja Leicester. Las circunstancias fueron tales que no se formó un grupo de criadores notables que siguieran con interés el perfeccionamiento de dichas razas. Sin embargo, la oveja Leicester fue muy importante en la formación de otras razas, y los métodos de Bakewell fueron seguidos por varios de los primeros mejoradores del Shorthorn y Angus.

Muchas de las razas más importantes del mundo, adquirieron prestigio antes de que se organizaran los libros genealógicos y se pensara en los conceptos de pureza de dichas razas. Así, el ganado de Frisia en Holanda era considerado como de excelentes cualidades lecheras mucho antes de que existieran libros genealógicos o asociaciones de criadores en ese país. Es notable que el primer libro genealógico de ganado holandés se hiciera en EE. UU. y se incluyeran animales originarios de Holanda, pero sin nin-

gún registro previo de ese país. Algunos de los libros se iniciaron como empresas privadas de individuos que se dedicaban a llevar los apuntes genealógicos de animales en manos de los más prominentes criadores. En esta forma se inició el primer libro genealógico pecuario de todo el mundo (el Coates Herdbook) para la raza Shorthorn o Durham, en 1822, y el libro genealógico de Eytton para el Hereford en 1846. Pronto esta responsabilidad era asumida por las asociaciones de criadores. En algunas ocasiones existieron varios libros pertenecientes a diferentes asociaciones. Por ejemplo, para el Holstein en EE. UU. se formó una asociación de registro en 1871 y otra en 1877. Las asociaciones generalmente se unían, como sucedió con éstas en 1885. En otras ocasiones de un solo registro primitivo se originaron dos nuevos que prosiguieron adelante como representativos de razas diferentes. Esto ocurrió con el libro del Ganado Negro Mocho de Escocia iniciado en 1862, que incluía los ancestros tanto del presente Aberdeen Angus como del Gallaway. Una lista de las fechas en que se originaron los libros genealógicos de algunas razas aparecen en el Cuadro No. 56.

CUADRO No. 56

Raza	País	Fecha primer libro genealógico
Shorthorn	Gran Bretaña	1822
Hereford	Gran Bretaña	1846
Devon	Gran Bretaña	1851
Aberdeen Angus, incluía Gallaway	Gran Bretaña	1862
Jersey	esta Isla	1866
American Holstein	Estados Unidos	1871
Holstein	Holanda	1873
Red Poll	Gran Bretaña	1874
Ayrshire	Ayr, Escocia	1877
Cotswold (ovejas)	Estados Unidos	1878
Guernsey	esta Isla	1879
Brown Swiss	Estados Unidos	1880
Oxford (ovejas)	Estados Unidos	1882
Shropshire (ovejas)	Gran Bretaña	1883
Limousine	Francia	1886
Cheviot (ovejas)	Gran Bretaña	1891
Leicester (ovejas)	Gran Bretaña	1893
Corriedale (ovejas)	Nueva Zelandia	1911
Brahman	Estados Unidos	1924

2. La relatividad de la "pureza" de razas. Después de revisar brevemente el origen y formación de libros genealógicos de las llamadas razas "puras", es fácil comprender que no existe ninguna ley genética o de otra naturaleza que determine cuando una raza es pura y cuando no. Esas decisiones las toman un grupo de criadores que partiendo de animales fundadores, deciden inscribir en un libro genealógico a todos los descendientes de dichos animales y llamarlos puros. Bajo esta pureza se consideran ciertos puntos distintivos de la raza sin los cuales no se permite la inclusión dentro de los libros. Así en el Holstein se excluyen animales con patas negras (de la rodilla y alrededor de la caña al casco) y en el Aberdeen Angus se excluyen los animales de pelo rojo. Estas marcas ayudan a distinguir las razas, les dan cierta uniformidad, y se supone que dentro de esta uniformidad hay cierto valor de predicción de que sus descendientes serán de un tipo definido. No debe de perderse de vista que esas decisiones son tomadas por un grupo de individuos, y no hay nada que prohíba a otro grupo tomar decisiones contrarias.

Con mucha frecuencia algunos criadores preguntan si tal o cual raza (sobre todo las nuevas) es realmente pura como si se tratara de un término absoluto sin tomar en cuenta que todos estos conceptos son relativos y expuestos a las fallas de las decisiones humanas. El hecho de que un animal esté registrado, lo hace puro ante los ojos de la asociación que respalda el libro de registro, pero otro hermano gemelo del anterior puede ser igualmente puro aunque no haya sido registrado. En Angus Rojo que no se puede registrar, es sin embargo, perfectamente "puro" al igual que todos sus congéneres registrados, excepto por un par de genes que lo hacen que sea rojo en vez de negro. A él se le niega el registro, pero no a sus padres que poseían una sola dosis del gene rojo y genéticamente eran casi tan "impuros" como el hijo rojo.

Hay algo que atrae a la imaginación del hombre en estas ideas de pureza por color. El autor recuerda una visita que hizo una alta autoridad de un país a una escuela agrí-

cola. Se le mostró un toro Jersey con que se empezaba a fundar un hato. Dicho funcionario (acostumbrado a sentirse autoridad en toda materia) expresó que el toro estaba muy bonito, pero que era una lástima que no fuera puro (el toro en cuestión tenía manchas blancas). Es interesante saber que el primer libro de registro de la isla de Jersey, de 146 animales considerados superiores, 102 tenían manchas blancas. La pobre raza Jersey en su historia se ha visto amenazada por fracciones de criadores que solo seleccionaban animales con la cola o la lengua negra, o con manchas negras alrededor de los ojos, y por otros grupos que preferían marcas contrarias. Cada vez que se elimina un animal por no tener un color deseado aunque tenga alta productividad, se da un paso hacia atrás en la utilidad que una raza presta al hombre.

3. El proceso de diferenciación de las razas. La creación de libros genealógicos que garantizan el origen de los miembros de una raza podría crear un proceso de consanguinidad progresiva, de tal manera que a medida que pase el tiempo la raza fuera adquiriendo mayor "pureza" o uniformidad. Numerosos estudios hechos sobre los libros genealógicos de muchas razas indican que este proceso de consanguinidad progresiva no está ocurriendo sino en una forma muy leve. Estos estudios siguen una técnica ideada por Sewal Wright y McPhee (1925), y utilizada especialmente por Lush y sus alumnos. Consiste esencialmente en tomar al azar individuos inscritos en los libros genealógicos y nacidos en ciertos años, trazar sus genealogías hasta el origen de los libros, midiendo los promedios de consanguinidad de esos individuos muestreados y descubriendo también los animales que más influencia han tenido en la formación de las razas. Un resumen de estos trabajos aparece en el Cuadro No. 57. Según el propio Lush, si bien la tendencia general en todas las razas estudiadas es a un aumento progresivo de la consanguinidad, este aumento es demasiado lento para creer que los animales registrados se vuelven progresivamente más "puros". El promedio de progreso en pureza en todas las razas es de una magnitud de medio por ciento por generación. En el caso de los

Shorthorns, la elevada consanguinidad de la raza se debe al hecho de que la gran mayoría de las genealogías de animales inscritos en los libros, tuvieron su origen en los hatos de los hermanos Collins. Consanguinidades similares pueden existir en otras razas si su origen fue de uno o dos hatos cuya influencia haya sido decisiva antes de que se formaran los libros. Es decir, estos estudios revelan aumento en consanguinidad ocurrido después de la fundación de los libros genealógicos y hasta una fecha dada. No es posible averiguar cual fue la pureza adquirida por la raza (homozigosis) antes de que se establecieran los registros.

La diferenciación de familias dentro de las razas es otro proceso que se puede estudiar mediante los libros genealógicos de razas.

La popularidad de algunas familias dentro de las razas, en ciertas épocas, ha adquirido proporciones extravagantes. En el Shorthorn, la familia descendiente de la vaca "Duchess" gozó de una gran popularidad. En el Angus también ha habido épocas en que ciertas familias han estado de moda. Es notable que en estas razas las familias se distinguen por descendencia directa en la rama materna. El sistema en el Angus, es a manera de apellidos maternos, descendientes de vacas notables como Erica, Blackbird, Blackcap, Queen Mother. Este sistema es evidentemente absurdo. Desde hace años en una conferencia sobre cría animal efectuada en Escocia, Watson (1925) criticó este sistema indicando que era ilógico hacer caso omiso de las líneas paternas, o las hembras que no terminan en conexión directa con la madre. Citaba dicho autor el caso de una vaca famosa que según los criadores de Aberdeen Angus pertenecía a la familia Miss Burgess, pero al extender su árbol genealógico completo por siete generaciones se encontraban 51 animales pertenecientes a la familia Erica y solo cuatro pertenecían a la Miss Burgess. Stonaker (1943) probó mediante el muestreo al azar de los libros genealógicos que en el Angus el mayor parentesco de la raza era con 5 ó 6 toros y no con las vacas fundadoras de "familias".

En el verdadero sentido genético, una familia dentro de una raza debe de estar cons-

tituida por individuos con coeficientes de parentesco o consanguinidad más altos que los promedios de consanguinidad de la raza en general. A pesar de que se ha hablado mucho de familias en la formación y mejoramiento de las razas, en estudios genéticos hechos sobre los libros genealógicos se encuentra muy poca evidencia de la existencia de verdaderas familias. Generalmente cuando una llamada familia adquiere popularidad y demanda, se extiende el uso de sus miembros a tal grado que la familia pierde su consanguinidad. El Cuadro N° 57 muestra la evidencia de existencia de familias o grupos consanguíneos dentro de algunas razas en diferentes épocas.

Sin embargo, la utilidad del concepto de familias ha recibido una confirmación científica recientemente. Cuando se descubrió que la rapidez de aumentos de peso en ganado de carne es altamente hereditaria, se hicieron selecciones por grupos consanguíneos o líneas para concentrar estas cualidades. Toros consanguíneos de líneas seleccionadas para aumento de peso, al ser utilizados sobre hembras del promedio de la raza, producen novillos más aumentadores que los hijos de toros que no pertenecen a ninguna familia seleccionada (ver Tallis, Klosterman y Cahill, 1959).

La formación de familias parece ser un campo propicio para investigaciones genéticas dentro de las razas, pero este trabajo debe de ser dirigido a la concentración de caracteres con alto valor hereditario y con evidente beneficio a la producción. Esto parece restringir el campo a las estaciones experimentales o a criadores que trabajen en combinación con ellas. Las antiguas familias basadas en campeonatos de exposición o en popularidad de ciertas genealogías no parecen haber rendido mayor beneficio al mejoramiento productivo de las razas puras.

4. Los sistemas de registro. El registro dentro de las razas llamadas puras, puede adquirir diferentes modalidades. Dentro de todas sus variantes, lo que se pretende es garantizar el origen de los animales registrados en los libros, por cuanto a su identidad con la raza. El sistema ha sido sumamente útil para dar orientación a la cría

CUADRO No. 57

Coefficientes de consanguinidad encontrados en muestras de animales nacidos en distintas épocas en EE. UU. comparados con los coeficientes esperados de acuerdo con el coeficiente de parentesco existente entre toda la raza en esa época. (Dickinson y Lush 1933, Yoder y Lush, 1937, Lush et. al 1936, Willham 1937, y Stonaker, 1943).

Raza	Coeficientes de consanguinidad. Porcentaje		Coeficiente de parentesco. Porcentaje
	Encontrados	Esperados	
Rambouillet			
1896	2.2	2.7	5.2
1906	3.8	0.8	1.5
1916	3.7	1.4	2.7
1926	5.5	1.4	2.6
Hay tendencia a formación de familias en los últimos años.			
Pardo Suizo:			
1909	5.0	1.8	3.6
1919	4.0	1.5	2.9
1929	3.8	2.2	4.3
Muy poca tendencia a formar familias hasta esas fechas.			
Holstein-Friesian			
1889	2.4	0	
1889	2.1	0.4	0.7
1909	4.7	1.4	2.6
1919	3.4	1.3	2.4
1931	4.0	1.7	3.4
Las vacas más productoras nacidas en 1917 tenían un coeficiente de consanguinidad menor que el de vacas tomadas al azar (2.2%).			
Herefords			
1870	1.2	0.7	1.4
1890	3.4	1.3	2.6
1910	4.9	2.7	5.3
1920	4.6	3.7	7.1
1930	8.1	4.6	8.8
La tendencia más reciente es hacia la formación de familias, hecho probablemente influenciado por consanguinidad de campeones de exposiciones ya que una muestra de éstos nacidos en 1930 dio coeficientes de consanguinidad de 17.3.			
Aberdeen Angus			
1900	8.9		9.4
1910	12.7		16.3
1920	10.8		12.2
1930	14.2		16.1
1939	11.3		13.3

Los campeones de exposición en 1932 tenían un coeficiente de consanguinidad de 12.9, o sea menor que el de toda la raza en general, pero en 1941 los campeones tenían un coeficiente de 19.2.

animal y reducir la incertidumbre de variabilidad genética. En algunas razas, después de publicados los primeros libros se permite acceso a nuevos individuos, solamente cuando su padre y su madre ya han sido inscritos previamente. En esta forma, ningún criador nuevo puede registrar sus animales dentro de la raza si no ha comprado tanto hembras como machos que ya han sido inscritos. Siempre que se trate de una raza que cuente con popularidad y demanda, el sistema ofrece ciertas ventajas económicas a los dueños de animales registrados y los asociados están dispuestos a defender esta ventaja, pero es obvio que al mismo tiempo crea una falsa seguridad, puesto que ninguna raza ha llegado a la perfección y pueden ocurrir combinaciones genéticas en algunos individuos que sería mejor eliminar de la raza. En otras palabras, si el proceso selectivo ha de ser continuo, debe de discriminarse continuamente en contra de la admisión de ciertos individuos mediocres, aunque sus padres hayan sido registrados.

Este segundo sistema que se podría llamar de inspección previa al registro, tiene ciertos fundamentos en teoría genética y es practicado en algunas razas. En América las razas Zebuinas del Brasil practican este sistema. Si bien, el principio de selección constante es muy laudable, la decisión de quién es el mejor árbitro sobre si un animal debe o no de ser registrado no es tan fácil de tomar. La suposición de que un juez o grupo de jueces experimentados y entrenados son más capaces de decidir qué animales debe de seleccionar el criador, es fácil de defender cuando se toman en cuenta solamente algunos puntos exteriores de conformación y color.

En algunas razas que no requieren inspección previa al registro, existe un sistema de clasificación por tipo en que los jueces son llamados por voluntad del criador, para que clasifiquen su ganado y le den una puntuación por tipo. Generalmente, una de las condiciones de esta inspección es que los animales que caen abajo de cierta puntuación mínima pierden automáticamente su registro. Casi todas las razas lecheras de EE. UU. tienen sistemas de esta naturaleza. En otras

razas existe un sistema de registro por mérito, al cual tienen acceso solamente individuos que han obtenido premios en las principales exposiciones del país.

Cada día se acumulan más datos experimentales que indican que es muy difícil predecir el valor genético de un animal, o aún su productividad fenotípica, por simple observación o medidas corporales. Esta inspección previa al registro pone demasiado énfasis en cosas de poca importancia para el criador. Solo él puede determinar algunas cualidades complejas que no se observan en un día o en una hora. Tales son la esterilidad de una vaca aparentemente normal o la incapacidad de un toro para cargar vacas. Estas cualidades afectan directamente la economía del criador. El criador tiene que vivir de sus animales y de la venta de lo que ellos produzcan. La inspección por jueces aprobados por la asociación no puede tomar en cuenta lo que verdaderamente importa a la selección y mejoramiento de una raza: los kilos de lana, leche, o carne que produce, la prolificidad, fertilidad, longevidad o eficiencia de transformación de alimentos. Nada de esto se puede determinar por inspección visual.

Los sistemas de registro selectivo, en que se toma en cuenta el mérito productivo de los animales por encima de su apariencia o calificación externa, son los más modernos y recomendados por la teoría genética. En EE. UU. el registro de mérito productivo en las razas lecheras es opcional y se admiten solamente vacas que han sobrepasado cierta producción en pruebas oficiales. Las que tienen pruebas muy bajas pierden su registro. En Europa hay varios sistemas de registro selectivo. Quizás donde más adelantos se han hecho en este sentido es en Dinamarca, tanto en ganado lechero como en cerdos. Ahí, el registro de animales está en manos de las cooperativas de productores en vez de sociedades de razas puras. El número de vacas que se registran por año es restringido y ninguna vaca es candidata a registro hasta que no ha estado en producción oficial por lo menos tres años. Estas vacas cuando son admitidas en el registro constituyen un grupo muy selecto del cual se obtienen todos los

toros necesarios para el mejoramiento de la producción del país. El advenimiento de la inseminación artificial ha cambiado estas prácticas, poniéndose actualmente el énfasis en las pruebas de progenie de los toros que se van a usar, además de la producción de sus madres.

En EE. UU. ha adquirido recientemente gran importancia la prueba de aumentos de peso para valorar toros de las razas de carne. Los registros de estas pruebas sin embargo, no forman parte del sistema selectivo dentro de las razas, sino que son llevados por una asociación separada (Performance Registry International). Esta asociación certifica pruebas de aumento de peso y eficiencia de transformación de alimentos. Las pruebas se efectúan en corrales vigiladas por la propia asociación.

5. El registro de animales puros por cruza. Desde la fundación de libros de registro muchas de las primeras razas europeas, establecieron mecanismos por los cuales podían ingresar nuevos individuos al registro si llevaban ciertos requisitos, principalmente de tipo y conformación. Posteriormente se establecieron sistemas para nuevo ingreso de animales producidos por medio de cruzamientos sucesivos, con sementales, ya incluidos en los libros: es decir, por un método de encaste. Los méritos de este sistema ya fueron descritos en este capítulo bajo ese encabezado.

Desafortunadamente en muchos países de América, las asociaciones de razas puras han resultado "más papistas que el Papa", cerrando sus libros algunas veces desde su fundación y reservando el registro para animales importados o sus descendientes directos únicamente (esto ocurre en México, Costa Rica, Colombia). Esta actitud es completamente injustificada desde el punto de vista genético. Sin embargo, es defendida por los actuales dueños de animales registrados, que ven (a corto plazo) ventajas en perpetuar la exclusividad que poseen sobre representantes de razas escasas en el país. A largo plazo esta actitud es francamente contraproducente al mérito productivo de la raza, pues al darle un valor económico elevado al animal registrado, se efectúa menor presión de

selección sobre esos animales importados. Es decir, se castran menos toros o sementales. La raza se estanca o aún retrocede en su productividad. La admisión a los registros, de animales encastados podría combatir esta tendencia y además mejorar la raza si se establecen requisitos de mérito productivo para ingresar a los libros.

Un ejemplo bastará para probar este punto. En la raza Ayrshire, en Gran Bretaña, ha existido desde hace tiempo un sistema para permitir el ingreso a los libros de animales encastados. El sistema empezó a operar diez años después de fundado el registro, en 1887, y a la par de requisitos de tipo, se han hecho obligatorios ciertos requisitos de producción lechera o de grasa butírométrica por lactancia. Las vacas encastadas que pasan estas pruebas entran a un libro preliminar del cual, sus hijas pueden pasar a un segundo libro si sus padres son registrados y las hijas de éstas finalmente entran al libro definitivo de la raza. Se ha investigado recientemente cuál ha sido el beneficio total de este sistema para la raza (Wiener, 1957). Se encontró que la influencia de sangre extraña sobre la raza mediante este sistema era sumamente pequeña: algo así como 1.63 por ciento de genes introducidos sobre una muestra de hembras registradas en 1947. Sin embargo, puesto que la presión de selección ha sido siempre mayor sobre las vacas inscritas en el libro provisional, se encontró que estas produjeron más en su primera lactancia, en comparación con vaquillas contemporáneas de genealogía "Limpia". Esta diferencia ascendió a 375 libras de leche por lactancia y 13.78 lbs. de grasa butírométrica. De aquí se desprende, que si la ambición de los criadores de la raza Ayrshire es producir más leche, el registro de animales puros por cruza seleccionados, ha ayudado a elevar los promedios de la raza y solo es de lamentarse que no haya sido practicado en mayor escala.

Los datos anteriores hablan por sí mismos. El mayor error que puede cometer un criador de razas puras, es disminuir la presión de selección sobre su población por el solo hecho de ser todas sus crías candidatas a registro en los libros. Esta filosofía, ha aca-

rreado cierto desprestigio a las razas puras ante los productores prácticos. El registro selectivo por producción o la descalificación de animales por baja producción, (en vez de puntos de fisonomía exterior), puede hacer mucho por devolver ese prestigio a las razas puras.

6. Influencia de las exposiciones sobre el mejoramiento de las razas. Las exposiciones o ferias de ganado, nacieron de la reunión de animales en un sitio determinado, para intercambio de ellos entre vendedores y compradores. Muchos de estos animales no eran destinados al sacrificio inmediato sino a la cría. Se establecían por lo tanto discusiones, controversias o disputas sobre el valor que podían tener para la cría, dichos animales. Era lógico apelar a la opinión de un tercero que mereciera la aprobación de los contendientes. Así nació gradualmente la idea de la calificación de los animales por su aspecto exterior. A esto se unió la popularidad del espíritu de fiesta que acompaña las ferias, y el hecho innegable de que todo criador y toda la humanidad, encuentra placer en la contemplación de animales sanos, gordos y bien cuidados. La preparación de animales para exposición pronto se convirtió en un arte. Este arte era practicado por los criadores sin darse cuenta, que el verdadero mérito productivo de los animales podía estar siendo olvidado, en medio de las atenciones que se les daban para hacerlos atractivos. De aquí nace la principal falla de las exposiciones como sistema constructivo al mérito genético de las razas.

Se cuenta en un pueblo de vaqueros del norte de México, que en un desfile de día de fiesta exclamaron unas señoritas a grandes voces: "¡Qué caballo más bonito!" al llegar cierto animal a la plaza. Un viejo vaquero que se encontraba cerca y que había perdido la vista, dijo con sorna: "¿Estará gordo?". Este vaquero sabía que por muy inútil que fuera un caballo, si estaba gordo y bien cuidado, parecería lindo a las muchachas pueblerinas. Los grandes defensores de las exposiciones reclaman, cuando el autor les cuenta esta anécdota, que hay una gran diferencia entre la apreciación que pueden hacer sobre los animales los aficio-

nados y un viejo juez de reconocida experiencia. Probablemente haya alguna diferencia, pero todos los estudios llevados a cabo sobre correlaciones entre apreciación visual y mérito productivo, indican que hay un margen de error tan grande, que dichas correlaciones raramente son de utilidad práctica, como armas de mejoramiento productivo. Alguna de esta evidencia experimental sobre correlaciones entre tipo y producción, será presentada en los capítulos siguientes sobre cría de las diferentes especies (Caps. 14 a 17).

Aquí se desarrollarán solamente algunos conceptos generales, sobre la influencia que las exposiciones puedan haber tenido en el mejoramiento de las razas.

Sin duda que la idea original de las exposiciones como centros de reunión de criadores, tuvo una gran utilidad en la formación y definición de las razas. Permitió uniformar criterios y precisar los tipos y las tendencias entre los interesados en la cría de cada raza, de tal manera, que sus esfuerzos eran canalizados a un fin común. Se abusó y se vició el sistema cuando el prestigio adquirido en las exposiciones, y la popularidad de ciertas líneas genealógicas, dieron preferencia selectiva a ciertos individuos que en realidad eran productores mediocres. Es decir, el mérito en el ruedo de las exposiciones, nunca debe de sustituir al mérito ganado en la finca mediante la productividad. Así se ve que en la historia de la raza de registro más antiguo, la Shorthorn, su bondad productiva se vio amenazada en una época por la extraordinaria popularidad y propaganda, que se hizo a cierta línea que era en realidad casi estéril. La selección natural intervino y esa línea (Duchess), no tuvo perpetuidad debido a su asociación con factores de esterilidad.

El valor económico que adquieren los campeones de exposiciones, se ha llevado a excesos que dan a dichos animales valores completamente ficticios y divorciados de la productividad de dichos animales. Cuando un individuo millonario ha llegado a pagar cien mil dólares por un toro de una raza de bovinos de carne, se culmina un proceso de elevación de valores completamente ajenos al

valor de la carne que se puede producir con dicho toro. Desde luego que dicho millonario pagó ese precio porque había competencia con otros millonarios que también querían comprarlo. Todos ellos deseaban gozar de la propaganda de ver su nombre como comprador del gran campeón, y después gozar de la propaganda de volverlo a exhibir bajo su nombre, o exhibir a sus hijos, y con dicha propaganda, venderlos también a muy alto precio. Todo este manipuleo puede acarrear beneficios económicos reales a un grupo restringido de individuos, pero no ayuda en nada a que el país produzca más carne. Es verdad que un reproductor capaz de producir aumentos de peso de 1.5 kgs. diarios, debe de valer más que otro que solo es capaz de producir novillos que aumenten 1 kg. diario. Sin embargo, el toro de cien mil dólares, no llegó a ese valor por su capacidad de aumentar de peso sino por la suerte de haber poseído algunas cualidades externas: estar en manos de un buen exhibidor y en el capricho de un millonario que deseaba comprarlo. Se crea así un mundo ajeno al del productor práctico.

El exceso de gordura que se suele poner sobre los lomos de los animales de exposición, es definitivamente dañoso a la vida reproductiva del animal. Es frecuente que en la compra de un toro de exposición, (en el que se han gastado grandes sumas para engordarlo en exceso), lo primero que tiene que hacer un hombre práctico que lo adquiere es ponerlo a perder ese peso para que sea de alguna utilidad. Recientemente se ha demostrado en forma experimental que el exceso de gordura afecta desfavorablemente la fertilidad en bovinos (Flipse y Almquist, 1961). En estas investigaciones se probó que si bien el exceso de alimentación en el animal joven permitía obtener mejor servicio a menor edad, si se continuaban sobrealimentando los toros hasta más de tres años de edad, se presentaban casos de ausencia de libido en casi todos los individuos y serios problemas en la salud de patas y cascos.

Algunos de los detalles externos de tipo, color o forma que han sido puestos de moda por las exposiciones, han sido francamente dañinos a las razas que han sucumbido a

esos caprichos. En ovejas, por ejemplo, se dio preferencia en ciertas razas a la presencia de vellón en la cabeza hasta cubrir los ojos y esconder las orejas. El resultado fue que los animales campeones eran completamente inútiles en la cría práctica por la facilidad con que quedaban ciegos ante la nieve. Cosa similar ocurrió con las arrugas en la piel, que se ha demostrado que lejos de producir más lana resultan en una oveja menos productiva.

La preferencia excesiva en exposiciones de EE. UU. por bovinos de carne de pequeña estatura y cortos de patas creen algunos genetistas que fue la causa de aumentos de frecuencia de genes de enanismo. Esos tipos de moda, divorciados de la realidad de la producción, han sido en realidad muy costosos a los criadores y a la economía pecuaria en general.

7. Futuro de la cría de razas puras.

Las asociaciones de criadores de razas puras, constituyen grupos valiosos de acercamiento, entre individuos con problemas y ambiciones comunes. La unificación motivada por el orgullo de elevar una raza en particular, ante los ojos del público, es benéfica a la cría animal. Sin embargo, ante la creciente presión de las poblaciones sobre los recursos de la tierra, los criadores de razas puras deben de modernizar sus métodos; aplicar formas más estrictas de selección y abandonar la actitud complaciente de que todo animal "puro", tiene derecho a una vida larga y bien ganada, por el solo hecho de poseer una genealogía brillante.

Para muchas razas antiguas, hay todavía un futuro prometedor si se esfuerzan los criadores por adoptar nuevos métodos selectivos haciendo uso de lo que se sabe actualmente sobre pruebas de comportamiento y de progenie, aplicando estrictos índices de selección sobre los animales reproductores. Este progreso, se puede alcanzar dentro de muchas razas existentes, en vista de la gran variabilidad que todavía poseen, en cuanto a capacidad productiva. Sin embargo, es indispensable para progresar en este sentido, hacer a un lado viejos sentimentalismos sobre detalles de coloración y forma de los individuos.

Algunas razas pueden hacer progresos más rápidos si obtienen genes de otra raza más productiva. Mediante la selección rigurosa, después del primer cruzamiento y retrocruzas, sobre la raza original es posible conservar todas las características tradicionales de una raza y además dotarla de nuevas combinaciones genotípicas con mayor productividad. Es posible que algunas razas desaparezcan en el futuro próximo, sobre todo si solo deben su existencia a coloraciones peculiares, o bien porque las condiciones económicas y de manejo bajo las cuales se desarrollaron, dejen de existir en una región.

La gran popularidad y prestigio comercial de los cruzamientos en la explotación animal, no deben de alarmar a los criadores de razas puras. Para el éxito prolongado de los híbridos entre razas, es necesario poseer sementales de las razas originales en forma continua. En cierto modo, la popularidad de una raza por los híbridos que produzca con otra, crean una fuente permanente de demanda por sementales, para repetir los cruces que mejores resultados han dado. Sin embargo, esta nueva demanda no debe de interpretarse en el sentido de que cualquier semental puro es bueno para cruzamientos con otra raza. Todos los resultados obtenidos hasta el momento, indican que los mejores híbridos se producen con reproductores que serían mejoradores también dentro de sus propias razas.

8. Formación de nuevas razas. Otro camino abierto hacia el futuro es el de la formación de nuevas razas. La explotación de nuevas regiones del globo, o el aumento de la producción en ciertas zonas apenas explotadas en el pasado, crean oportunidades para nuevos tipos de animales. En este siglo se ha adelantado mucho en este sentido, con la formación de nuevas razas de bovinos: Santa Gertrudis, Indú Brasil, Beefmaster, Brangus; de ovinos: Corriedale, Columbia, Targhee; de cerdos: Minnesota, Beltsville, creados para regiones geográficas específicas y con estricta selección sobre su capacidad productiva. En la formación de todas estas nuevas razas, el proceso ha tenido algunos aspectos similares, los cuales se describen a continuación:

a) Cruzamiento de una raza o línea consanguínea que posea cualidades deseables, con otra raza o línea, que posee otras cualidades diferentes también deseables.

b) Exploración de las recombinaciones posibles entre las dos líneas, conservando los individuos que más se acercan al ideal deseado. Aquí se utilizan la segregación que ocurre en F_2 o F_3 o bien retrocruzas a una de las razas procurando que los animales que entran en la retrocruza, lleven algunas de las cualidades que la raza original no posee.

c) Selección estricta de los individuos fundadores y aumento consecuente de la consanguinidad y uniformidad de los núcleos fundadores.

d) Expansión en número de individuos de la nueva raza y el número de criadores dedicados a ella. Posible reducción del ritmo de aumento en consanguinidad, y posible reducción de la presión de selección, en manos menos hábiles que la de los primeros criadores de la nueva raza.

Los detalles sobre los métodos seguidos en la formación de nuevas razas de cerdos y ovejas, han sido publicados cuando dichas razas provienen de estaciones experimentales (ver Winters, et. al, 1943, Sumpton, et. al., 1961, Terril, 1946). No se conocen sino en forma vaga, los métodos seguidos por criadores prácticos que han logrado con éxito, formar nuevas razas sobre todo de bovinos (Indu-Brasil, Beef master). Sin embargo, se ha reconstruido en términos generales el proceso seguido en la formación de la raza Santa Gertrudis y un estudio al respecto ha sido publicado por Rhoad, (1949).

9. Conclusiones sobre el valor y limitaciones de la cría de razas puras.

a) La formación de razas puras ha sido benéfica para reunir los esfuerzos y objetivos de varios criadores sobre bases comunes, que han dado uniformidad y distinción a los grupos raciales.

b) La "pureza" de una raza es siempre relativa a algunas pocas características fácilmente reconocibles por inspección visual. Por lo que hace a factores de productividad, ningún grupo racial posee pureza absoluta o exclusiva.

c) La necesidad de selección constante, es

tan urgente dentro de las razas puras, como en las poblaciones en general. La reducción de presiones de selección sobre animales por el solo hecho de poseer "papeles" o registros genealógicos, ha sido un proceso dañoso a las razas puras.

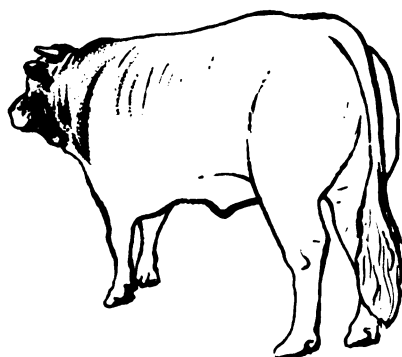
d) La gran influencia que han tenido las exposiciones sobre el desarrollo y selección dentro de las razas puras, han creado un sistema de falsos valores, francamente detrimentes a las funciones productivas de las razas y su utilidad práctica.

Referencias

- ADDINGTON, L. H., y CUNNINGHAM, O. C. 1935. Milk goat breeding. New Mexico Agric. Exp. Sta. Bull. N° 229.
- BRADFORD, G. E., CHAPMAN, A. B. y GRUMMER, R. H. 1958. Effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. I. Inbreeding and selection. II. Linecrossing and topcrossing. J. Anim. Sci. 17:426.
- BRIGGS, H. M. 1949. Modern breeds of livestock. New York, Macmillan.
- BURGESS, J. B., LANDBLOM, H. L. y STONAKER, H. H. 1954. Weaning weights of Hereford calves as affected by inbreeding, sex and age. J. Anim. Sci. 13:843.
- CARDOZO, A. 1954. Los auquénidos. La Paz, Bolivia, Editorial Centenario.
- CASTLE, W. E., CARPENTER, F. W., CLARK, A. H., MAST, S. O., y BARROWS, W. M. 1906. The effect of inbreeding, crossbreeding and selection upon the fertility and variability of Drosophila. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 41:729.
- CHAMBERS, D. y WHATLEY, Jr., J. A. 1951. Heterosis in crosses of inbred lines of Duroc swine. J. Anim. Sci. 10:505.
- COMSTOCK, R. E., y WINTERS, L. M. 1944. A comparison of the effects of inbreeding and selection on performance in swine. J. Anim. Sci. 3:380.
- DICKERSON, G. E., LUSH, J. L., y CULBERTSON, C. C. 1946. Hybrid vigor in single crosses between inbred lines of Poland China swine. J. Anim. Sci. 5:16.
- DICKINSON, F. N., y TOUCHBERRY, R. W. 1961. Livability of purebred vs. crossbred dairy cattle. J. Dairy Sci. 44:879.
- DICKINSON, W. F., y LUSH, J. L. 1933. Inbreeding and the genetic history of the Rambouillet sheep in America. J. Hered. 24:19.
- DURHAM, R. M., CHAPMAN, A. B., y GRUMMER, R. H. 1952. Inbred versus non-inbred boars used in two sire herds on Wisconsin farms. J. Anim. Sci. 11:134.
- FINE, N. C., y WINTERS, L. M. 1952. Selection for fertility in two inbred lines of swine. J. Anim. Sci. 11:301.
- _____ y WINTERS, L. M. 1953. Selection for an increase in growth rate and market score in two inbred lines of swine. J. Anim. Sci. 12:251.
- FLIPSE, R. J. y ALMQUIST, J. O. 1961. Effect of total digestible nutrient intake from birth to four years of age on growth and reproductive development and performance of dairy bulls. J. Dairy Sci. 44:905.
- FOSTER, J. E., y HOSTETLER, E. H. 1939. Changes in meat and wool characteristics resulting from the use of purebred mutton rams on native ewes. North Carolina Agric. Exp. Sta. Tech. Bull. N° 60.
- GREGORY, P. W., MEAD, S. W., y REGAN, W. M. 1942. A new type of recessive achondroplasia in cattle. J. Hered. 33:317.
- _____ 1943. A congenital hereditary eye defect of cattle. J. Hered. 34:125.
- _____ 1944. Hereditary congenital lethal spasms in Jersey cattle. J. Hered. 35:195.
- _____ 1946. Evidence of genes for female sterility in dairy cows. Genetics, 30:506.
- GODLEY, W. C., GODBEY, E. G., KYZER, E. D., y WHEALER, R. F. 1960. Crossbreed and purebred dams for the production of slaughter calves. J. Anim. Sci. 19:203.
- HAMMOND, SIR J., JOHANSSON, I., y HARING, F. 1961. Handbuch der Tierzüchtung. 3. Rassenhunde. 2. Hamburgo, Parey.
- HARING, F. 1961. Rassenkunde, Tercera parte en Handbuch der Tierzüchtung. Parey, Hamburg.

- HODGSON, R. E. 1935. An eight generation experiment inbreeding Swine. *J. Hered.* 26:209.
- HOLLINGSWORTH, M. J., y SMITH, J. M. 1955. The effect of inbreeding on rate of development and of fertility in *Drosophila subobscura*. *J. Genet.* 53:295.
- HOWE, J. C. 1949. The effect of varying amounts of zebu blood and the adaptability of dairy cattle to conditions in Jamaica. *Trop. Agric. (Trinidad)* 26:33.
- HUGHES, E. W. 1933. Inbreeding Berkshire swine. *J. Hered.* 24:199.
- JOHANSSON, I. 1953. *Husdjursraserna. (Razas de animales domésticos)*. Estocolmo, LTs Förlag.
- JOSHI, N. R. y PHILLIPS, R. W. 1953. Zebu cattle of India and Pakistan. *FAO Agric. Stud.* N° 19.
- _____, McLAUGHLIN, E. A., y PHILLIPS, R. W. 1958. Tipos y razas de bovinos africanos. *FAO. Estudios Agropecuarios* N° 37.
- KING, HELEN. 1918, 1919. Studies on inbreeding. *J. Exp. Zool.* 26:1; 27:1 y 27:71.
- KROSIGK, C. M. VON, y LUSH, J. L. 1958. Effect of inbreeding on production in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 41:105.
- LERNER, I. M. 1954. *Genetic homeostasis*. Edinburg, Oliver & Boyd.
- LOGAN, V. S., y SYLVESTRE, P. E. 1950. Hybridization of domestic cattle and buffalo. A progress statement. *Cent. Exp. F. Ottawa. Progr. Rep. Anim. Husb. Div.* 1937-49.
- LUSH, J. L., HOLSBERT, J. C., y WILLHAM, O. S. 1936. Genetic history of the Holstein-Friesian cattle in the United States. *J. Hered.* 27:61.
- McCANLISH, A. C., GILLETE, L. S., y KILDEE, H. H. 1919. Influence of environment and breeding in increasing dairy production. *Iowa Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 188.
- McCORMICK, W. C., y SOUTHWELL, B. L. 1957. A comparison of Brahman crossbred with British crossbred cattle. *J. Anim. Sci.* 16:207.
- MORLEY, F. H. W. 1954. Selection for economic characters in Australian Merino sheep. IV. The effect of inbreeding. *Aust. J. Agric. Res.* 5:305.
- PETERS, H. F. 1958. A feedlot study of bison, cattalo and Hereford calves. *Canad. J. Anim. Sci.* 38:87.
- PHILLIPS, R. W. 1949. La cría de ganado en ambientes desfavorables. *FAO. Estudios Agropecuarios* N° 1.
- _____, BLACK, W. H., KNAPP, B. y CLARK, R. T. 1942. Crossbreeding for beef production. *J. Anim. Sci.* 1:213.
- REGAN, W. M., MEAD, S. W., y GREGORY, P. W. 1935. An inherited skin defect in cattle. The occurrence of a sublethal epithelial defect in a Jersey herd and a plan for eliminating lethal genes. *J. Hered.* 26:357.
- RHOAD, A. O. 1949. The Santa Gertrudis breed. *J. Hered.* 40:115.
- ROBERTS, E., y CARROL, W. E. 1939. A study of hybrid vigor in a cross between Poland China and Duroc Jersey swine. *J. Agric. Res.* 59:847.
- ROBERTSON, A. 1954. Inbreeding and performance in British Friesian cattle. *Proc. Brit. Soc. Anim. Prod.* 1954:87.
- SEMPLE, A. T., y DEVORACHEK, H. E. 1930. Beef production from purebred, grade and native calves. *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.* N° 203.
- SHOFFNER, R. N. 1948. The reaction of the fowl to inbreeding. *Poult. Sci.* 27:448.
- SIERK, C. F., y WINTERS, L. M. 1951. A study of heterosis in swine. *J. Anim. Sci.* 10:104.
- SMOLIAK, S., y PETERS, H. F. 1955. Climatic effects of foraging performance of beef cows on winter range. *Canad. J. Agric. Sci.* 35:213.
- STONAKER, H. H. 1943. The breeding structure of the Aberdeen-Angus breed. *J. Hered.* 34:323.
- SUMPTON, L. J., REMPEL, W. E., y WINTERS, L. M. 1961. The evolution of a new breed of swine. *The Minnesota* N° 3. *J. Hered.* 52:265.
- SWIGER, L. A., GREGORY, K. E., KOCH, R. M., y ARTHAUD, V. A. 1961. Effect of inbreeding on performance traits of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 20:626.
- TALLIS, G. M., KLOSTERMAN, E. W., y CAHILL, V. R. 1959. A topcross breeding experiment with outbred and inbred Hereford sires. I. Line comparisons and phenotypic correlations. *J. Anim. Sci.* 18:745.
- TANTAWY, A. O., y REEVE, E. C. R. 1956. Studies in quantitative inheritance. IX. The effect of inbreeding at different rates in *Drosophila melanogaster*. *Z. indukt. Abstamm. u. VererbLehre.* 87:648.
- TERRIL, C. E. 1946. Breed crosses used in the development of Targhee sheep. *J. Anim. Sci.* 6:83.
- _____, y HASEL, L. N. 1946. Heritability of face covering and neck folds in range Rambouillet lambs as evaluated by scoring. *J. Anim. Sci.* 5:170.
- TYLER, W. J., CHAPMAN, A. B., y DICKERSON, G. E. 1947. Sources of variation in the birth weights of Holstein-Friesian calves. *J. Dairy Sci.* 30:483.
- _____, CHAPMAN, A. B., y DICKERSON, G. E. 1949. Growth and production of inbred and outbred Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 32:247.
- VAUGHAN, H. W. 1947. *Breeds of livestock in America*. Columbus, Ohio. Long's College Book.
- WARWICK, B., y BERRY, R. O. 1949. Inter-generic and intra-specific embryo transfers in sheep and goats. *J. Hered.* 40:297.

- WATSON, J. A. S. 1925. Family breeding and linebreeding. En: Proceedings of the Scottish cattle breeding conference. Edinburgh, Oliver and Boyd. Cap. XIV.
- WIENER, G. 1957. The significance of grading-up in the Ayrshire cattle population of Great Britain. *J. Agric. Sci.* 49:313.
- WILLHAM, O. S. 1937. A genetic history of Hereford cattle in the United States. *J. Hered.* 28:283.
- WINTERS, L. M. 1958. *Animal breeding*. 5th. ed. New York, Wiley.
- _____, KISER, O. M., JORDON, P. S., y PETERS, W. H. 1935. A six years' study of crossbreeding swine. *Minnesota Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 320.
- _____, COMSTOCK, R. E., y DAILEY, D. L. 1943. The development of an inbred line of swine (Minnesota N° 1) from a cross-bred foundation. *J. Anim. Sci.* 2:129.
- WRIGHT, S. 1922. The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea-pigs. *U. S. Dept. Agric. Bull.* 1090.
- _____. 1922. The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea-pigs. III. Crosses between highly inbred families. *U. S. Dept. Agric. Bull.* N° 1121.
- _____. y McPHEE, H. C. 1925. An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *J. Agric. Res.* 31:377.
- YAMADA, Y., BOHREN, B. B., y CRITTENDEN, L. B. 1958. Genetic analysis of a White Leghorn closed flock apparently plateaued for egg production. *Poult. Sci.* 37:565.
- YODER, D. M., y LUSH, J. L. 1937. A genetic history of the Brown Swiss cattle in the United States. *J. Hered.* 28:154.



Reproducción y selección del bovino de carne

En la cría práctica de bovinos para producción de carne juegan un papel muy importante factores de orden ambiental así como factores de orden hereditario. Entre los primeros hay algunos que el hombre puede modificar con facilidad para aumentar la producción. La nutrición o nivel alimenticio es sin duda el factor que más influencia tiene sobre la producción de carne. Dentro de lo que concierne directamente a esta obra se encuentran varios factores de manejo que afectan la producción a través de la organización que el hombre da a sus hatos. Para la administración adecuada del bovino de cría es indispensable conocer algunas constantes de su fisiología reproductiva, así como tener idea sobre los ideales de productividad obtenibles en la práctica. En esta forma el productor puede juzgar el éxito de sus operaciones en comparación con la producción que se obtiene en estaciones experimentales o en otras regiones diferentes de las que él conoce. Finalmente con el conocimiento de la forma en que se heredan algunas constantes de producción, el criador puede planear la selección y modelar las generaciones ve-

nideras. La información que se presenta en este capítulo tiene por objeto dar algunas normas de criterio práctico y experimental, que permita al criador tomar decisiones tendientes a mejorar tanto la eficiencia reproductiva como la constitución genética de sus hatos.

La organización del hato

Esencialmente el hato productor de carne debe de estar organizado en diferentes grupos que requieren atención y nutrición diferentes. El estado más primitivo de organización es aquel en que viven juntos, toros, vacas, vaquillonas y becerros, así como novillos. Este estado de cosas es por desgracia muy común todavía en muchas regiones de América. Un paso adelante en organización es mantener un mínimo de tres divisiones de la población: vacas y toros reproductores junto con terneros al pie, vaquillas y novillos en crecimiento por separado y finalmente novillos de ceba. Una mayor organización de la cría ocurre cuando se separan los toros de

las vacas, excepto durante el período de empadre o entoramiento, cuando se separan las vacas de vientre de las de desecho para evitar vender vacas en gestación y cuando se dividen también los animales jóvenes recién destetados (de uno a dos años) para dar las mejores praderas y oportunidad alimenticia a los más jóvenes, y finalmente cuando se separan los novillos de levante de los novillos de ceba. Estas últimas divisiones son innecesarias cuando el establecimiento se dedica exclusivamente a la cría y los novillos son cebados en otras fincas o regiones. La organización del hato, por lo tanto, debe de estar regida por los propósitos de la explotación.

1. Explotación extensiva con venta de becerros al destete. Este tipo de organización es el que corresponde a las llamadas zonas de cría en que los pastos son buenos para alimentar la vaca adulta y su cría, pero incapaces de cebar rápidamente a novillos jóvenes. En estas circunstancias se utiliza la capacidad de la vaca para recoger forraje y producir leche y los becerros son destetados a los seis o ocho meses y llevados a zonas de mejores pastos, donde la ceba se puede efectuar con facilidad. Los novillos en este tipo de explotación deben de ser castrados a muy temprana edad y deben de nacer en la época en que la castración y el descorne son menos peligrosos desde el punto de vista del gusano de las heridas u otros parásitos.

El novillo recién destetado requiere de buenos medios de transporte, para tener un valor económico en el mercado. Si las comunicaciones son muy primitivas o inexistentes, en muchas regiones de América ocurre que el novillo joven no tiene mercado y debe de permanecer en los campos de cría. Cuando el animal debe de salvar grandes distancias por su propio pie o utilizar medios de transporte primitivos, resiste mejor este maltrato mientras tiene más edad. También ocurre en este sistema de explotación, que el novillo de destete si no es vendido a otros campos, le roba forraje a las hembras y el crecimiento de ambos es más lento. El éxito de la cría y de la administración de pastos se puede juzgar por la edad en que se

hace el empadre. La meta en el manejo de los pastos debe de ser tal que las vaquillas lleguen a un peso de 250 a 280 kgs. a los 15 meses y puedan ser cubiertas en ese tiempo para parir a los 24 meses de edad. Mientras no se puedan obtener esos pesos es conveniente que las vaquillas vivan separadas no solo de los toros, sino de vacas adultas, procurándoles la asignación a los mejores pastos. Cuando no se han vendido los novillos este manejo se entorpece y el criador tiende a dar los mejores pastos a los novillos que tienen un valor económico más inmediato. Los establecimientos que se ven forzados a postergar el empadre de vaquillas hasta los tres años, están operando en un nivel alimenticio sumamente bajo y deben de corregir su manejo, principalmente reduciendo la carga de animales sobre sus pastizales, y llegar por lo menos a lograr el empadre a los dos años.

Los factores que más interesan a la productividad de ganado de carne en forma extensiva son los de porcentajes de crías obtenidos anualmente y los pesos de esas crías al destete. En ambos casos la nutrición juega un papel importantísimo y solo después de que se ha mejorado la alimentación adquiere importancia el mejoramiento por medios fisiológicos y genéticos, que se descubren en la discusión que sigue en este capítulo.

En la mayoría de las explotaciones extensivas de América Latina, el sobre pastoreo de campos naturales o artificiales es muy común y la sola reducción de la carga sobre los potreros puede acarrear grandes beneficios a la producción. Esta situación es demostrada en forma espectacular por los datos recogidos por Price (1948) en Nuevo México en una extensa explotación en que se mantuvieron de 1926 a 1933, 18.819 vacas de cría. Estas solo producían un 47 por ciento de crías con un peso medio de 110 kgs. al destete y 99.000 kgs. de animales de destete vendidos por año. Con una reducción a 8.674 vacas de vientre, de 1934 a 1937, se logró obtener un 66 por ciento de crías con un peso medio de 155 kgs. Con mayores cercos y una reducción de vacas a 6.190, se logró obtener un 91

por ciento de crías con un peso medio de 200 kgs. y una venta total de becerros de destete que pesaron 118.485 kgs. Es decir que con la reducción de la carga a 6.190 vacas, lograron producir más carne que con 18.819 vacas, en el mismo terreno.

2. La explotación intensiva en praderas mejoradas. En este tipo de explotación se ambiciona generalmente vender el novillo cebado con el peso máximo obtenible a la menor edad. Estas explotaciones ocupan generalmente tierras de elevado precio y el movimiento de capital debe de hacerse con más celeridad que en la explotación extensiva. Los hatos generalmente son más pequeños que en la explotación extensiva y se presta mayor cuidado individual al animal. Existen diferentes variantes de explotación; la más sencilla es simplemente una intensificación de la explotación, en que se ambiciona empadrear vaquillonas para que paran a los dos años, se destetan los becerros generalmente a mayor edad (9 meses) que en la explotación extensiva, puesto que las madres han sufrido menos con la cría. La ceba de-

be de ambicionarse que sea inmediatamente después del destete para producir el llamado "baby beef". Este es un novillo de alrededor de 13 meses que debe de pesar no menos de 300 kgs. Para esto se requiere un becerro que destete a poco más de 200 kgs. a los 9 meses y que aumente 700 gramos diarios en los próximos 120 días de vida. Estos aumentos y este tipo de producción son muy escasos en América Latina, pero muy comunes y aún mayores en EE. UU. con ceba en corral. La utilización de granos y concentrados para obtener el "baby beef" es muy común en EE. UU. pero no es indispensable. Aumentos de peso de 900 gramos diarios en praderas mejoradas son perfectamente factibles en tierras de inviernos benignos. Tales programas se pueden instituir en las praderas mejoradas de Argentina y Uruguay y en algunas praderas tropicales, sobre todo de tierras húmedas.

En Europa no existe el "baby beef" propiamente dicho, pero sí tipos similares de becerros que han sido cebados intensamente desde el nacimiento, con ayuda de ensilaje,

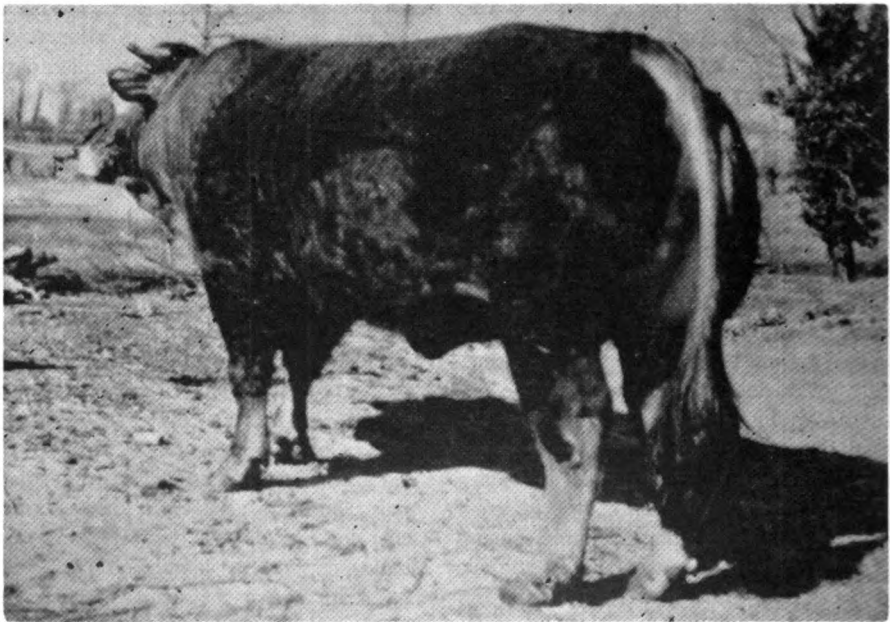


Fig. 36. Torete de dos años de la raza Limousin. Esta antigua raza francesa de carnicería, originaria de Limoges, está llamada a jugar un papel importante en la producción de carne del mundo moderno. Es notable su crecimiento rápido, su tamaño y uniformidad de líneas.

buen heno, algunos granos o raíces (nabo, remolacha, tupinambur). Estos animales generalmente no son castrados y se lleva la ceba en completo confinamiento hasta los 14 ó 15 meses con pesos de 400 a 500 kgs. (Vitellone en Italia, Vaux de Lyon en Francia). Este tipo de explotación no parece ser adaptado a ninguna situación de América Latina, salvo en pequeñas fincas familiares.

Otro tipo de explotación intensiva es el de la producción de becerros de matanza al tiempo del destete. Si bien no es nada común actualmente en América Latina, tiene grandes posibilidades para tierras tropicales y templadas húmedas. Consiste en la venta directa del becerro de la madre al matadero. Para este fin se requieren praderas de muy buena calidad y con muy buen manejo y la obtención de pesos no menores de 250 kgs. a los nueve o diez meses de edad; son muy valiosas las vacas de gran tamaño y fortaleza, capaces de producir un becerro muy pesado y utilizar grandes cantidades de forrajes verdes. El empleo del vigor híbrido mediante cruzamientos entre razas es de especial importancia para este método de explotación.

Los factores de productividad que más interesan a la explotación intensiva son los de fertilidad, los de aumentos de pesos y los de la calidad de la carne.

3. Producción de carne en sistemas de doble propósito. Se pueden distinguir como sistemas de doble propósito aquellos en que se producen novillos de matanza pero además se ordeñan las vacas madres en vez de dejarlas en libertad con sus becerros. Se diferencian de la explotación lechera especializada en que se crían los machos en vez de sacrificarlos. Los tipos de ordeño rústico con ternero al pie de la madre son formas primitivas de explotación de doble propósito y son muy comunes en América Latina.

Otro tipo de explotación de doble propósito es aquel en que los becerros machos se crían por métodos artificiales y la vaca se ordeña como vaca lechera especializada. Para esto se utilizan tanto las razas de doble propósito, como las razas especializadas en leche que son cubiertas por toros de razas

de carne para producir becerros más aceptables al mercado.

Para que tenga éxito esta explotación se requiere una situación económica especial de precios elevados tanto de carne como de leche. En Perú y Chile, es donde parecen tener justificación estos sistemas debido a la escasez de explotaciones extensivas de carne y el alto precio de ésta, al mismo tiempo que existen grandes y buenas explotaciones lecheras cerca de las ciudades.

Los becerros obtenidos de cruzamientos entre vacas de razas lecheras y toros de razas de carne pueden entrar al mercado de carnes como terneros mamones para producir la llamada carne de "ternera" de animales sacrificados cuando su principal fuente de alimento ha sido la leche. Otros grupos son criados sea con la madre o artificialmente, y cebados posteriormente igual que novillos de carne. La importancia actual de este tipo de cruzamientos se puede juzgar de los porcentajes de vacas de lechería que están siendo inseminadas con toros de razas de carne por el centro de inseminación artificial de Reading, Inglaterra (Cuadro No. 58).

En estos sistemas de producción de carne es muy importante que la raza del toro sea de tal naturaleza que no existan posibilidades de confundir los becerros media sangre con los puros de lechería; por esta razón se usan tanto en Inglaterra como en Escocia los toros Aberdeen Angus y Hereford. La cruce con Shorthorn de carne es objetable, pues las crías no llevan marcas fáciles de distinguir (excepto cuando el Shorthorn es blanco es que da negro entrepelado con el Holstein). Estas marcas no solo sirven para darle mejor precio al animal de carne, sino para evitar que las crías se vendan como animales de leche lo que resulta contraproducente. El Charolés se ha introducido a Dinamarca para ser cruzado con este propósito sobre Jerseys y en Inglaterra se acaban de importar toros Charoleses para usar sobre varias razas lecheras. Las ventajas de carnicería del becerro media sangre Charolés se inician con el peso al nacer que es mayor aún sobre vacas de gran tamaño (Holanda). En Francia se vienen realizando estos cruzamientos también con toros Limousin. Las ven-

CUADRO No. 58

Porcentajes de vacas de lechería inseminadas por toros de razas de carne en el centro de Reading, Inglaterra (Terrington, et al., 1960) y en Escocia.

Toros usados	Vacas de raza Holandesa	Vacas de raza Shorthorn	Vacas de raza Ayrshire en Inglaterra	Vacas de raza Ayrshire en Escocia
Inseminación con toros de su propia raza	76.5	46.3	52.4	58.5
con Hereford	15.5	26.8	16.2	0.1
con Aberdeen Angus	6.3	8.0	10.6	9.6

tajas del media sangre Charolés por su peso al nacer, puede ser también su más seria desventaja, debido a que ocasiona dificultades en el parto. Los estudios que se realizan actualmente en Europa no han dado resultados concluyentes aún al ser escrita esta obra.

Debe recalarse que solo pueden dedicarse a estos cruzamientos de razas de leche con toros de carne aquellas poblaciones o establecimientos que hayan llegado a la saturación de sus números de vacas lecheras y que tengan métodos de cría que les permita dedicar a la carnicería no solo los machos híbridos nacidos, sino todas las hembras. La retención de hembras media sangre lechera, media sangre de carne, sería desastrosa para la producción de leche de una región. El número de cruzamientos debe planificarse de tal manera que un tercio de las hembras nacidas sean media sangre y así poder usar dos tercios de las hembras nacidas para repuesto del hato lechero. Es útil al adelanto de la selección lechera usar de madres para los cruzamientos a las vacas menos productoras o las novillas de primer parto. Estas últimas entonces no dejarían crías lecheras de repuesto hasta partos subsecuentes, cuando ya haya averiguado su productividad lechera.

En estas exploraciones interesan los factores económicos de pesos al nacer, y los aumentos de peso en regímenes de pesebre, así como la calidad de la carne.

4. **La ceba de novillos.** La ceba como explotación exclusiva ocurre en América en tierras de mucho valor y fertilidad en que se

requiere un movimiento rápido de capital y una fuerte inversión en pocas hectáreas. Son notables las zonas de las Huastecas en México, el Valle del Cauca en Colombia, las zonas de ceba de Araraquara en Sao Paulo, Brasil y las llamadas zonas de invernadas en Argentina y Uruguay.

La ceba en corrales, tan común en EE. UU. no parece tener mucho futuro en América Latina. Esto se debe principalmente a los altos precios de los granos con relación al precio de la carne. Sin embargo, hay algunas zonas en que se pueden desarrollar cebas con métodos que utilicen productos locales abundantes y baratos. Tal ocurre en la costa del Perú y algunas regiones de México. En general la ceba en corrales en América Latina tiende a ser muy diferente de la de EE. UU. debido a la necesidad de usar forrajes fibrosos que son los más baratos. Por esto se utilizan novillos (o toros) de mucho mayor edad que en Norteamérica, pues éstos son más capaces de aumentar de peso con forrajes menos concentrados.

El cebador generalmente es un comprador de ganado y aparentemente no tendría interés en los problemas de reproducción y genética; puede decirse que deja todos estos problemas en manos del criador y él se concreta a terminar el producto. Sin embargo, el cebador puede tener mucha influencia sobre las prácticas de cría al formular una demanda por tipos especiales de ganado en cuanto a edad y calidad. Su interés es esencialmente en aumentos de peso y eficiencia de con-

versión de alimentos. Mucho puede adelantar la producción de un país o región, cuando los cebadores paguen mejores precios por animales con alguna garantía de ser buenos aumentadores de peso y que posean mayor uniformidad y calidad.

Eficiencia reproductiva

La eficiencia reproductiva del hato de carne está limitada por algunas características de la reproducción, peculiares al bovino y más especialmente al bovino especializado en producción de carne. Al criador le interesa conocer a fondo cuáles son estas peculiaridades de la reproducción para poder juzgar la eficiencia de sus operaciones. Se iniciará este análisis mencionando algunas constantes de la reproducción en la hembra, y se proseguirá con los problemas del apareamiento, factores de eficiencia reproductiva en el macho y finalmente los problemas de la gestación, el nacimiento y el crecimiento de las nuevas crías, dando ejemplos de situaciones reales de experimentación o explotación de ganado de carne.

1. **La vaquilla de repuesto.** En razas europeas de carne la reproducción a temprana edad en vaquillas bien alimentadas no presenta mayores problemas.

La iniciación de la vida reproductiva en la vaca de carne, está más relacionada con el peso y tamaño que con la edad. De tal

manera que siempre que el desarrollo de la vaquilla de carne haya sido satisfactorio y alcance un peso mínimo de 250 kgs., a los 14 ó 15 meses, puede ser cubierta a esta edad, con el fin de que tenga su primer parto al llegar a los dos años de edad. Se ha comprobado que esta práctica tiene amplias ventajas económicas, pero si los recursos forrajeros son escasos la vaquilla puede sufrir no solo en su tamaño, sino en su reproducción subsecuente. Un estudio experimental sobre este tema aparece en el Cuadro No. 59.

Debe aclararse que estas vacas estaban suplementadas en los períodos de mayor escasez de forrajes (invierno en Oklahoma, EE. UU.) de tal manera que su mayor pérdida de peso no excediera de 50 kgs. y que las vacas recuperaran estas pérdidas en el período de abundancia de pastos. Se esperaba que a los ocho años de edad pesaran 500 kgs. Si no se pueden llenar estos requisitos es preferible no empadran las vaquillas sino hasta los dos años o más. Otro problema que debe de considerarse es el de los partos difíciles que son más frecuentes en vaquillas de dos años. Algunos ganaderos utilizan exclusivamente toros Aberdeen Angus o Zebú, sobre sus vaquillas de primer parto, sea cual fuera la raza de éstas, debido a menor tamaño del becerro hijo de toros de esas razas. Los becerros hijos de toros Charoleses, son demasiado grandes y presentan más peligros para la vaquilla primeriza si ésta es de poca edad o desarrollo.

CUADRO No. 59

Comparación de productividad de vaquillas de carne apareadas para producir su primer becerro a los dos y a los tres años de edad. (Datos de Zimmerman, et al., 1957). Sesenta vacas en cada lote.

	Parto a los dos años	Parto a los tres años
Número de partos esperados, según el número de vacas expuestas a toro cada año	384	338
Número de becerros destetados	350	298
Porcentaje de becerros destetados hasta 8½ años de edad de las vacas	91.1	88.2
Peso medio al destete de las crías obtenidas	217 kgs.	220 kgs.

En las razas Zebuinas la edad de la pubertad es mayor que en ganado europeo. Amble y otros (1958a) indican que el primer parto en Kangayam ocurrió a los 44 meses y a los 47 para Gir y Kankrej; para Tharparkar fue de 49 meses. Sin embargo, en el Brahman Americano (bajo mejor alimentación que en la India, Dale et al., 1959) la primera ovulación ocurrió antes de los doce meses de edad. Johari y Talapatra (1957) dan la edad del primer celo en ganado Indú, a los dos años, nueve meses, cuando se les dio concentrado a las vaquillas.

En el Brasil las razas Zebuinas empiezan su vida reproductiva excesivamente tarde y este es un factor que reduce la productividad de todo el país. En un estudio de Carneiro y colaboradores (1956) sobre las cuatro razas Zebuinas de ese país, en Minas Gerais, encontraron una edad media del primer parto de 45 meses y no hubo diferencias significativas entre las razas. En Honduras, Haines (1961) observó que en ganado Brahman la edad al primer servicio era a los 25 meses.

2. El ciclo estrual de la vaca de carne.

El ciclo estrual en la vaca de carne no presenta ninguna peculiaridad diferente en lo fundamental al ciclo estrual en cualquier tipo de vaca. Sin embargo las razas de carne son generalmente más letárgicas y muestran el celo con menos intensidad que las razas de leche. Este problema se agudiza mucho más en las razas Zebuinas, no solo porque no muestran el celo sino por su reducida duración después del primer servicio. En vacas de origen europeo la longitud del período de receptibilidad es variable alrededor de 13.6 horas según Asdell. Sin embargo, en un estudio en Angus la longitud del estro fue de 21.1 horas (Wiltbank, et al., 1957). En zebús de Africa, Anderson da una medida de duración del celo de 4.78 horas. En Costa Rica, (de Alba, et al., 1961) la duración media del celo en ganado Brahman fue de 16.6 horas cuando permanecían alejadas del toro y de 11.5 horas cuando eran servidas por toro.

Los problemas prácticos de la longitud del celo en ganado de carne son de especial interés para localizar vacas en celo bajo sistemas de inseminación artificial. Anderson

(1944) indica que el celo se iniciaba con más frecuencia entre las 6 a. m. y las 9 a. m. En un estudio en EE. UU. la hora media de terminación del celo en vacas de carne fue 10:30 p.m., por lo que las observaciones hechas de tarde tienen mayores probabilidades de localizar vacas en celo que las hechas de mañana. En general se recomienda hacer dos observaciones mañana y tarde para localizar el máximo de vacas en celo para inseminación artificial.

Las observaciones sobre influencia del servicio natural sobre la duración del celo en Zebús y Criollos en Costa Rica, indican que no es recomendable usar toros vasectomizados o "retajos" con estos ganados, pues muchas vacas no muestran más síntomas de celo después de ser servidas una vez.

El intervalo entre la terminación del celo y la ovulación es de 14.6 horas según un estudio (Nalbandov y Casida, 1942) y de 9.2 horas en otro (Wiltbank, et al., 1957). Por lo tanto, en ganado de carne como en el de leche, se recomienda efectuar el servicio al final del celo.

En Minas Gerais, Brasil (Carneiro, Brown y Memoria, 1958) los promedios de edad al primer parto fueron de 46.1 meses para vacas Gir y 46.4, 46.8 y 45.8 para Guzerat, Nellore e Indobrasil, respectivamente. Las posibilidades de mejorar esta situación francamente mediocre de reproducción del Zebú se entreve en el mismo trabajo. Una finca de ganado Gir acusó primeros partos a los 40 meses, cuando otra finca con la misma raza dio una media de 49 meses.

Bajo inseminación artificial se puede esperar hasta seis horas después de la terminación del celo sin peligro de reducción de fertilidad.

En un trabajo con ganado Hereford en agostaderos extensivos de Arizona, EE. UU. (Lasley y Bogart, 1943), la longitud del celo fue mucho más corta (5 a 8 horas) que con las Angus del estudio anterior. Es casi seguro que esta diferencia se debe a los métodos de observación empleados y no a una verdadera diferencia entre razas.

Los intervalos entre celos son iguales esencialmente a los del ganado de leche o sea que la frecuencia (modal) es de 20 días pa-

ra vacas nulíparas y 21 días para vacas adultas. En el trabajo de Arizona que incluía vaquillas de dos años y vacas paridas, el intervalo medio fue de 19.6 días.

El período de proestro en ganado de carne que vive en libertad, se puede definir como el tiempo en que la vaca busca la proximidad del toro antes de permitir el servicio. En Zebús y ganado encastado con europeo en Africa, Anderson (1944) da una media de 55 minutos para duración del proestro. En ganado europeo este período es de longitud similar aunque en muchas ocasiones es frecuente ver toros con experiencia de campo "cuidar" vacas que van a entrar en celo por varias horas antes de que se inicie el período de receptividad.

Los datos resumidos en el Cuadro N° 60 indican que la mayoría de las vacas quedan preñadas en el primer servicio y que no se eleva mayor cosa la fertilidad volviendo a permitir el apareamiento de vacas que no quedan preñadas en cuatro ciclos estruales consecutivos.

En esta experiencia ocurrieron 62 abortos y el número total de celos con servicio fue de 832. Esto arroja un número de 1.48 servicios por concepción. Números similares aparecen en otros estudios. Por ejemplo, Wiltbank y asociados (1961) encontraron los siguientes números en varias razas: Angus 1.49; Hereford, 1.53; Shorthorn, 1.76; Brahman, 1.21; Toro Brahman en vaca 2.50 y toro Africander en vaca Angus 1.42.

CUADRO No. 60

Ciclos estruales en que se calculaba que había ocurrido la concepción de acuerdo con las fechas de nacimiento de terneros, bajo sistemas de apareamiento a campo, con una estación de empadre de cuatro meses. (Rhoad, 1944).

Ciclo estrual	Número de vacas que concibieron	Porcentaje con respecto al total expuesto a toros, para cada período	Porcentaje acumulativo
1o.	295	38	38
2o.	155	20	58
3o.	61	8	66
4o.	30	4	70
5o.	19	2	72
6o.	3	1	73
Total del período de monta, 120 días	563	73	

3. Apareamiento y fertilidad de la vaca de carne. El servicio en el ganado de carne se puede efectuar por tres métodos: natural, cuando el toro vive en libertad con las vacas; por apareamiento a mano con toros en estabulación; y por inseminación artificial.

Bajo servicio natural en un período de apareamiento de cuatro meses Rhoad (1944) calculó el número de vacas que quedaban preñadas en el primer ciclo estrual y ciclos subsiguientes después de la entrada de los toros a los potreros. El total de fertilidad obtenido en términos de vacas paridas por cien vacas expuestas a toro, fue de 73 por

En un estudio en un hato registrado Hereford de Oklahoma, E.E. U.U., el número de servicios por concepción fue de 1.7. Este número de servicios era variable según la estación: 1.6 en verano, 1.7 en otoño y 1.8 en invierno (Lindley, et. al. 1958).

Estos números de servicios por preñez fueron medidos en hatos aparentemente libres de enfermedades venéreas. Un estudio comparativo de servicios requeridos en hatos Angus libres de vibriosis fue de 1.34, cuando en hatos infestados se requirieron 2.09 servicios por concepción (Wiltbank, et. al. 1961).

El método de apareamiento natural en potreros presenta ventajas de economía de personal, pues no hay necesidad de observar las vacas dos veces diariamente para llevarlas al toro o a la inseminación. Es adaptado a terrenos muy extensos, pero tiene serias desventajas en cuanto a que se requieren mayor número de toros que con servicio a mano o artificial, y no resulta necesariamente en mayor fertilidad.

Bajo inseminación artificial en uno de los primeros trabajos con grandes números de vacas, hecho en Hereford (Lasley y Bogart, 1943), el número de serviros por becerros nacidos fue de 1.83 para vacas secas y 1.59 para vacas lactando.

En América Latina el número de estudios sobre fertilidad en ganado de carne es muy reducido. Algunos datos muy valiosos sin embargo han sido obtenidos en Brasil en un trabajo que si bien no fue diseñado para medir factores que afectan la fertilidad, posee excelentes apuntes de cría que han sido analizados recientemente (Texeira Vianna, Santiago y Gomes, 1962). En este trabajo el número de saltos por preñez en diferentes grupos genéticos varió de 1.3 a 3.5. Los grupos estaban formados por diferentes proporciones de sangre Charolesa y Zebú. En el desarrollo de este capítulo, se hará referencia nuevamente sobre este trabajo, principalmente porque prueba en forma concluyente la mayor fecundidad de apareamientos híbridos y también de fertilidad de las vacas híbridas. Desde el punto de vista exclusivo de número de saltos requeridos por preñez los toros Charoleses dieron una media de 1.5 saltos por preñez al ser apareados con vacas híbridas, y los mismos toros apareados con su propia raza dieron más de tres saltos por preñez y con vacas Zebú Indubrasil el número descendió a 2.3. Desafortunadamente en este trabajo no se incluyeron cruzamientos recíprocos o testigos del Zebú puro.

Los trabajos de Carneiro en Minas Gerais, Brasil (Carneiro, et. al. 1958, 1960-61) indican una eficiencia reproductiva muy mediocre del ganado Zebú en esa región. El intervalo

entre partos fue de 20.5 meses para 232 vacas Indubrasil. Todos estos animales pertenecían a una sola finca y estaban sujetos a administración similar. En otro establecimiento sin embargo, encontraron mayor eficiencia en un hato Gir de 418 vacas, que dieron un intervalo entre partos de 15.3 meses. En establecimientos de ganado Guzerat con 530 vacas de primer parto, encontraron que el 50 por ciento de esas vacas no estaban preñadas 359 días después de paridas y solo el 15 por ciento estaba gestando 119 días después del parto. En la mayoría de estas explotaciones las vacas parían en promedio cada dos años (21.1 a 21.6 meses).

4. Número de vacas por toro. Este es un tema de mucho interés para la mayoría de los productores de América Latina donde los servicios a campo son la regla. Para ganado de origen europeo se recomienda un toro por cada 15 a 20 vacas en su primer año de servicio y 20 ó 30 vacas en años subsiguientes. Con toros estabulados y monta a mano el número de vacas que puede cubrir un toro es de 50 ó 60 aún en una estación corta de servicios. Con ganado de razas Zebuinas la situación es diferente. El toro Zebú se gasta menos que el Europeo, y además la vaca tiene un periodo de celo más corto cuando es cubierta por el toro y no permite muchos servicios. En Brasil es común oír hablar de hatos de 80 vacas cubiertas con éxito por un solo toro (Nelore o Guzerat). Sin embargo, no hay estudios experimentales de los efectos sobre la fertilidad de llegar a esos números o mayores. En ganado europeo, Snapp y Neumann (1962) han reunido datos del Estado de Kansas en que se nota un pequeño aumento de fertilidad cuando se usaban 20 o menos vacas por toro (95.4 por ciento de natalidad) contra 93.6 por ciento cuando se usaban 40 o más vacas. Los números correspondientes a 21 a 30 vacas era de 94.5 por ciento y 93.1 por ciento para 31 a 40 vacas por toro. En general las ventajas en fertilidad que se obtienen reduciendo el número de vacas a menos de 20 no es económicamente justificable, dada la inversión que hay que hacer en toros.

5. Largo del período de monta. La práctica moderna de producción de carne va asociada a períodos de monta y de nacimiento de terneros de no más de tres meses. Las ventajas de este sistema son múltiples. Se obtiene un ahijadero de edad uniforme, se pueden planear los nacimientos en la estación más favorable, se pueden trabajar todos los becerros en una época, se ahorra personal y mano de obra y se consiguen mejores mercados dada la uniformidad de los becerros o novillos que se obtienen. Algunos ganaderos que han vivido con métodos tradicionales y toros sueltos con las vacas todo el año, se rehusan a cambiar de método, indicando que el costo de cercos para tener a los toros alejados de las vacas es muy grande y que sin duda van a obtener menor número de crías, sobre todo el primer año.

La primera objeción es verdadera, pero más que compensada por las ventajas de una época corta de empadre. Donde existen límites naturales de serranías, ríos o montañas, estos se pueden utilizar para ayudar a separar los toros. En períodos de invierno frío, los toros tienen una tendencia a alejarse de las vacas y vivir juntos, y esto ayuda a mantenerlos en un grupo aparte. Claro que en el trópico no ocurre nada de esto. Se puede idear sin embargo utilizar potreros que tengan una calle en medio de los toros y vacas o finalmente hacer cercas dobles.

En cuanto a pérdidas de fertilidad por períodos cortos de monta, la práctica indica que solo en el primer año habría una pequeña reducción. En el Cuadro No. 60 se ve que después del cuarto ciclo estrual, o sea 84 días de exposición al toro, se obtiene muy poco adelanto en fertilidad.

Cuando los toros viven en libertad con las vacas, los partos tienden a agruparse en pocos meses del año. Así Carneiro (1950) encontró en Minas Gerais que el ganado Zebú en libertad tenía el 57 por ciento de las pariciones de setiembre a diciembre y datos similares fueron obtenidos posteriormente (Carneiro, Brown y Memoria, 1960-61), con algunas haciendas con el 63 por ciento de los partos en tres meses. Por lo tanto el em-

padre planificado para coincidir con esta estacionalidad natural, causaría muy poca reducción en el porcentaje de nacencia, aún el primer año. En algunas regiones esta concentración natural de partos no es lo más adecuada porque coincide con épocas de inundaciones o excesos de plagas de parásitos. En realidad las vacas que no conciben a los primeros servicios, son las vacas menos fértiles, que conviene desechar del hato y la monta restringida a 90 días permite descubrir las con facilidad.

6. Influencia del toro en la fertilidad del hato. Es una buena práctica de cría probar todos los toros que se usan con la vagina artificial para ver la motilidad y concentración de espermatozoides que producen. Estas características no son garantía de alta fertilidad, pero por lo menos se eliminan los toros absolutamente estériles por azospermia o incapacidad para saltar. Para el productor que tiene un pequeño hato esto es doblemente importante pues de lo contrario puede descubrir la infertilidad cuando ya ha transcurrido un año de improductividad. En el ganado Zebú es doblemente importante que el toro tenga buena concentración de semen debido a que muchas vacas Zebú y Criollas de América permiten un solo servicio, pues al ser cubiertas por un toro que no eyacula bien o sin espermatozoides, ya no permitirían el servicio por otros toros. El toro Zebú sin embargo es con frecuencia reactivo a servir la vagina artificial. Otro problema que ocurre con toros Zebú, por lo menos los Brahman conocidos del autor, es que son torpes o poco insistentes para montar y se dan casos de toros con perfectos reflejos y buena concentración de espermatozoides móviles que obtienen muy bajos porcentajes de cría por el número de vacas que no pueden o rehusan saltar.

La edad del toro de campo tiene influencia sobre la fertilidad. En general el toro de uno a dos años de edad es menos fértil que el de más de dos años. En un estudio de Wiltbank y otros (1961) con toros de carne de varias razas, siempre los toros de año obtuvieron menores porcentajes de crías que los de más de dos años, así:

Raza del toro	Porcentaje de crías con toros de 1 a 2 años	Porcentaje de crías con toros de más de 2 años
Brahman-Angus	53	80
Angus	94	96
Hereford	84	90
Shorthorn	81	88

Otro aspecto de gran interés para el ganadero es el número de años que debe de usarse un toro. El mayor problema en la cría extensiva, ya sean en tierras desérticas o donde los recursos forrajeros suelen ser escasos durante el período de monta, es la pérdida de peso del toro viejo cuando anda en servicio. Los estudios realizados con Herefords en E.E. U.U. indican que el toro viejo puede ser perfectamente fértil hasta los diez años pero requiere comida adicional para recuperar sus pérdidas de peso. El Cuadro No. 61 ilustra este problema.

La alimentación del toro en receso no debe de llevarse a extremos de producir gordura pues entonces el efecto sobre la fertilidad sería contraproducente. En la misma experiencia de Baker y Quesenberry, indican que el toro con menor fertilidad observado en Miles City, Montana, E.E. U.U., en 17

años era un toro de exposición excesivamente gordo que dio apenas 45.5 por ciento de crías. El más fértil fue un toro que dio 94 por ciento.

7. Largo de la gestación en ganado de carne. El Cuadro No. 62, presenta una recopilación del largo de la gestación en las principales razas de carne. De un examen de este cuadro, se descubre que la gestación de becerros machos tiene una duración mayor que la de hembras. Estas diferencias son por lo general altamente significativas y constituyen una diferencia real y constante. Dentro de cada raza esta diferencia implica un mayor peso al nacer para machos que para hembras, pero las razas zebuinas tienen una gestación más larga que las Europeas y los pesos al nacer son sin embargo menores. En un estudio de la variabilidad total de la gestación en bovinos de carne, Burris y Blunn

CUADRO No. 61

Influencia de la edad del toro sobre la fertilidad del hato (de un estudio de Baker y Quesenberry, 1944).

Edad del toro en años	Porcentaje de crías obtenidas	Peso del toro al iniciar el período de monta	Pérdida de peso al final del período
2	89.0%	525 kgs.	4.1 kgs. (aumento)
3	85.5	698	44.5
4	82.5	739	46.8
5	87.9	807	65.4
6	88.4	821	55.9
7	89.9	840	81.8
8	84.1	813	65.0
9	82.8	850	77.7
10	92.6	789	95.4

CUADRO No. 62

Duración de la gestación en diversas razas de bovinos de carne.

Raza	Duración media	Machos	Hembras	Autoridad
Aberdeen Angus	278.6			Foote, et al., 1960a
Shorthorn	275.9	273.2	288.6	Foote, et al., 1960a
Aberdeen Angus	281.7	282.9	280.7	Burris y Blunn, 1952
Shorthorn	284.2	284.2	284.3	Burris y Blunn, 1952
Hereford	286.1	286.8	285.4	Burris y Blunn, 1952
Aberdeen Angus	282.5	282.7	282.2	Livesay y Bee, 1945
Hereford	285.2	285.0	285.2	Livesay y Bee, 1945
Hereford	289.0			Rife, et al., 1943
Aberdeen Angus	272.8			Rife, et al., 1943
Hereford	285.7			Lindley, et al., 1958
Hereford	287.3			Joubert y Bonsma, 1959
Africander	295.0			
Aberdeen Angus	279.5			Wheat y Riggs, 1958
Shorthorn	281.3			Wheat y Riggs, 1958
Hereford	284.9			
Hereford	281.2	281.6	280.7	Dawson, et al., 1946
Hereford	287.0			Lasley, et al., 1961
Charolesa	287.1	287.5	286.6	Texeira Vianna, 1962
Tharparkar	288.4	289.0	287.2	Singh, et al., 1958
Flamenca	280.1	279.5	280.8	Jardim et al., 1950
Caracú	286.9	287.5	286.3	Pacheco Jordao, 1956
Mocho Nacional	286.5	287.7	285.0	Pacheco Jordao, 1956
Zebú Boran y Tanganyika (Africa)	282.7	283.9	281.5	Hutchison y Macfarlane, 1958
Tharparkar (India)	288.3	289.0	287.0	Singh, et al., 1958
Brahman	292.9	293.8	292.3	Haines, 1961
Red Poll	282.7			Haines, 1961
Nelor	291.5	292.3	290.7	Villares y Abreu, 1949
Gir	288.9	289.3	288.5	Villares y Abreu, 1949
Guzerat	291.9	293.2	290.7	Villares y Abreu, 1949
Indo-Brasil	287.6	289.4	285.9	Villares y Abreu, 1949

(1952) concluyeron que el sexo del feto era responsable solamente de 7.9 por ciento de la variabilidad encontrada.

Las diferencias en largo de la gestación son heredables según Wheat y Riggs (1958) con un índice de 0.22, aunque estos mismos autores dan valores más altos en algunos de los métodos usados, y en otro estudio el índice encontrado fue de 0.54 (Lasley, et al., 1961). Esta información no es de mucho in-

terés práctico, pues no parece tener ningún objeto seleccionar estirpes con gestación más larga o más corta. Sin embargo, debe de tomarse en cuenta en el sentido de que en cruzamientos entre razas el genotipo del feto es el que determina la duración de la gestación. Así, en un estudio de cruzamientos entre Aberdeen Angus y Hereford (Rife, et al., 1943), las vacas Hereford preñadas de toro Hereford daban una longitud de 289

días ± 1.56 y de toro Angus 281 ± 1.56 días. En forma recíproca la vacas Angus preñadas de toro Angus daban una longitud de gestación de 272.8 ± 1.89 días y de toro Hereford 281.4 \pm días. Dentro de las razas, desde luego que es importante usar para cálculos, la longitud propia de cada raza, en vez del número único de 282 días que traen algunas tablas de gestación. Los problemas de prolongación patológica de la gestación en otras razas lecheras y de doble propósito aparecen en el siguiente capítulo.

Es notorio en el Shorthorn, que la gestación de hembras sea de mayor duración que la de los machos, precisamente lo contrario de lo que sucede en la mayoría de las razas. Foote, et al., (1960a) han confirmado esta diferencia recientemente y es significativa. Estos mismos autores encontraron que la gestación en el cuerno derecho o izquierdo tenía influencia sobre su duración, pero el efecto era completamente diferente en las dos razas. En vacas Angus en el cuerno izquierdo tuvieron una preñez un día más larga que en el cuerno derecho y por lo contrario las vacas Shorthorn llevaron el feto 2.7 días más en el cuerno derecho que en el izquierdo. Otro dato peculiar de este estudio es que a mayor número de partos, la gestación dura más en vacas Angus (0.20, o un quinto de día más por cada parto) pero este efecto no se encontró en las Shorthorn.

8. Constantes fisiológicas después del parto. Bajo este encabezado se describirán algunas constantes de interés práctico para el criador, tales como tiempo que tarda en recogerse (involución) el útero, lapso entre el parto y la primera ovulación o el primer celo, intervalos entre partos, etc., que son comunes en la explotación de bovinos de carne.

En ganado Hereford, (Foote, et al., 1960b) se encontró que el período de involución del útero después del parto tenía una duración media de 43.4 días. Para estas fechas en algunas vacas ya había ocurrido una ovulación, pero con algunos celos ocultos, de tal manera que el primer celo visible no apareció en promedio sino hasta los 56 días después del parto. El significado de estas investigaciones es similar al que se ha encontrado en bovinos lecheros: que el primer celo

después del parto es de una fertilidad muy baja debido al corto tiempo que ha transcurrido después de la involución del útero. La presencia del toro continuamente en el hato, o un período de nacimientos prolongado es nuevamente objetable por estas razones.

En un hato Hereford registrado, (Lindley, et al., 1958) se encontró que el intervalo entre el parto y el primer servicio era de 75 días, pero como algunas vacas requerían más de un servicio, el intervalo entre parto y concepción ascendió a 108 días. Como consecuencia, el intervalo medio entre partos de todas las vacas, era de 394 días. Estos números, así como el número de servicios por preñez deben ser utilizados por los criadores para juzgar la eficiencia reproductiva de sus hatos, cuando se llevan apuntes individuales de cría. Cualquier hato en que los intervalos entre partos asciendan a más de 400 días en promedio, debe de considerarse como seriamente inferior en eficiencia reproductiva. Si no se llevan apuntes individuales, la eficiencia reproductiva solo se puede juzgar por los porcentajes de cría que serán descritos más adelante.

En ganado Zebuino existen pocos estudios sobre comportamiento sexual después del parto. Un estudio hecho por Kohli y Suri en ganado Hariana de la India (Kohli y Suri, 1957) indica una ausencia completa de celos después del parto por más de 100 días. La media encontrada por él fue de 228 días para la aparición del primer celo. El 10 por ciento de esas vacas no mostraron celos hasta pasados 360 días después del parto. Esta ineficiencia reproductiva del ganado Indú se ha corregido en gran parte en América, sin duda alguna debido a mejor alimentación, pero no existen muchos estudios comparativos. Los pocos que hay sí muestran una pequeña tendencia de razas Zebú o sus cruizas a no presentar celos cuando están criando becerros. En Brasil los datos presentados por Carneiro, et al., (1956) indican intervalos entre partos, excesivamente largos, con medias de 21, 18, 17 y 19 meses para Gir, Guzerat, Nelor e Indubrasil, respectivamente.

En un estudio comparativo de la eficiencia reproductiva de ganado de origen británico mantenido en Virginia y de ganado

Zebú y sus cruza en Louisiana, EE. UU. (Wiltbank, et al., 1961) se encontró que en una época de monta de 75 días, de 14 vacas Angus criando ternero una no mostró celos. En condiciones similares de 30 Herefords, 7 no mostraron celos, ni 2 de 25 Shorthorn. Esto arroja un 14 por ciento de vacas con ausencia de celos durante todo el período de monta cuando estaban criando terneros. De 37 vacas Zebú o sus cruza 12 ó sea un 32 por ciento no mostró celos.

En un hato de Florida (Koger y Knox, 1952) el porcentaje de crías en vacas que no habían criado becerro el año anterior fue de 84 por ciento contra un 63 por ciento para vacas que sí habían criado ternero.

En otro estudio sobre intervalos entre primero y segundo partos en ganado de la India (Amble, et al., 1958b) en diferentes hatos experimentales, las medias variaron entre 14.8 y 18 meses, y en ganado de particulares varió entre 13.2 y 16.7 meses. En el búfalo, los intervalos en tres grupos diferentes dieron medias de 13.0, 16.6 y 17.5 meses. Los índices de herencia para intervalos entre partos en todas las poblaciones estudiadas, no fueron significativos y con valores de prácticamente cero.

9. Abortos en el hato de carne. Resulta un poco peligroso sentar algunas normas sobre porcentajes de abortos que se pueden esperar en un hato de carne, por los problemas que pueden tener las enfermedades contagiosas. El aborto, sin embargo, no desaparece del todo aún en hatos libres de enfermedades venéreas. Inclusive, muchos de los abortos que ocurren en la realidad, no son observados si suceden sobre preñeces de corta duración y solo se descubren por métodos que determinen las pérdidas embrionarias. Algunos de los abortos en hatos libres de enfermedades, pueden ser debidos a causas nutritivas. De especial interés en tierras desérticas, son los abortos producidos por deficiencias de vitamina A. Un estudio reciente (Payne y Kingman, 1946) indica que en vaquillas primerizas se requiere un mínimo de 117 microgramos de caroteno en la sangre, para sostener una gestación normal, y algunas vaquillas abortaban y presentaban reten-

ción de placentas con niveles de 97 microgramos, cuando vacas adultas, podían sostener una gestación normal aunque sus niveles llegaran a 82 microgramos. Cuando la gestación abarca períodos de más de cien días de ingestión de pasto absolutamente seco (caso muy frecuente en el norte de México), es recomendable utilizar ensilaje o suplementos de concentrados con hoja de alfalfa u otras fuentes de caroteno o vitamina A. Debe darse preferencia a las vaquillas primerizas en esta alimentación.

En un estudio efectuado sobre ganado de agostadero (Woodward y Clark, 1959) libre de enfermedades venéreas, ocurrieron 316 becerros natimortos en 8.857 partos. Esto dio un porcentaje de 3.6 por ciento de abortos por cien vacas expuestas a toro. De estos becerros que nacieron muertos, el 62 por ciento eran machos y los porcentajes ascendieron a 4.5 y 4.2 en hatos de vacas consanguíneas, a pesar de que los porcentajes de consanguinidad no eran mayores de 20 por ciento. En otra observación Rhoad (1944) encontró una incidencia de 62 abortos en 832 vacas expuestas a toro, o sea 13 por ciento (este número incluye solamente abortos visibles antes de término y a término de la gestación).

En el trabajo de Teixeira Vianna y asociados en Sao Paulo, Brasil (Teixeira Vianna, et al., 1962) se llevaron por muchos años apuntes por separado de abortos antes de término y de becerros de gestaciones aparentemente completa, pero nacidos muertos. Las primeras medidas variaron entre 0 y 2 por ciento para preñeces de vacas Zebú con toro Charolés y 3 a 9.7 por ciento para preñeces de los mismos toros, pero con vacas cruzadas o puras Charolesas. En mortandad al nacer los números variaron entre 0 a 0.8 por ciento en becerros media sangre Charolés, por Indubrasil o Nelor y 0.7 a 3.5 por ciento para becerros 5/8 o puros Charolés. Debe advertirse, sin embargo que la infecundidad del Charolés, en Sao Paulo está siendo medida en condiciones tropicales adversas a dicha raza. Cosa similar ocurriría a cualquier otra raza europea en ese medio. Precisamente por esas razones y para lograr las cualidades carniceras del Charolés sin pérdida de



Fig. 37. Excelente tipo de novillo gordo producido en el trópico americano. Campeón en Barretos, Brasil, en 1957, con 520 kgs. y 15 meses de edad. Tipo "Canchim" $\frac{1}{2}$ Charolés $\frac{1}{2}$ Zebú, producido en la Estación Experimental de Sao Carlos, Sao Paulo.

fecundidad, se llevó a cabo en esa estación experimental la formación del ganado denominado "Canchim", $\frac{5}{8}$ Charolés y $\frac{3}{8}$ Zebú.

La fertilidad neta en el ganado de carne

Todos los factores reproductivos que se han venido analizando para el bovino de carne, se traducen en un mayor o menor número de crías obtenidas por cien vacas de cría. Estos porcentajes de cría deben de ser definidos en una forma exacta, de lo contrario, es difícil establecer comparaciones. En muchas ocasiones se encuentran informes de parte de ganaderos que dicen obtener porcentajes de crías de 100 por ciento o muy cercanos y al preguntar el método

de cálculo se encuentran serias irregularidades. En una ocasión en Argentina, una estancia decía tener un 60 por ciento de crías, pero al examinar el recuento en el herradero se descubrió que estaban contados por igual becerros pequeños y becerros nacidos el año anterior pero que habían quedado orejanos. En otra ocasión (en México) el ganadero aseguraba tener 95 por ciento de crías en muchos años, pero al preguntar detalles se encontró que antes de efectuar el herradero hacía una venta de vacas que no tenían becerro y estas no las contaba como vientres para calcular sus porcentajes de cría. En el siguiente análisis se han efectuado los cálculos de nacimientos, o de destete, siempre en base al número de vacas expuestas a toro en el año anterior al del nacimiento, en esta forma:

$$\text{Porcentaje de nacencias} = \frac{\text{número de vacas que tuvieron una cría al final de la gestación}}{\text{número de vacas expuestas a toro el año anterior}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de crías vivas} = \frac{\text{número de becerros nacidos vivos}}{\text{número de vacas expuestas a toro el año anterior}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de destete} = \frac{\text{número de becerros destetados}}{\text{número de vacas en el hato y expuestas a toro el año anterior}} \times 100$$

Este último también se denomina porcentaje "neto" de crías.

Sobre porcentajes de crías vivas al nacer, el trabajo de Teixeira Vianna ya mencionado, presenta datos dramáticos de la influencia de esta medida sobre la productividad total del hato de carne. El uso de toros Charoleses sobre vacas media sangre Zebú-Cha-

rolés dio porcentajes de crías vivas de 64.8 por ciento, lo cual demuestra claramente que el vigor de la madre es importantísimo en esta medida. Los mismos toros sobre vacas Zebú (Indubrasil) dieron porcentajes de crías vivas de 42 por ciento y sobre el propio Charolés apenas 25 por ciento. Todos estos porcentajes son sobre muestras de más de

CUADRO No. 63

Productividad anual de hatos de cría explotados en agostaderos (praderas naturales) del Estado de Montana (según Baker y Quesenberry, 1944).

Año	Vacas vientres expuestas a toro en la primavera	Porcentaje de vacas que parieron	Porcentaje de vacas con becerros vivos	Porcentaje de vacas con becerros destetados	Porcentaje de pérdidas hasta el destete con relación al número de vacas paridas
1925	106	85.8	84.0	81.1	5.5
1926	104	72.1	72.1	69.2	4.0
1927	126	90.5	77.0	71.4	21.1
1928	161	85.1	80.7	78.3	6.8
1929	168	78.0	75.0	74.4	4.6
1930	186	91.4	86.6	85.5	6.5
1931	234	88.5	87.2	85.9	2.9
1932	291	83.8	81.8	79.7	4.9
1933	331	88.2	86.7	84.3	4.1
1934	353	85.3	83.6	81.6	4.3
1935	366	77.0	71.9	70.8	8.2
1936	314	85.4	81.8	79.9	6.3
1937	233	68.2	66.1	64.4	5.7
1938	290	90.3	88.3	86.2	4.6
1939	305	93.4	92.5	90.5	3.2
1940	351	91.5	89.2	86.9	5.0
1941	388	87.9	87.1	84.5	3.8
1942	446	87.2	85.9	84.4	4.4
	4,753	85.6	83.1	81.0	5.4 Promedios

CUADRO No. 64

Estudio de pérdidas embrionarias, fetales y postnatales que afectan los porcentajes de destete obtenidos en bovinos de carne de diferentes razas, en dos ambientes distintos (de Witbank, et al., 1961).

Lugar, año y raza	Número de vacas expuestas a toro por 75 días a partir de abril		Vacías preñadas		Pérdidas de becerros				
	No.	%	En primer examen 35 días después de retirar toros	En segundo examen en octubre	Vacías preñadas que no llegaron a parir	Al nacer	Primeras dos semanas	Dos semanas al destete	Porcentaje al destete
Virginia 1956									
Angus	145		132 91	130 90	0	4	2	2	84
Hereford	135		118 87	112 83	1	4	2	0	78
Shorthorn	173		148 86	146 84	1	14	13	0	66
Virginia 1957									
Angus	139		133 96	130 93	5	19	2	4	68
Hereford	152		133 88	133 87	2	15	1	3	73
Shorthorn	138		114 84	114 84	3	19	3	0	64
Total 1956	453		397 88	388 86	2	22	17	2	75
Total 1957	429		380 88	377 88	10	53	6	7	68
Louisiana									
Louisiana 1956									
Brahman-Angus	133			87 65	4	4	1	2	57
Africander-Angus	58			48 83	3	0	1	1	74
Brahman	35			28 80	0	1	1	0	74
Louisiana 1957									
Brahman-Angus	140		119 85	114 81	2	6	18	0	63
Africander-Angus	63		55 87	54 86	3	3	5	0	68
Brahman	33		25 76	25 76	1	2	8	0	42
Total 1956	226			163 72	7	5	3	3	64
Total 1957	236		199 84	193 82	6	11	31	0	61

150 vacas por grupo genético. En dicha estación los porcentajes más altos de crías vivas obtenidas en grupos de más de 70 vacas, fueron los de 76 por ciento en 74 vacas, $\frac{3}{4}$ Charolés y $\frac{1}{4}$ Zebú, cubiertas por toros Guzerat. Porcentajes muy cercanos a 70 por ciento se están obteniendo posteriormente en el cruzamiento "inter se" del ganado "Canchim".

En algunas ocasiones se han efectuado estudios del número de vacas que muestran preñez por palpación rectal, y entonces se puede obtener una idea más exacta de los porcentajes de concepción y las pérdidas que ocurren en embriones o fetos antes del término normal de la preñez.

Los datos citados en el Cuadro No. 63, dan una buena idea de los porcentajes de nacimientos, pérdidas durante el crecimiento y porcentajes de destete obtenibles en buenos establecimientos productores de carne. Las variaciones anuales son atribuibles en gran parte a factores climáticos y alimenticios, pero también son reflejo innegable de la habilidad del administrador para juzgar la carga adecuada de sus potreros de acuerdo con los forrajes disponibles.

Otro estudio, interesante de comparar con el anterior, es el presentado por Wiltbank y asociados (1961) sobre porcentajes netos de cría obtenidos en dos ambientes completamente diferentes al de Montana. Este estudio se presenta en el Cuadro No. 64. Ambos ambientes son de praderas artificiales. Se trata de tierra templada y con invierno severo en el caso de Front Royal, Virginia, y un cli-

ma semitropical con inviernos muy benignos pero veranos ardientes, en el caso de New Iberia, Louisiana.

Las razones por las cuales ocurren pérdidas de becerros en diferentes épocas de la reproducción y con distintas poblaciones de ganado, son muy difíciles de precisar. Los estudios de Wiltbank y asociados confirman en ganado de carne lo que ya se había encontrado sobre ganado de leche, ovinos y porcinos referente a pérdidas embrionarias o fetales. Aparentemente estas son de la misma naturaleza que las pérdidas al nacimiento y están relacionadas en parte con la nutrición de la madre y en parte con la constitución genética de la cría.

Hay un brillante experimento específicamente diseñado para medir el efecto de la energía consumida sobre la fertilidad de ganado Hereford (Wiltbank, et. al. 1962). En dicho experimento utilizaron 88 vacas divididas en cuatro grupos que recibieron estos tratamientos: alimentación adecuada y deficiente en energía, antes y/o después del parto. Las vacas que estuvieron deficientes antes y después del parto requirieron mayor número de servicios para una segunda concepción. Los resultados son muy interesantes por las posibilidades de interpretación práctica a situaciones en que la carencia de forrajes en agostaderos naturales, vuelve la nutrición más precaria para la vaca parida por requerir esta mayor cantidad de forraje cuando está lactando. Un resumen de los resultados de ese experimento aparecen en el Cuadro No. 65.

CUADRO No. 65

Reproducción en vacas que recibieron alimentación adecuada y deficiente en energía antes y después del parto. (Según Wiltbank, et al., 1962).

Alimentación y número de vacas por tratamiento	Porcentaje que concibió con el			Número de servicios por concepción	Vacas que no mostraron celos
	Primer servicio	Segundo servicio	Tercer servicio		
21 Adecuada-adecuada	67	95	95	1.55	0
22 Adecuada-deficiente	42	74	84	2.35	3
20 Deficiente-adecuada	65	75	100	1.60	1
20 Deficiente-deficiente	33	50	67	3.00	14

Selección en el hato de carne para aumentar la fertilidad

Del análisis que se ha venido presentando en este capítulo, se desprende que la obtención de altos niveles de fertilidad requiere una serie de medidas de manejo y de selección. Intervienen además algunos factores difícilmente comprendidos hasta el momento, pero al criador le interesa saber que es lo que puede hacer en concreto para mejorar su producción neta de becerros. Los problemas nutritivos son obvios y no compete discutirlos en esta obra. Los problemas de selección (o genéticos) se pueden analizar desde dos puntos de vista: de la mejoría que se puede obtener en la fertilidad mediante la selección acumulativa o mejoramiento de las aptitudes reproductivas de una población o bien, desde el punto de vista de los adelantos que se pueden lograr en un hato dentro de una generación propiamente dicha. Esto último se refiere al mejoramiento de la capacidad reproductiva de un hato en su constitución actual sin miras a repetir esa mejoría en las siguientes generaciones. Al primer punto de vista le interesan los índices de herencia aditiva y al segundo le interesan los índices de constancia.

Los índices de herencia aditiva para fertilidad son sumamente bajos o prácticamente de cero, tanto en bovinos de leche como de carne. Un estudio de índices de herencia para factores de fertilidad en ganado de carne, fue hecho por Lindley y asociados (1958)

en un hato de Hereford registrado. Estos datos se presentan en el Cuadro No. 66 y son confirmados por datos similares obtenidos por varios investigadores en ganado de leche.

Estos bajos índices hereditarios para los factores de fertilidad indican que por selección masal hay pocas esperanzas de formar estirpes o razas con mayor fertilidad. Esto no quiere decir que la acción del criador no puede ser muy efectiva en el mejoramiento de la fertilidad por métodos de selección, a pesar de que el proceso deba de ser repetido generación tras generación para mantener promedios elevados de fertilidad.

En primer lugar se debe descubrir con rapidez las vacas estériles o las de fertilidad problemática. El mismo estudio de Lindley indica que de 848 vacas, 3.2 por ciento de ellas fueron clasificadas como estériles. Para descubrir estas vacas es doblemente útil el establecimiento de épocas de monta restringida. Con un período de monta de tres meses o menos, cuando se introducen los toros en el hato, todas las vacas deben de estar paridas o muy próximas a parir. De tal manera que en ese período las vacas que no traigan becerro o muestren señas de ir a parir en pocos días, deben de ser eliminadas del hato.

Cuando los toros permanecen sueltos más de tres meses o todo el año, es necesario recurrir al método de palpación rectal para descubrir las vacas que estén vacías. La intensidad de esta selección, desde luego depende

CUADRO No. 66

Índices de herencia de algunos caracteres de fertilidad en ganado de carne.
(De Lindley, et. al., 1958).

Medida de fertilidad	Índice de herencia	
	por correlaciones entre medios hermanos paternos	por correlaciones entre madres e hijas
Número de servicios por concepción	0.05	-0.18
Intervalo entre partos	0.07	0.14
Intervalo entre parto y primer servicio	0.02	0.22
Intervalo entre el parto y concepción	0.04	0.12

de las pérdidas totales de becerros que sufra el establecimiento, y si éste desea aumentar, mantener o reducir su pie de cría. En el primer caso puede perdonársele la vida a una vaca cuando falla en un parto y esperarla un segundo año. Si no precisa aumentar el hato, una falla de parto en un solo año, debe de ser causa para eliminar una vaca de cría.

Con el método de monta restringido a tres meses o menos, se puede hacer una selección benéfica a la fertilidad en otro sentido. Las vacas que requieren más de dos servicios, aparecen paridas más tarde que las que requieren uno o dos. Se ha comprobado (Burriss y Priode, 1958) que seleccionando en contra de las vacas que paren tarde, se obtiene un aumento en los porcentajes de cría, no solo porque las vacas que requieren más servicios tienen una tendencia a tener intervalos más largos entre partos, sino porque automáticamente quedan expuestas al toro menor número de ciclos estruales en años subsecuentes.

El intervalo entre parto y primer celo en ganado de carne fue estudiado por Warnick (1955). El encontró un lapso medio de 62.7 días en Herefords y 59.2 días en Angus. En tres años la media varió de 50 a 71 días sin que hubiera una razón aparente para este efecto. La fertilidad en celos que ocurren en menos de 50 días después del parto fue muy baja.

La selección por edad puede ser muy efectiva también. En la mayoría de los estudios sobre este respecto se encuentra que hay menor fertilidad a muy corta y a muy avanzada edad. En un estudio sobre el uso de inseminación artificial en cría extensiva (Lasley y Bogart, 1943) se encontró la menor fertilidad en vaquillas primerizas de dos años, máxima fertilidad entre cinco y siete años y un descenso otra vez de los nueve a diez años. Esto ha sido comprobado en otros estudios (Lindley, et. al., 1958). De tal manera que una política de selección que tienda a mantener un mínimo de vacas de cría con más de ocho años de edad, e incorporar anualmente el menor número posible de vaquillas de dos años sin detrimento de disminuir el número de vientres, será benéfico

a la fertilidad. Sin embargo, esta medida puede ser impráctica si las vaquillas poseen otras cualidades de productividad mayor que sus madres.

El papel que juega la consanguinidad sobre la fertilidad, no debe de ser ignorado. Esta observación va de acuerdo con los resultados obtenidos en estudios sobre el vigor híbrido. Hay amplia evidencia en el sentido de que uno de los mayores beneficios que se obtienen en la explotación total de bovinos de carne por sistemas de cruzamiento o hibridación es en el mayor grado de sobrevivencia de las crías híbridas y mayor fertilidad de las madres híbridas. Esto desde luego que es sinónimo de métodos de reducir la consanguinidad. Los resultados prácticos se describen más adelante.

En el Cuadro No. 67 se presentan algunas normas sobre fertilidad del hato de carne. Pueden ser útiles para el criador, el estudiante o el extensionista, para calificar la eficiencia reproductiva de sus propios hatos o a los que se les pretende dar asesoría técnica.

Resumen de prácticas aconsejables para aumentar la fertilidad del hato de carne

1. Proporcionar el máximo nivel alimenticio posible al hato de cría compatible con los costos de producción de la región. Especialmente librar al hato de deficiencias minerales que prevalezcan en la zona.
2. Utilización exclusiva de toros de alta fertilidad, o por lo menos, que reaccionen normalmente a la vagina artificial y produzcan buena concentración y motilidad de semen.
3. Establecimiento de época de monta restringida, que llegue gradualmente a un máximo de tres meses.
4. Eliminación de todas las vacas que paren tarde con este sistema.
5. Eliminación de vacas viejas. La edad puede variar según la adversidad del clima o forrajes de la región. Generalmente la vaca de más de ocho años va reduciendo su eficiencia reproductiva.

CUADRO No. 67

Normas para juzgar la eficiencia reproductiva de un hato de bovinos de carne.

	Excelente	Buena	Mediana	Mala
Número de saltos por preñez	1.4 o menos	1.41 a 1.75	1.76 a 2.0	2 a 3 ó más
Intervalo entre partos (días)	350 a 370	371 a 390	391 a 400	Más de 400
Número de pérdidas embrionarias o abortos antes de término	0.5% o menos	0.6 a 1%	1.1% a 2.5%	2.6 a 4% o más
Número de becerros natimortos y perdidos en la primera semana de vida	0.5 a 1%	1.1 a 2%	2.1 a 3.5%	Más de 3.5%
Pérdidas de becerros de la segunda semana al destete	1 a 2%	2.1 a 3%	3.1 a 4%	4.1% o más
* Porcentaje de pariciones (total)	90% o más	75% a 89	65 a 74%	Menos de 64%
* Porcentaje neto de becerros de destete	85% o más	70 a 84%	55 a 69%	Menos de 54%

* calculados sobre el número de vacas expuestas a toro en la estación de monta anterior al recuento.

6. Selección por vigor de las vaquillas de repuesto, y eliminación de todas las que fallen en un primer parto, siempre que hayan estado sanas y fuertes cuando fueron expuestas a toro.
7. Utilización de toros de tres a ocho años de edad. Si se utilizan toros más viejos, estar seguro de que reciben alimentación extra.
8. Librar al hato de enfermedades venéreas contagiosas (Bangs, Trichomonas,

Vibriosis) y vigilar que todo animal de nuevo ingreso a la explotación, esté libre de estas enfermedades.

Medidas de peso vivo del bovino de carne

En la producción de carne el peso del animal representa la medida más importante con relación a la productividad, pero el peso co-

mo expresión de eficiencia productiva debe de ser juzgado siempre en relación con la edad. En esta forma, la relación entre kilogramos de peso y tiempo necesario para obtenerlos se convierte en una expresión de crecimiento. El productor de carne primitivo, que se jacta de vender novillos de gran peso, sin tomar en cuenta la edad, o el tiempo gastado en la producción, se aleja de la eficacia del proceso de crecimiento. Su producto final, mientras más pesado y más viejo es, a pesar de acumular mayor número absoluto de peso, no da ninguna idea de la eficacia de la producción.

En el bovino de carne las medidas de peso más usuales son las siguientes: al nacer, aumentos de peso entre el nacimiento y el destete, al destete y después de éste y peso de venta. Numerosos estudios han probado que estas diferentes medidas están correlacionadas (Cartwright, et al., 1958, Swiger y Hazel, 1961; Knapp y Clark, 1947; Lasley, et al., 1961) en el sentido de que todas son medidas de potencial de crecimiento. Sin embargo, los valores de las correlaciones fenotípicas son mucho más bajas que las de correlaciones genotípicas, de tal manera que no se puede predecir con mucha exactitud cuáles serán los aumentos de peso obtenibles en un período subsecuente al medir los aumentos en un período inicial de un individuo dado.

En el trabajo de Lasley, et al., (1961) arriba mencionado, se encontró una correlación genotípica entre peso al nacer y peso al destete de 0.99, en cambio la correlación fenotípica fue tan solo de 0.19. (Ver Figura No. 38).

La explicación es obvia, desde el punto de vista de las interacciones que juegan los factores ambientales y genéticos. El peso al nacer es una expresión combinada del genotipo del ternero y del genotipo de la madre. Este último expresado a través del tamaño y nutrición de la madre, representa en realidad una influencia ambiental sobre el ternero no nato. El peso al destete representa otra vez, combinaciones de factores ambientales a través de la nutrición y capacidad de producción de leche de la madre y de la constitución genética del ternero. La influencia materna en teoría termina con el destete, pe-

ro puede haber un efecto compensatorio de menores aumentos de peso, después de éste en becerros con excelentes madres y viceversa en becerros destetados de madres mediocres. Otra vez, la magnitud de este crecimiento compensatorio tendrá diferentes expresiones según el genotipo del animal.

El valor económico de las medidas de crecimiento es mayor con relación al valor final del producto mientras más jóvenes se sacrifican los animales para el mercado. Así el peso al nacer es de gran interés para el que produce terneros de venta como "lechales" de cuatro meses o de destete y aún para el que vende becerros cebados intensamente a los 14 ó 15 meses de edad. Sin embargo esa medida tiene escaso reflejo sobre la eficiencia de producción si la venta se hace a los tres o cuatro años de edad.

1. **Peso al nacer.** En el Cuadro No. 68 se presentan algunos pesos al nacer de becerros de las razas más comunes de carne, y tomados en diferentes lugares. El efecto de diferentes influencias sobre el peso al nacer es obvio. Algunos de estos efectos son relativamente constantes, tales como sexo, y edad de la madre y persisten con pequeñas modificaciones en diferentes ambientes.

El peso al nacer es generalmente mayor para machos que para hembras, y esta diferencia parece existir en todas las razas, pero no con igual magnitud, por esta razón se aconseja el uso de factores de corrección específicos para cada raza en cada región. La diferencia entre peso al nacer de machos y hembras, como se puede ver en el Cuadro No. 68 oscila entre 1.5 y 4 kgs. Esta diferencia está asociada en parte con el mayor largo de la gestación en machos, pero aún haciendo correcciones para el largo de la gestación se han encontrado diferencias entre los sexos (Burriss y Blunn, 1952). Esta diferencia corregida para un largo de gestación imaginario único, fue de 2.04 kgs. para Angus, 1.77 kgs. para Hereford, y 2.27 kgs. para Shorthorn.

La influencia de la edad de la madre sobre el peso al nacer del ternero, ha sido observada en múltiples estudios. En una investigación sobre pesos al nacer de 402 becerros en cría extensiva en agostaderos del cen-

tro norte de EE. UU. se encontró (Dawson, et. al., 1946) un aumento lineal de pesos al nacer a medida que avanzaba la edad de la madre. Este efecto era perceptible hasta los seis años. Una mayor edad de la madre después de llegar a ese nivel, ya no tenía influencia sobre los pesos al nacer. La magnitud de esta influencia fue calculada en 104 gramos más de peso al nacer por cada aumento de un mes de edad de la madre al parto, para el caso de machos. El número correspondiente para hembras fue de 99 gramos. Para ganado Hereford en condiciones algo similares, se ha sugerido una influencia de la madre de cuatro libras en peso al nacer de los becerros de vacas de cinco años sobre los de tres años, y una diferencia correspondiente de dos libras entre cuatro y cinco años de edad de la madre.

La influencia del toro sobre los pesos al nacer, se ha encontrado significativa en algunos estudios, pero no en otros. Joubert y Bonsma (1959), en Africa, citan el caso de cinco toros Africander que dieron promedios de pesos al nacer en sus crías variables entre 31.5 kgs. y 34.3 kgs. entre el toro que dio menos y el que dio más peso. Desde luego la influencia del toro es más fácil de distinguir cuando se hacen cruzamientos entre razas, aunque en ese caso se confunde el efecto paterno con el vigor híbrido del feto.

Se han efectuado varios estudios sobre índices de herencia de pesos al nacer y algunos de ellos son resumidos en el Cuadro N° 68.

La importancia práctica del peso al nacer como arma de selección, depende de la edad de venta de los animales. En un estudio de selección en Herefords se encontró que existía una selección indirecta en favor de toros ya que éstos habían pesado 36.5 kgs. al nacer, cuando los novillos no seleccionados para cría, habían pesado 35.8 kgs. (Brinks, et al., 1961). El peso al nacer en algunos estudios ha demostrado tener mayor correlación con los aumentos después del destete que con el peso al destete. Esto es reflejo de la independencia de la herencia del peso al nacer y de la capacidad de producción de leche de la madre. El peso al nacer tiene una correlación considerable (0.58) con el tiempo necesario para llegar a los 230 kgs. de peso (destete) en Herefords (Dawson, et al., 1946). Esto era consecuencia directa de la ventaja del peso inicial y no de mayor eficiencia de los aumentos. Algo similar se ve reflejado en un estudio de índices de herencia para aumentos de peso del nacimiento al destete (Koch y Clark, 1955a) que arrojan valores de 0.21, 0.07 y 0.17, todos ellos inferiores a los índices de herencia del peso mismo al nacer encontrado por estos autores.

Otras medidas del animal recién nacido, que puedan ser de importancia práctica (ade-

CUADRO No. 68

Índices de herencia de pesos al nacer, según diferentes autores, y diferentes métodos de cálculo.

Dawson, Phillips y Black, 1946	0.11	
Knapp y Nordskog, 1946a	0.23	Correlación entre medios hermanos
Knapp y Nordskog, 1946a	0.42	Regresión crías sobre padres
Knapp y Nordskog, 1946a	0.34	Regresión crías sobre padres, dentro de
Knapp y Clark, 1950	0.53	
Koch y Clark, 1955a	0.35	Correlación entre medios hermanos
	0.44	Correlación entre hijos y progenitores
McCormick, et al., 1956	0.68	en hembras, Hereford mocho
Shelby, Clark y Woodward 1955	0.72	
Lasley, Day y Comfort, 1961	0.67	
Dawson, et. al. 1955	0.51	en Shorthorn lechero

más del peso) han sido estudiadas por Guilbert y Gregory (1952). La medida que más refleja el tamaño adulto del animal es el largo de la caña, ya que esta medida no alcanza en su máximo sino un 115 por ciento del valor en el recién nacido, mientras que el peso va a aumentar a un 1135 por ciento y el ancho de las caderas un 325 por ciento.

El efecto de la consanguinidad sobre el peso al nacer tiene interés por las posibilidades de que esta simple medida sirva de reflejo de las pérdidas de vigor que sufre una población consanguínea. En Sao Paulo, Brasil, se han mantenido por más de 50 años

dos pequeños hatos de ganado Caracú y Mocho Nacional en una estación de cría del Estado. No han sido sujetos a ninguna selección constructiva de productividad y Pacheco Jordao (1956) encontró una disminución alarmante de los pesos al nacer en ambos hatos con descensos de cerca de 6 kgs. en machos durante el período de estudio. El peso adulto también sufrió serios descensos. Es interesante comparar estos resultados con los de Alexander y Bogart, (1961) de hatos consanguíneos de Aberdeen Angus, pero sometidos a estricta selección por productividad. Estos últimos autores encontra-

CUADRO No. 69
Pesos al nacer de bovinos de razas de carne.

Raza	Promedio kgs.	Machos kgs.	Hembras kgs.	Autores
Angus		30.5	28.1	Burris y Blunn, 1952
Hereford		31.8	29.7	Burris y Blunn, 1952
Shorthorn		30.3	28.1	Burris y Blunn, 1952
Hereford		32.0	31.2	Dawson, et al., 1946
Hereford	(novillos)	35.5	33.7	Brinks, et al., 1961
	(toros selectos)	36.5		Brinks, et al., 1961
Angus	26.9			Foote, et al., 1960a
Shorthorn	28.7			Foote, et al., 1960a
Africander	32.5			Joubert y Bonsma, 1959
Hereford	35.3			Joubert y Bonsma, 1959
$\frac{1}{2}$ Short. $\frac{1}{2}$ Afric.	35.3			Joubert y Bonsma, 1959
Charolesa		39.3	36.7	Teixeira Vianna, et al., 1962
$\frac{1}{2}$ Charolesa $\frac{1}{2}$ Zebú		30.3	30.5	Teixeira Vianna, et al., 1962
$\frac{3}{4}$ Charolesa $\frac{1}{4}$ Zebú		37.5	35.1	Teixeira Vianna, et al., 1962
$\frac{3}{4}$ Zebú $\frac{1}{4}$ Charolesa		37.2	33.2	Teixeira Vianna, et al., 1962
$\frac{5}{8}$ Charolesa X Zebú		34.4	33.3	Teixeira Vianna, et al., 1962
$\frac{5}{8}$ Charolesa X Zebú (Inter=se) Canchim		36.8	34.2	Teixeira Vianna, et al., 1962
Angus		28.3	26.3	Alexander y Bogart, 1961
		28.3	26.4	Alexander y Bogart, 1961
Flamenco	37.0	38.8	35.2	Jardim, et al., 1950
Caracú		28.1	26.6	Pacheco Jordao, 1956
Mocho Nacional		25.8	25.2	Pacheco Jordao, 1956
Hereford	32.6			Lasley, et al., 1961
Hereford Mocho	33.9			McCormick, et al., 1956
Indobrasil		27.7	25.2	Mattoso, 1959
Nellore		26.2	23.3	Mattoso, 1959
Guzerat		28.3	26.7	Mattoso, 1959
Gir		21.7	20.2	Mattoso, 1959

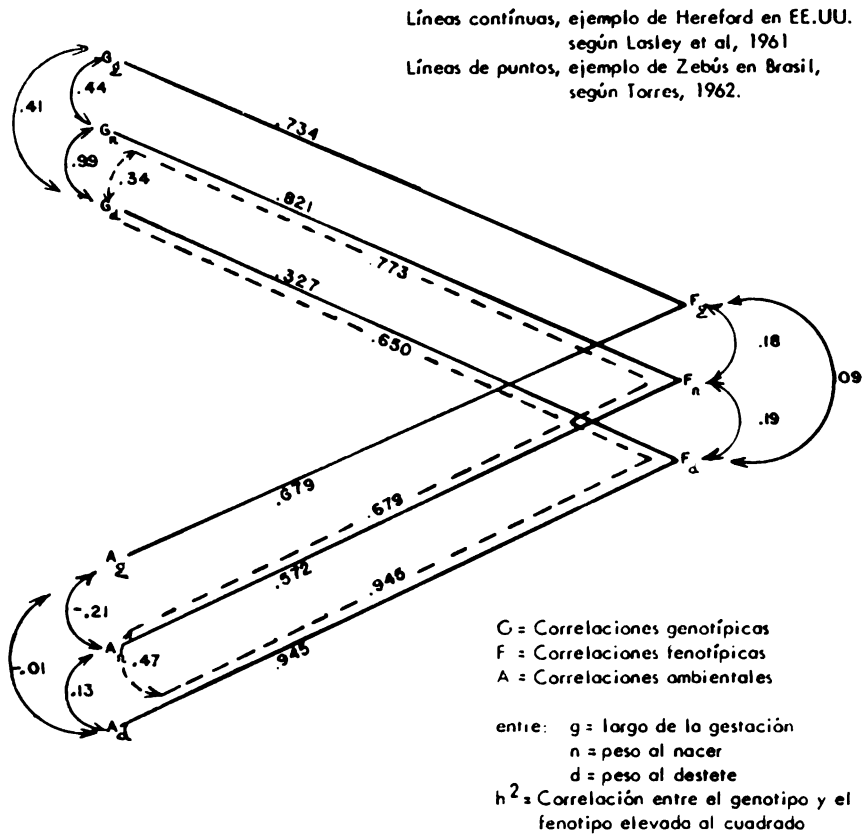


Fig. 38. Correlaciones entre algunas medidas en ganado de carne. Los valores de las diferentes correlaciones aparecen sobre las líneas o arcos que conectan dos medidas, o la medida fenotípica con el genotipo o el ambiente.

ron que la selección había contrarrestado los malos efectos de la consanguinidad sobre el peso al nacer, en cambio, no había sido completamente capaz de sobreponerse a la depresión en rapidez de aumentos de peso para llegar a los 230 ó a los 360 kgs. Debido a que los índices de herencia para peso al nacer son relativamente elevados, es lógico creer que la aplicación de selección para mayor peso, puede cancelar los efectos deprimentes de la consanguinidad sobre esta medida.

2. Crecimiento del nacimiento al destete. En una buena explotación de bovinos de carne, este período constituye el de los más rápidos y seguros aumentos del capital invertido. En una mala explotación puede ser de muy desastrosos resultados, si se termina con pérdidas en animales y con pesos irri-

sorios al destete y un producto no vendible por su bajo peso o su baja viabilidad. Estas diferencias indican que las influencias ambientales, o de nutrición y manejo, son de gran importancia. Sin embargo, resueltos o simplemente mejorados los problemas de nutrición de la madre y su ternero, las contribuciones que puede hacer la selección genética son considerables. En realidad para obtener pesos máximos al destete es tan indispensable contar con buen material genético como con buena alimentación y manejo.

La edad más común del destete suele ser de 210 días (7 meses), pero en tierras desérticas hay muchos estudios realizados con destetes a 180 días (6 meses) y en la práctica cuando se trata de tierras con abundancia de lluvia o de buenos forrajes, el destete

te de ocho a diez meses puede ser practicado con ventaja siempre que las vacas madres pierdan poco peso. En toda comparación que se haga sobre pesos al destete, la primera y más importante corrección que debe hacerse a los pesos obtenidos es la de edad. Varios estudios indican que los aumentos de peso tomados antes del destete progresan en línea recta y exactamente porporcional a la edad. Por lo tanto, la corrección para una sola edad uniforme se puede hacer agregando o deduciendo los promedios de aumentos diarios de un lote de animales sobre los pesos tomados en edades inferiores o superiores a la que se quiere tomar como base. En forma individual se puede hacer interpolando los pesos de cada animal del cual se tienen pesadas antes y después de la fecha base. Métodos más complicados usando regresiones o gráficas, han sido propuestos por Koger y Knox (1945b), Johnson y Dinkel (1951), Botkin y Whatley (1953) y Brinks, et al., (1961).

Otra corrección ineludible para hacer comparaciones entre pesos al destete de diferentes lotes de animales, es la que se refiere a sexo. El macho y aún el novillo castrado tiene mayores aumentos de peso que la hembra. Diferencias típicas han sido presentadas por Koger y Knox (1945a). Encontraron a una edad uniforme de destete de 205 días un peso medio de 196.8 kgs. para novillos cuando las vaquillas daban un peso de 186.8 kgs. En otro estudio (Brinks, et al., 1961) los pesos al destete de vaquillas fueron de

171 kgs. y para toros 191.8. En términos de aumentos diarios del nacimiento al destete las diferencias entre machos y hembras fueron de 731 gramos contra 663. Estos trabajos fueron hechos con ganado Hereford. Para ganado Santa Gertrudis y Brahman criados en Turrialba, Costa Rica, los pesos al destete de toretes y vaquillas fueron los que aparecen en el Cuadro No. 70. Dichos datos demuestran que las diferencias en peso a favor de los machos, no son de la misma magnitud en todas las razas. Esto vuelve necesario hacer ajustes para sexo con factores específicos para cada raza.

Deben de tomarse en cuenta también sobre pesos al destete otros factores ambientales como año, época de nacimiento y edad de la madre. Esta última es de importancia para el criador pues puede darle ideas útiles sobre cuál es la edad en que debe de desechar sus vacas de cría, así como si hay probabilidades de que una vaca que da un ternero con mal desarrollo en un año, repita esta actuación en años subsecuentes.

En un estudio hecho en Oklahoma (Botkin y Whatley, 1953) se concluyó que las mayores diferencias en productividad medidas en pesos al destete existían entre vacas que parían a los tres y cuatro años con relación a edades subsecuentes. Para dichas condiciones corregían este efecto de edad de la madre al comparar actuación de grupos de terneros, agregando 16 kgs. a los pesos al destete (de 210 días) de crías de vacas de tres años y 7 kgs. a las de vacas de cuatro años.

CUADRO No. 70

Diferencias entre los sexos en pesos al nacer y al destete en razas Santa Gertrudis y Brahman en Turrialba (datos inéditos). Números entre paréntices indican número de animales en el promedio.

Raza	Peso al nacer				Diferencia entre sexos kgs.	Peso al destete (240 días) corregidos a la misma edad		diferencia entre sexos kgs.
	Machos kgs.	Hembras kgs.	Machos kgs.	Hembras kgs.				
Brahman	(45) 28.0	(38) 25.8	(44) 139.8	(38) 25.8	2.2	(44) 139.8	(38) 25.8	31.4
Santa Gertrudis	(66) 32.4	(90) 30.7	(61) 191.7	(84) 185.6	1.7	(61) 191.7	(84) 185.6	6.1

Unos datos ilustrativos con variaciones en edades de las madres de dos a diez años se presentan en el Cuadro No. 71 para ganado Hereford.

El uso de las diferencias medias entre pesos al destete de vacas de distintas edades daría una corrección perjudiciada a favor de las vacas más viejas, debido a que las poco productivas son desechadas a medida que avanzan en edad. Los autores corrigen este vicio construyendo factores de corrección con vacas que dieron crías en todas las edades y así descubren que la edad de la vaca que da mayores pesos es la de seis años y que antes y después de esa edad las vacas producen becerros con menos peso al destete.

mama un becerro de razas de carne. Un estudio hecho en Beltsville mediante pesos de becerros antes y después de mamar, con vacas Shorthorn de carne, dio una producción anual de 1,813 kgs. a 2,200 kgs. (Dawson et. al., 1960). En otro estudio (Nelson, et al., 1961) se encontraron correlaciones elevadas entre producción de leche de la madre y los aumentos de peso de los terneros, en varias edades. Sin embargo, Cartwright y Carpenter (1961) han demostrado que los hábitos de los terneros tienen influencia sobre la leche que obtienen. Los becerros híbridos, fueron más activos en general y mataban 4.2 veces por día y un total de 38 minutos mientras que los de razas puras mataban 3.5 veces por 28.7 minutos.

CUADRO No. 71

Influencia de la edad de la madre sobre los pesos al destete de becerros Hereford en Montana según Koch y Clark, (1955a). Pesos ajustados a edad uniforme de 182 días.

Edad de la madre (años)	Becerras Machos		Becerras Hembras		Factores de corrección a seis años
	Número	Peso al destete kgs.	Número	Peso al destete kgs.	
3	703	165	693	154	+ 15.9
4	619	176	605	164	+ 5.9
5	468	181	465	169	+ 1.9
6	383	185	367	173	0
7	304	184	290	176	+ 2.3
8	246	188	234	173	+ 5.0
9	193	184	167	173	+ 8.6
10	107	185	108		+ 15.9

La influencia de la madre sobre los pesos al destete es esencialmente una característica con índices de constancia altos. Koger y Knox (1946) encontraron que la correlación entre los pesos de un becerro al destete y los del becerro subsecuente de la misma madre, era de 0.49, pero el valor era más grande entre el primer becerro y el segundo. Índices de constancia de 0.34 fueron encontrados por Koch y Clark, (1955b), para pesos al destete de becerros de una misma madre. Este ambiente materno es esencialmente de producción de leche. Pocas medidas se han efectuado sobre la cantidad de leche que

Debe de tenerse precaución, sin embargo, en creer que mientras más productora de leche es la vaca, mayor producción de carne se obtiene. Se ha descubierto una aparente correlación negativa entre producción de leche y capacidad para aumentar de peso (Koch y Clark, 1955c). Por lo que un énfasis excesivo en seleccionar vacas que produzcan becerros de gran peso podría resultar en disminución de aumentos de peso posteriormente.

Después de hacer estas correcciones para factores ambientales y en algunos casos para influencia del año o de la estación del naci-

miento, se efectúan estudios sobre las contribuciones genéticas o hereditarias sobre el peso al destete. Los índices de herencia así

obtenidos por diferentes investigadores aparecen en el Cuadro No. 72.

CUADRO No. 72

Índices de herencia para pesos y otras características al destete en bovinos de carne.

Autor	Característica	Valor de h ²
Lehman et al., 1961	aumento diario del nacimiento	0.30± 0.03
Lehman et al., 1961	peso (203 días)	0.21± 0.03
Lehman et al., 1961	calificación por tipo	0.33± 0.04
Knapp y Clark, 1950	peso	0.28
Knapp y Nordskog, 1946a	peso (corr. entre $\frac{1}{2}$ hermanos)	0.12
Knapp y Nordskog, 1946a	peso (regr. progenie X padre) (dentro de años)	0.30
Koch y Clark, 1955b	peso (corr. entre $\frac{1}{2}$ hermanos)	0.24
	aumento desde el nacimiento	0.21
	peso (corr. entre progenitores e hijos)	0.11 — 0.25
	aumento desde el nacimiento	0.07 + 0.17
Wagon y Rollins, 1959	peso (bajo alim. suplementaria)	0.42
	peso (solo pastoreo)	0.57
Knapp y Clark, 1951	calificación por tipo	0.31
Shelby, Clark y Woodward, 1955	peso	0.23
Lasley, et al., 1961	peso (210 días)	0.11
Swiger, 1961	peso	0.25
Dawson, et. al., 1955	días requeridos para llegar a un destete de 225 kgs.	0.45
Pahnish, et al., 1961	peso al destete en hembras Hereford	0.57
Pahnish, et al., 1961	peso al destete en toretes Hereford	0.28
McCormick, et. al., 1956	peso a los 210 días, toretes Hereford Mocho	0.33
	peso a los 210 días, vaquillas Hereford Mocho	0.26 y 0.49
McCormick, et al., 1956	peso a los 210 días novillos Hereford Mocho	—0.06
Brown, 1958	peso a los 8 meses Hereford	0.26
Brown, 1958	peso a los 8 meses A-Angus	0.11
Brown, 1958	altura en la cruz Hereford y Angus	0.29 y 0.38
Brown, 1958	circunferencia del pecho Hereford y Angus	0.44 y 0.06
Blackwell, et al., 1962	peso al destete en novillas y vaquillas Hereford respectivamente	0.08 y 0.31
	calificación por tipo novillos y vaquillas respectivamente	0.38 y 0.26
Torres, 1962 (Brasil)	peso a los 90 días en Zebú	0.37
	peso a los 210 días en zebú	0.38
	aumentos de peso de nacimiento a 210 días	0.39

3. Selección para obtener mayor peso al destete. Los índices de herencia aditiva para pesos al destete (que oscilan alrededor de 30 por ciento) pueden considerarse como prometedores para el progreso de selección sobre ese carácter. El método más recomendable sería el de usar continuamente toros que hayan sido probados como capaces de dar mayor peso a sus crías al tiempo del destete. Esta idea ha sido sometida a prueba experimental por Cartwright en Texas, y el progreso obtenido es una confirmación convincente de que dichos índices de herencia son verdaderos (Miguel y Cartwright, 1962). Esta clase de progreso es de particular interés para el criador que vende sus cosechas de becerros por peso a los cebadores o para ser engordados por el propio criador.

Además, de la selección por padres, se puede sacar ventaja de los otros hechos conocidos; es decir, de la selección de madres, y del vigor híbrido. La selección de madres para establecer un plantel con mayor producción de peso al destete, se basa en la eliminación de vaquillas de primer parto cuando sus crías sean inferiores, en el convencimiento de que en general esas vaquillas continuarían dando pesos mediocres a sus crías en partos subsecuentes. Puesto que los pesos a temprana edad están altamente correlacionados con los pesos al destete, es lógico recomendar la eliminación de vaquillas primerizas que presenten becerros muy pequeños en comparación con el promedio, en el momento del segundo empadre y evitar que dejen otra cría.

Mayores pesos aún se pueden lograr mediante cruzamientos para explotar el vigor híbrido. Estos son tendientes a la producción de becerros aptos para el sacrificio en el momento del destete y los resultados prácticos serán mencionados en algunos ejemplos al final de este capítulo.

4. Características hereditarias después del destete. El animal de carne, después del destete, se encuentra desprovisto del efecto protector de la madre y su actuación es entonces, el reflejo de la interacción de su herencia con el ambiente en que se va a desarrollar. Fue precisamente al medir la

contribución hereditaria a estas características de crecimiento y ceba que se encontró un valor muy elevado de índices de herencia, a tal grado que algunos de los primeros autores (Knapp y Nordskog, 1946a) que probaron la existencia de índices de más de 60 por ciento ponían en duda la veracidad de sus propios números. Trabajos posteriores sin embargo han probado que en casi todas las poblaciones de bovinos de carne las diferencias en crecimiento después del destete están regidas en un 50 por ciento o más por el genotipo del animal.

La mayoría de estos trabajos han sido llevados a cabo con grupos de novillos hijos de diferentes toros, sometidos a ceba intensiva en corrales. Las conclusiones no son tan convincentes para ceba en praderas, y en realidad se han efectuado pocos estudios críticos en dicho régimen. Las pruebas existentes indican que es ligeramente menos determinante el genotipo sobre los aumentos cuando éstos se hacen en pradera o agostadero en vez de la práctica estadounidense del corral.

El Cuadro No. 73 muestra una recopilación de índices de herencia para características de aumentos de peso después del destete en bovinos de carne, y algunas indicaciones sobre la forma de obtención de esos valores.

La conclusión ineludible del examen de este Cuadro es que la selección juega un papel importantísimo en la rapidez del crecimiento del bovino. Estos descubrimientos, en realidad vuelven completamente obsoletos los sistemas de selección por tipo o caracteres de exposición, y han revolucionado la producción de carne principalmente en EE.UU., pero también en Inglaterra, Australia y Sudáfrica. La elevada magnitud de los índices de aumento de peso después del destete le dan una confianza al progreso obtenible en producción por selección individual o masal sin necesidad de recurrir al proceso más tardado y costoso de las pruebas de progenie. Las razones teóricas de este convencimiento han sido expuestas antes (ver página 218). Aquí cabe ahora analizar con algún detalle las técnicas más recomendables para efectuar pruebas de comportamiento tendientes a seleccionar animales con mayor

CUADRO No. 73

Indices de herencia de características de importancia económica en el bovino de carne después del destete.

Autor	Características	Valores de h ²	Observaciones
Knapp y Nordskog, 1946	peso final	0.69, 0.81, 0.94	ceba a corral de 250 días
	peso a 180 d.	0.61	crecimiento a campo en vaquillas
	eficiencia en corral	0.46, 0.97, 0.99	ceba de novillos en corral
	aumentos de los aumentos	0.54, 0.48, 0.75	idem
Knapp y Clark, 1951	aumentos en corral	0.70	ceba de novillos en corral
	aumentos diarios	0.38	a campo
	aumentos de aumentos	0.54	ceba de novillos en corral
	eficiencia de aumentos	0.99	a corral
Shelby, et al., 1960	aumentos en corral	0.46	conversion de alimentos en corral
	Peso al final de ceba	0.77	idem
	eficiencia	0.32	idem
Shelby, et al., 1955	aumento en ceba	0.60	tipo del novillo cebado
	peso final de ceba	0.84	crecimiento a corral en Brahmans
	calificación en pie	0.42	F ₁ de Brahman y raza europea
Warwick y Cartwright, 1955	aumentos totales	0.46	crecimientos a campo
	aumentos totales	0.51	cebadados a corral listos para venta
	peso al año	0.33	calif. subjetiva por tipo al enviar a frigorífico en vaquillas
	aumento del destete al año	0.47	idem
Koch y Clark, 1955b	peso a los 15 meses	0.39	idem
	aumentos en corral	0.86	idem
Knapp y Clark, 1950	calificación en pie	0.65	idem
	crecimiento en pradera	0.28	idem
Kincaid y Carter, 1958	peso al año	0.21, 0.26	idem
	aumentos en invierno	0.44	idem
Wagnon y Rollins, 1959	consumo de forraje	0.50	idem
	eficiencia de utilización de alimentos	0.7, 0.38	idem
Swiger, et al., 1961	aumentos diarios	0.45, 0.56	idem
	altura en la cruz	0.03	idem
Dawson, et al., 1955	profundidad del pecho	0.18	idem
	altura en la cruz	0.65	idem
Buiatti, 1954	largo o ancho de partes del cuerpo	0.40	idem
	peso a los 350 días	0.0, a 0.04	idem
McCormick, et al., 1956	peso a los 350 días	0.41	idem
	peso adulto	0.03	idem
Brinks, et al., 1962	peso al año	0.57, a 0.75	idem
	peso al año	0.10, a 0.71	idem
Blackwell, et al., 1962	peso al año	0.03	idem
	peso al año	0.35	idem
Blackwell, et al., 1962	peso al año	0.57, a 0.75	idem
	peso al año	0.10, a 0.71	idem

dotación genotípica para rapidez de aumentos de peso.

Recomendaciones y precauciones para llevar a cabo selección por pruebas de comportamiento

Si bien los altos índices de herencia para aumentos de peso después del destete ofrecen una aparente arma práctica para el mejoramiento genético del hato de cría, quedan sin contestar muchas preguntas sobre la técnica que se debe de seguir para probar a un futuro toro por medio de su comportamiento. Las dudas sobre procedimiento de las pruebas son múltiples: ¿cuál debe de ser el período óptimo?, ¿a qué edad debe de hacerse?, ¿qué ración o nivel alimenticio debe de darse?, ¿qué criterio de selección se debe seguir?, ¿debe de ser el peso total a una edad dada, o los aumentos diarios de peso o debe de tomarse en cuenta la eficiencia de conversión de alimentos? Algunas de estas incógnitas han sido atacadas por métodos experimentales y se poseen respuestas valiosas, pero en otras se tienen solamente algunas ideas sin probar aún.

1. La eficiencia de los aumentos de peso. Por eficiencia se entiende el número de kilogramos de alimento necesarios para producir una unidad igual de aumento de peso vivo. Debido a la gran diferencia en digestibilidad de los alimentos que se pueden ofrecer a un bovino, la unidad alimenticia debe de estar libre de estas variaciones de digestibilidad, y puede ser energía digestible, nutrientes digestibles totales o energía neta. Puesto que el crecimiento ocurre a un ritmo constante, es obvio que la eficiencia de conversión para aumentos de peso, va a estar más o menos confundida con la eficiencia de mantenimiento, según si el animal se encuentra en un período de vida de crecimiento máximo o desacelerado. Esto equivale a decir que solo se deben de hacer comparaciones entre eficiencia (o en aumentos de peso diarios) cuando los individuos que se están comparando tienen el mismo peso total en el momento de la comparación. Es obvio también que las comparaciones de eficiencia no son válidas entre animales de conforma-

ción, madurez o gordura muy diferentes. Un animal que tiene tendencia a cebar a menor edad reduce su eficiencia más rápidamente que un animal que ceba a edad tardía y adquiere mayor peso total, puesto que las unidades de energía ingeridas por el primero tienen que ser convertidas en kilogramos de grasa, la cual contiene mucho más energía que el músculo.

Este análisis es en realidad de problemas nutritivos y no de cría, pero sirve para indicar que la medición de la eficiencia es un problema complicado. Además para medirla se requiere alimentación individual y ésta es muy costosa e impráctica.

Por otra parte se sabe que los aumentos diarios de peso y la eficiencia para animales del mismo tamaño y tipo, están altamente correlacionados, de tal manera que al seleccionar por rapidez de aumento se elige automáticamente mayor eficiencia. (Ver Knapp y Baker, 1944 y para análisis completo del problema de conversión de energía a peso vivo, ver Kleiber, 1961). La medición de la energía de conversión sigue siendo importante para estaciones experimentales y hay mucho que aprender sobre ella, pero para el ganadero práctico y aún para la experimentación inicial sobre producción de carne, resulta un problema impráctico de atacar.

2. Importancia del crecimiento compensatorio. Por crecimiento compensatorio se entiende la tendencia general de la curva de desarrollo a recuperar sus características normales después de un período muy adverso, o muy favorable. De tal manera que al terminar un período de limitación alimenticia el animal joven tiene que recuperar el tiempo perdido y el paso de un ambiente muy favorable a uno menos favorable tiende a ser más difícil para el animal que ha venido desarrollándose con un ritmo más rápido. El becerro criado por una madre excepcional va a tener proporcionalmente más atraso en el destete, que el becerro criado por una madre mediocre. Esto significa que una prueba de comportamiento efectuada por un período muy corto de tiempo inmediatamente después del destete, pueda tener serios errores de apreciación, sobre el verdade-

ro potencial de crecimiento del becerro. Sin embargo, no es recomendable someter los becerros a un período muy prolongado con escasos aumentos de peso (en malos potreros o con restricción de comida) antes de someterlos a prueba. En este caso todos los becerros tendrán una tendencia al crecimiento compensatorio y demostrarán muy pocas diferencias genéticas en capacidad de aumento. La existencia de este fenómeno entorpecedor de las prácticas de selección ha sido comprobado recientemente por Rollins, et al., (1962).

3. Longitud óptima de las pruebas de comportamiento. Las primeras pruebas, efectuadas en Montana, se hacían bajo ceba a corral por 250 días. Este método resultaría terriblemente impráctico en América Latina por su elevado costo. Trabajos posteriores (Swiger y Hazel, 1961) indican que el mayor error en pesos después del destete ocurre en los pesos después de un mes de observación y ese error se va reduciendo, a medida que se prolonga el período de prueba, pero la exactitud que se gana con más de tres meses es muy pequeña comparada con la exactitud ganada en el segundo o tercer mes con relación al primero. Swiger y Hazel recomiendan eliminar algunos toretes y vaquillas por sus pesos al destete y después efectuar una prueba corta de tres meses para

cunstances la prueba pretende distinguir a aquellos animales que posean mayores cualidades inherentes o hereditarias para aumentar de peso. La selección solo se puede hacer dentro de estos grupos. Es completamente injustificado favorecer a un toro sobre otro, si uno de ellos ha comido en un potrero excelente y el otro ha comido en un potrero mediocre. Es igualmente obvio que para tomar decisiones por comportamiento comparativo se requieren grupos de individuos y no individuos aislados, pero una vez convencidos de esto falta decidir qué medida comparativa usar dentro del grupo: el aumento total, el peso por día de edad o el aumento diario. La recomendación más usual en EE. UU. es la de expresar los resultados en términos de peso final a una edad determinada dentro del período de crecimiento activo (12 a 18 meses) (Gregory, et al., 1961). Este peso es indispensable corregirlo para una edad uniforme.

Cuando se hace necesario hacer comparaciones entre un año y otro, o entre grupos que han recibido diferente tratamiento, se puede juzgar el mérito de los individuos por el grado en que sobresalen de la media (Warwick y Cartwright, 1955). Este es el llamado "aumento proporcional" y se obtiene en la siguiente forma:

$$\text{aumento proporcional} = \frac{\text{peso final individual corregido para edad}}{\text{peso medio de todo el grupo corregido dentro de la misma raza, año y alimentación.}} \times 100$$

toretos y volver a seleccionar en favor de los animales más pesados. Si se desean seleccionar vaquillas por su peso, el período de observación es común seguirlo hasta que cumplan los 18 meses si se van a empadran para que paran a los tres años. Si se pretende que paran a los dos años la prueba debe de ser más corta (hasta los 12 a 15 meses).

4. Cómo juzgar el mérito de los animales sometidos a pruebas de comportamiento por peso. Las pruebas de comportamiento por peso son esencialmente útiles para dar valores comparativos dentro de grupos uniformes, sometidos a la misma alimentación. Dentro de estos grupos y en las mismas cir-

Bajo qué nivel nutritivo deben de efectuarse las pruebas de aumentos de peso

El descubrimiento de los altos índices de herencia para aumentos de peso efectuados en corrales y con ayuda de concentrados, ponen a pensar al ganadero Latinoamericano si esta situación prevalecerá en la cría y ceba a campo. Los índices de herencia para aumentos de peso obtenidos a campo indican que estos son más variables y ligeramente más bajos que para crecimiento en corral. Por lo tanto, no hay ninguna razón para creer que la selección hecha en praderas será

menos efectiva. El argumento sobre si toros que demuestran superioridad en un ambiente pueden transmitir superioridad para otro ambiente, ha sido ya discutido en sus aspectos teóricos bajo el título de "interacciones genético ambientales" y aquí solo cabe hacer una breve mención del problema específico de la selección para producción de carne. En términos generales, no se ha demostrado hasta el momento fuerte interacción genético ambiental, sino en el caso de las progenies de algunos toros y en circunstancias de climas adversos. En la prueba de aumento de peso a campo se presenta el problema de la desigualdad en las condiciones alimenticias o ambientales en diferentes años.

Progenies de los mismos toros han dado pruebas diferentes en años consecutivos en Turrialba (Maltos et al., 1961). Este mismo problema ha aparecido en Brasil en los estudios encabezados por G. Carneiro en Minas Gerais, pero no se ha hecho un análisis completo de esos resultados hasta el momento. La existencia de este fenómeno en otras especies hacen generalmente recomendable que la selección se efectúe en condiciones lo más similares posibles a las que van a prevalecer en el ambiente en que se explotarán las crías de los toros seleccionados. Por lo tanto, para América Latina es innecesario incurrir en gastos de situaciones artifi-

ciales de pruebas a corral. Los aumentos de peso deben medirse solamente bajo buenas praderas o alimentación similar a la de buenas explotaciones comerciales.

Medidas sobre la res en canal

El objetivo final de la selección de ganado de carne debe de ser la producción no solo de mayor cantidad sino de una calidad de carne aceptable y en demanda en el mercado. Varias de las características de la canal presentan índices elevados de herencia (Cuadro No. 74) y por lo tanto, son susceptibles de mejoramiento por métodos selectivos. A pesar de esto la selección solo puede hacerse por medio de pruebas de progenie. Debe mencionarse que se han hecho algunos adelantos recientes para medir la composición interna del animal por medios ultrasónicos (ver Stouffer, et al., 1961) y estudios sobre el tejido muscular mismo por medio de técnicas de biopsia (Wilson, et al., 1955).

Si bien los índices anteriores no dejan ninguna duda sobre las posibilidades de seleccionar animales con mejor calidad de carne, mayor rendimiento y mayor proporción de músculo a grasa, las técnicas de selección no son accesibles al criador que vende sus ani-

CUADRO No. 74

Índices de herencia de algunas características de la canal del bovino

Autor	Características	Valor de h ²	Observaciones
Shelby, et al., 1955	% rendimiento	.73	
	calificación en canal	.16	
	color del músculo	.31	
	área del músculo (lomo)	.72	corte transversal
Knapp y Clark, 1950	espesor de la grasa	.38	grasa externa sobre el lomo
	calificación en canal	.33	
	área del músculo (lomo)	.68	
Knapp y Nordskog, 1946b	área del músculo (lomo)	.69	
	calificación en canal	.63	
Dawson, et al., 1955	% rendimiento	.69	
	calificación en canal	.67	novillos de Shorthorn lechero
Yao y Hiner, 1953	calificación organoléptica	.14	
	suavidad por dinamometro	.19	

males en pie. Algunos de los factores que más afectan la calidad de la carne merecen ser analizados brevemente, en sus posibilidades de mejoramiento.

La edad del animal es uno de los factores que más influencia tienen sobre la calidad de la carne. Algunos trabajos indican aumento del tejido conjuntivo con la edad, y aumento de la cantidad de agua y de minerales en el tejido conjuntivo (Bray, et al., 1951). El efecto del nivel nutritivo sobre la calidad de la canal ha sido estudiado por Cartwright y otros (1958). El área de la musculatura fue mayor en animales en alto nivel en comparación con bajo, si bien su proporción con respecto a grasa puede ser menor debido al aumento de ésta. En otro trabajo, la ceba de novillos después de un crecimiento normal en comparación con otro grupo que había sufrido hambre prolongada sobre todo de proteína (Simone, et al., 1961) no dio referencias en suavidad, jugosidad o sabor de la carne, pero sí una disminución de color.

La demanda presente de canales con mayor cantidad de músculo y menos grasa ha despertado mucho interés en las diferencias que existen entre las razas respecto a estos caracteres. Ha sido sorprendente para muchos productores y técnicos que el ganado Zebú, no sólo rinda más en el canal que las razas británicas sino que en muchos de sus cruces da un área muscular mayor a las razas puras de carne. Cartwright encontró medidas de 9.0 y 9.4 pulgadas cuadradas en un corte transversal de lomo de novillos Hereford X Brahman, en bajo y alto nivel nutritivo, cuando los novillos puros Hereford en los mismos tratamientos dieron 8.2 y 8.6. En este estudio no se encontraron diferencias en suavidad o gusto de la carne, excepto en jugosidad que favorecía al Hereford. En cambio en un estudio de cruzamientos múltiples entre razas de carne (Damon, et al., 1960) el Brahman demostró impartir mayor dureza a la carne de sus cruces y muy en particular, la carne más dura entre 27 tipos genéticos era la del Brahman puro.

Un interés similar al del Brahman en el trópico existe en tierras templadas con respecto a la calidad de la carne de las razas

francesas de gran desarrollo: Charolais y Limousin. Sobre el Charolais hay datos muy importantes del mismo estudio de Damon, et al., y se prueba que efectivamente el toro Charolais impartió a todos sus cruces mayor área muscular 9.2 pulgadas cuadradas en comparación con 8.2 en novillos hijos de las mismas vacas pero con toros Shorthorn. Los números correspondientes a porcentaje de carne magra (en trozo de 9^a a 11^a costilla) fueron de 58.5 por ciento y 50.9 por ciento. Estos números fueron ajustados para no confundirse con el mayor tamaño total de las cruces de Charolais. La suavidad de la carne, medida con dinamómetro, fue igual en ambas cruces, pero la presencia de grasa dentro del músculo fue decididamente menor en la media sangre Charolais.

Influencia del sexo sobre la productividad de carne

La edad de castración es un factor de interés respecto a la calidad de carne producida. La objeción de ciertos mercados a la carne de toro es realmente injustificada cuando se trata de toretes jóvenes, especialmente antes de los 15 meses. En Europa un torete joven, bien cebado tiene iguales o mejores precios que el novillo. A más edad la ceba de toros desde luego es sumamente objetable, no solo desde el punto de vista de la pérdida de calidad de la carne sino del costo de cercos para detener a esos toros. Los aumentos de peso de toros jóvenes son más económicos que los de novillos. Esto fue probado en Ohio (Klosterman, et al., 1954) quien encontró que los novillos castrados al nacer en comparación con novillos castrados al destete dieron los mismos aumentos post destete en corral, o sea 885 gms. diarios. En cambio, toretes enteros sometidos al mismo régimen dieron 1,100 gms. diarios. La carne fue de igual calidad excepto por un pequeño margen en rendimiento a favor de los novillos. Estas diferencias han sido confirmadas por el investigador sueco, Brännäng (1960) con la utilización de gemelos idénticos, en ganado SRB, pero encontrando mayor tendencia a producir grasa por parte de los novillos.

De especial interés para los ganaderos Latinoamericanos es el factor de la castración de la vaca sobre los aumentos de peso, ya que existen prácticos que en algunas regiones ganaderas recorren establecimientos ofreciendo sus servicios como castradores de vacas. Las investigaciones realizadas indican que no hay ninguna ventaja en aumentos diarios o eficiencia de conversión de alimentos de la vaca o de la novilla castradas en ceba intensiva (Cuadro No. 75). En ceba a campo se podría creer que se gana alguna ventaja práctica evitando los celos y permitiendo así cekar vacas viejas junto con toros y novillos, sin que éstos pierdan peso. Sin embargo las posibles ventajas es difícil que compensen el costo de la castración y la pérdida de peso que acompaña a la operación, aún en las manos más hábiles.

mente sobre la utilidad de la calificación en predecir capacidad productiva fue hecha en 1938. Hankins y Burk (1938) efectuaron múltiples estudios de correlaciones entre puntuación de 2073 novillos antes de la ceba y su actuación posterior. Sus valores de correlación fueron de 0.09 y valores muy similares fueron obtenidos por otros investigadores subsecuentemente. Las correlaciones entre calificación en pie y aumentos diarios o eficiencia de conversión de alimentos, son prácticamente inexistentes (MacDonald y Bogart, 1955). Usando métodos que permitían separar las correlaciones genéticas de las ambientales Knapp y Clark (1951) encontraron una pequeña correlación genética entre puntuación del becerro al destete y sus aumentos posteriores (0.30) pero ésta solo se encontraba en individuos emparentados. Las ob-

CUADRO No. 75

Aumentos comparativos entre novillos de diferentes edades y de vaquillas castradas.
Promedios individuales en lotes de 11 a 19 animales.
(De Gramlich y Thalman, 1930).

	De dos años		novillos	De un año		becerros destete		
	novillos	vaquillas castradas		vaquillas castradas	vaquillas enteras	novillos	vaquillas castradas	vaquillas enteras
Peso inicial kgs.	360	327	288	268	259	174	175	177
Aumento diario gms.	963	904	954	859	977	940	754	872
Kgs. de alimento por 100 kgs. de aumento								
maíz	844	869	702	723	665	502	619	544
heno alfalfa	266	285	340	380	340	287	355	310

Relaciones entre el tipo y la producción de carne

Ya se ha mencionado el poco éxito que tiene la calificación del ganado de carne con las normas de exposición, como arma capaz de predecir la productividad de carne. Sin embargo, es conveniente mencionar aquí algunos estudios que han tratado de averiguar qué relaciones existen entre medidas objetivas del animal en vivo y los rendimientos en términos de aumentos de peso o carne en canal.

I. Tipo y aumento de peso. Una de las primeras evidencias que hicieron dudar seria-

servaciones puramente fenotípicas de puntuación y aumento posterior en más de 200 días dieron una correlación de 0.0001. Estos autores comentan que quizás esta ausencia de correlación sea útil al ganadero, pues le es posible hacer selección en favor de mayores aumentos de peso, sin que pierda el tipo del ganado que a él le gusta trabajar o que prefiere el mercado. Se concluía que la selección visual de novillos no daba ninguna ventaja en aumentos de peso en ceba (todos los novillos eran Hereford).

La conformación o tipo es heredable y aparentemente en alto grado. El estudio anterior dio un valor para herencia del tipo

de 0.30. Otros estudios han dado valores ligeramente más altos o bajos que éste. Koger y Knox en Chihuahua, México probaron que la selección por tipo efectuada en 15 toros y 715 becerros Angus había dado considerable progreso en producir un tipo más compacto y obtuvieron índices de herencia de 46 y 13 por ciento para cortedad de patas y de 15.2 y 9.6 por ciento para anchura del cuerpo. Brown, et. al., (1960) también en ganado Aberdeen Angus dan un índice de herencia de 0.33 para puntuación total en toros y vacas.

2. Variaciones extremas en tipo. Lo expuesto anteriormente indica que es posible producir bovinos de carne sumamente diferentes por medios de selección de la forma. Estos tipos extremos seleccionados a ojo y sin tomar en cuenta los objetivos económicos del ganado de carne, pueden dar origen a tipos extremos, que llegan a ser populares en exposiciones, pero en realidad de productividad muy baja. Tal ocurrió con el tipo extremadamente corto y compacto que adquirió popularidad bajo el nombre "Comprest". Se llegó a hacer propaganda en el sentido de que este ganado producía más proporción de carne en los cuartos posteriores, debido a que tenía una madurez más temprana. Cuando se sometieron estos animales a pruebas críticas, se descubrió que solo se trataba de un tipo en miniatura con aumentos individuales más bajos. El Cuadro No. 76 presenta los resultados combinados de dos estudios sobre este ganado.

Si no tuvieran ninguna otra objeción, los animales "comprest", se podía decir que son bovinos de carne en miniatura que no han perdido la eficiencia de convertir alimentos en carne. Dan aumentos diarios menores, pero también comen menos. Estos animales de juguete al ser cruzados entre sí tienen una tendencia a producir una pequeña proporción de "enanos", según algunos autores, aunque esto es negado por otros (Bovard, 1960). El desprestigio actual de dichos animales que estuvieron de moda en un tiempo, debe de servir de lección a los criadores y no meterse a producir tipos extremos sin hacer selección simultánea para productividad.

3. Conformación y rendimiento en carne. De una serie de experimentos sobre este tema se desprenden algunas conclusiones. Hay una pequeña tendencia a dar mayores rendimientos de novillos compactos y cortos de patas (correlación -0.20) y a mayor circunferencia en el pecho, mayor rendimiento (correlación $+0.43$) (Cook, et al., 1951). Estos valores son confirmados por Kohli, et al., (1951) quienes concluyen que la única medida de alguna utilidad para seleccionar animales de carne puede ser la de circunferencia en la región del codillo, pero aún ésta tenía un valor de predicción relativamente bajo sobre las características deseables de la canal. De estos estudios se desprende (Yao, et. al., 1953) que no es verdad que los animales con cabeza más ancha y mayor anchura entre los ojos sean más efi-

CUADRO No. 76

Características productivas de ganado Hereford "Comprest" estudiadas en dos estaciones experimentales, en comparación con Hereford de tamaño medio (de Stonaker, et. al., 1952 y Willey, et al., 1951) cebados en corral.

Característica	Datos de Colorado		Datos de Oklahoma	
	Comprest	Normal	Comprest	Normal
Peso inicial kgs.	154	187	218	214
Peso final kgs.	313	387	434	454
aumento diario gms.	814	973	759	845
NDT para producir 100 kgs. aumento	476	479	674	645
rendimiento en canal. Porcentaje	57.7	58.9		
porcentaje de lomo y pernil sobre peso total de la canal	16.8 y 24.7	16.5 y 24.8	no hubo diferencia	

cientes. En realidad, parece ser precisamente lo contrario, pues los animales con mayor anchura entre los ojos dieron un rendimiento menor ($r = -0.20$), (Good, et al., 1961). La relación entre anchura en las paletas (ancho del encuentro) tiene una pequeña correlación positiva con el rendimiento (Green, 1954).

La idea propuesta por algunos jueces de que el animal más corto tiene una tendencia a rendir mayor proporción de lomos y pernils, ha sido negada por un estudio (Green, 1954) y en realidad la tendencia como es lógico, puesto que a mayor largo del lomo este debe tener más peso, ha sido en el sentido contrario. Ese trabajo confirma lo dicho por los anteriores que la anchura en las paletas da una ligera correlación en favor de peso en los cortes de mayor calidad en la carne. Sin embargo, no se debe concluir que hay mucho futuro en seleccionar animales extremadamente anchos en el encuentro para mejorar la producción de carne, pues los índices de herencia (ver Cuadro No. 73) son bajos para esta característica.

Las diferencias entre razas por lo que hace a rendimientos, son en realidad muy pequeñas. El tipo de ganado que mayores rendimientos da es quizás el que menos selección como animal de carne ha recibido (el Zebú), pero la naturaleza lo ha dotado de menor peso proporcional de su sistema digestivo. En un estudio comparativo entre novillos Brahman y cruzados con Shorthorn los pesos del sistema digestivo en novillos puros Brahman fue de 12.7 por ciento y en novillos $\frac{3}{4}$ Shorthorn de 14.9 por ciento, Carpenter, et al., (1961). Se cree comúnmente que las razas de carne europeas han sufrido una gran transformación para producir mayor peso en los cuartos posteriores, pero en realidad el progreso ha sido pequeño. En el estudio anterior las proporciones entre cuarto trasero de cada media canal, fueron 50.1 por ciento para el $\frac{3}{4}$ Shorthorn y 49.5 por ciento para el Brahman.

Otras características hereditarias de importancia económica

1. **Enanismo.** El enanismo ha sido objeto de numerosos estudios en ganado de carne de EE. UU. (Bovard, 1960). Este defecto no está confinado a animales que han sido seleccionados para tipo pequeño, y se encuentra presente en mayor o menor grado en casi todas las razas de bovinos. En el ganado "Comprest", se ha creído que el enanismo es debido a un gene semidominante, que produce el tipo compacto en el heterocigoto. Sin embargo hay amplia evidencia de que otros tipos de enanismos son causados por genes recesivos (ambos tipos son alelos, según Chambers, et al., 1954). Los portadores de enanismo recesivo son difíciles de descubrir y se han efectuado numerosos estudios para tratar de encontrar estos portadores por medio del perfil de la cara (Gregory, et al., 1951) o por uso de rayos X para descubrir las vértebras lumbares "comprimidas" de los portadores o por medio de estudios hematológicos (Temple y Hazel, 1961). Se ha probado que los animales enanos producen menos hormona del crecimiento que los normales (Marlowe, 1960) y asimismo menor cantidad de hormona tirotrópica (Carroll, et al., 1951). Los intentos de producir cruza-mientos entre enanos han resultado difíciles (Pahnish, et al., 1955) debido a la poca viabilidad de ellos aún cuando lleguen a edad de la pubertad. El toro enano podría utilizarse para descubrir vacas portadoras y poderlas eliminar del hato.

Ninguna de las pruebas ideadas para descubrir portadores heterocigotos del enanismo han dado resultados absolutamente seguros. La aparición de un animal enano en un hato debe ser seguido de una fuerte selección en contra de ese carácter, con el sacrificio inmediato del padre y la madre del enano, o si fueran muy valiosos someterlos a alguna de las pruebas para portadores y eliminar a todos los sospechosos.

2. **Tolerancia al calor y aumentos de peso.** Para el ganadero de tierras tropicales es de suma importancia la tolerancia al calor. La incapacidad de ganados europeos para producir buenos aumentos de peso en tie-

rras cálidas y el adelanto que se obtiene con el cruzamiento con el ganado Zebú es evidente. Sin embargo, la ventaja no es necesariamente resultado directo de la mayor tolerancia al calor, sino en gran parte debida a la expresión de vigor híbrido en las primeras cruas. Se ha demostrado que los simples coeficientes de tolerancia al calor tienen muy poca o ninguna relación con la productividad en ambientes semi tropicales (Vernon, et al., 1959). Las predicciones sobre aumentos de peso en clima cálido basadas en resistencia al calor en cámaras climáticas tampoco han sido útiles (Cartwright, 1955, de Alba y Sampaio, 1957). Sin embargo, el problema total de adaptación al trópico parece estar reflejado fenotípicamente con la clase y transformación estacional del pelo. En el norte de Australia, se han

efectuado muy valiosos estudios sobre este tema (Yeates, 1955, Dowling, 1959a y 1959b), que han terminado con recomendaciones prácticas basadas en la alta correlación que se ha encontrado entre aumentos de peso en praderas, en verano y un sistema de calificación del pelo, en las razas de origen europeo (Turner y Schleger, 1960). De tal manera que aumentos de 80 kgs. en el verano estaban asociados con pelo relativamente corto y liso, y los animales con pelo largo y crespo solo aumentaron alrededor de 30 kgs. Esta correlación sir embargo no existió en los animales con sangre Zebú, lo que indica que una vez adquirido un pelo relativamente corto, su influencia sobre los aumentos de peso es leve comparado con otros factores genéticos que determinan capacidad de aumento. En cambio en las razas europeas la

CUADRO No. 77

Relación entre el comportamiento en aumentos de peso del toro y de sus progenies, y progreso en la obtención de una línea uniformemente alta de rapidez de aumentos de peso (de Knapp, Church y Flower, 1951). Alrededor de siete novillos probados por toro.

Año	Nombre del toro	Aumentos de peso diarios del toro gms.	Progenies	
			peso al nacer kgs.	Aumento diario gms.
1941	Cactus domino	745	37.6	854
	L1B Domino 2d	1,036	40.8	1,036
1944	L1A Domino 2d	840	34.9	872
	L1A Domino 6th	859	38.5	890
	L1B Domino 5th	840	37.4	936
	L1B Domino 6th	854	36.4	886
1945	Albert Domino	1,060	36.2	840
	Arthur Domino	1,100	37.7	910
	Calvin Domino	895	38.1	886
	L1C Domino 9th	981	36.1	813
1946	Adams Domino	1,109	37.8	1,059
	Albright Domino	1,072	37.1	941
	Albion Domino	1,172	35.1	1,072
	Comanche	1,031	36.5	1,031
	Clinton Domino	1,077	39.0	1,081
	Conner Domino	1,054	35.8	1,072
	L1C Domino 12th	1,081	35.6	1,018
	L1C Domino 15th	1,100	39.7	1,081
	Carrol Domino	1,009	40.9	1,081

selección de los individuos de pelo más corto es muy recomendable, si van a ser explotados en climas ardientes. Los índices de herencia para tipo de pelo, son elevados tanto para ganado europeo como Zebú, y oscilan entre .50 y 0.63 en los estudios de Turner y Schleger.

3. Susceptibilidad al cáncer del ojo.

Este problema es de especial interés para tierras de veranos ardientes y secos en que el número de horas diarias de sol es elevado, pues se ha confirmado que la incidencia de la enfermedad es mayor en las regiones de mayor cantidad diaria de exposición a los rayos del sol (Anderson y Skinner, 1961). La incidencia de cáncer es mayor a medida que avanza la edad (Blackwell, et al., 1956) y la pigmentación de los párpados está asociada con menor incidencia del cáncer en estas zonas particulares, pero no el cáncer en el globo del ojo (Anderson, et al., 1957). La popularidad de la raza Hereford en zonas áridas de mucho sol, hacen de especial importancia los esfuerzos por reducir la incidencia de cáncer del ojo en esta raza. Los desechos anuales por tumores en los ojos en ganado Hereford en California han sido de 5.25 por ciento y por lo menos 4.4 por ciento eran francamente malignos (Guilbert, et al., 1958). Puesto que el índice de herencia de pigmentación de los párpados es de 0.44, (Anderson, et al., 1957), es francamente ventajoso seleccionar Herefords con color rojo en los párpados o alrededor de ellos, aún a sabiendas de que ciertos tipos de cáncer no van a ser reducidos con esta

medida y que la susceptibilidad al cáncer total tiene índices de herencia menores (0.17 a 0.30 según Blackwell, et al., 1956).

Ejemplos de productividad de carne en diferentes métodos de cría

La multiplicidad de interacciones entre la genética de los individuos y las oportunidades alimenticias o ambientales hace imposible dictaminar normas aproximadas sobre buenos y malos pesos al destete, o aumentos diarios y rendimientos en producto final. Lo mejor que se puede hacer es ofrecer datos sobre productividad comparativa derivados de experimentos en que se han sometido diferentes grupos genéticos a tratamientos similares.

1. Progreso por selección en pruebas de comportamiento. Los ejemplos clásicos de este tipo de cría son los de la creación de líneas superiores de Hereford, en Miles City, Montana, EE. UU., mediante el uso de toros con aumentos diarios superiores en cada generación. De una historia de la formación de la línea 1 de esta Estación (Knapp, Church y Flower, 1951), se tomaron algunos datos que prueban la relación existente entre aumentos de peso de los toros seleccionados y comportamiento de los novillos obtenidos en el año subsecuente y sometidos a prueba como progenies (Cuadro No. 77). También prueban estos datos el progreso alcanzado en obtener un comportamiento uniformemente alto en la línea.

CUADRO No. 78

Pruebas de comportamiento en progenies obtenidas de toros de dos líneas seleccionadas por peso en comparación con toros seleccionados a ojo (datos de Tallis, Klosterman y Cahill, 1959). Madres similares.

Padres	Montana 1	Nebraska 1	Seleccionados a ojo
Peso al nacer kgs.	33.7	33.1	33.1
Peso al destete kgs.	176.0	164.2	168.2
Aumento diario gms.	1018	1000	945
Peso por día de edad	940	913	890
Kgs. de NDT para obtener 100 kgs. de aumento	537	513	535

Se puede pensar, sin embargo que el progreso alcanzado en Montana en aumento de peso de los novillos de la línea seleccionada, se deba a mejoramiento de las condiciones alimenticias en la estación experimental, a través de esos años, y no a transformación genética de la estirpe. Una prueba evidente de que el mejoramiento logrado ha sido de orden genético se obtuvo en Ohio, mediante una prueba crítica en que se usaron sobre vacas Hereford comerciales, toros de la Línea Montana 1, y de otra línea obtenida por procedimientos similares, La Nebraska 1. Las vaquillas eran cruzadas al azar cada año con dos toros de estas líneas y asimismo con dos toros que solo habían sido seleccionados a ojo. Los novillos obtenidos eran sometidos a prueba y los resultados fueron francamente favorables a los hijos de las líneas seleccionadas (Cuadro No. 78).

Sin embargo no se han obtenido resultados tan concluyentes, al juzgar solamente los resultados desde el punto de vista de pesos al destete obtenidos en zonas desérticas de Arizona (Pahnish, et al., 1961) de hijos de toros de diferentes líneas de Montana en comparación con toros de estancias privadas. Quizás lo anterior se deba a la gran diferencia ambiental entre Montana y Arizona. En realidad el objetivo de las pruebas de comportamiento no es de formar líneas consanguíneas. Estas han sido creadas en forma experimental para probar las posibilidades de concentrar los genes de capacidad de crecimiento, pero esta es una tarea difícil debido a los efectos deprimentes de la consanguinidad. La consanguinidad en la línea Montana No. 1 ha ido en relativo ascenso hasta un 20 por ciento. La mayoría de los investigadores en genética de ganado de carne recomiendan al criador práctico que haga selección basada en pruebas de aumento de peso sobre el mayor número posible de candidatos, sin intentar formar líneas, que son difíciles de librar de los malos efectos de la consanguinidad.

Una prueba más crítica del valor de las pruebas de comportamiento se lograría mediante la selección y reproducción simultánea de los toros de mayor y de menor aumento de peso. Este trabajo, desde luego es costoso

y se ha intentado en dos ocasiones. En Virginia (EE.UU.) (Kincaid y Carter, 1958) los aumentos diarios de 11 toros Hereford, 6 Angus y 4 Shorthorn seleccionados por altos aumentos de peso, fueron de 1,018 gramos y de un número igual de toros seleccionados por bajos aumentos, fue de 750 gms. Las progenies de novillos de estos toros tuvieron aumentos correspondientes de 822 gramos y 770 gramos. Las vacas, sin embargo eran todas Hereford, por lo que puede haber estado confundido el efecto de cruzamiento entre razas con el de selección de los toros. El otro trabajo de California (EE. UU.) (Rollins, et al., 1962), se hizo dentro de una raza y el diferencial de selección entre los toros de alto y bajo aumento de peso fue de 168 gramos y la diferencia en los aumentos de las progenies de 430 gramos en un período inicial de crecimiento después del destete, con solo forrajes toscos. La diferencia desapareció posteriormente en una fase de ceba intensiva con concentrados.

2. Pruebas de aumento de peso en ganado tropical. Hasta donde se ha podido averiguar los únicos datos disponibles sobre pruebas de comportamiento comparativo en ganado tropical han sido los obtenidos en Turrialba y los del Brasil. Los Cuadros Nos. 79 y 80 presentan un resumen de las diferencias en aumentos de peso obtenidos en esas pruebas. Las efectuadas en Minas Gerais bajo condiciones de pastoreo dan aumentos muy inferiores para la raza Gir, en comparación con Guzerat y Nelor, "al igual que en Sao Paulo", según unos datos preliminares de Carneiro, (1959). No se han efectuado pruebas críticas sobre los resultados en la población mediante el uso de toros así seleccionados.

La carencia de datos experimentales sobre aumentos de peso obtenidos en pastoreo tropical con ganado Zebú hacen necesario utilizar como normas algunas comparaciones efectuadas en Brasil sobre las razas Nelore, Guzerat, Indobrasil y Gir, si bien los grupos no eran manejados como lotes experimentales, si pertenecen a una sola finca experimental y representan números de más de 70 individuos por raza hasta los 18 meses (Cuadro No. 81).

CUADRO No. 79

Resultados de diez años de pruebas de aumentos de peso en Sao Paulo, Brasil, de hembras y machos de diferentes razas indianas.

Raza	Número animales probados	Sexo	Edad inicial (días)	Peso medio inicial kgs.	Aumento diario en gms.
Guzerat	129	machos	371	210	823
Guzerat	63	machos	373	199	644
Nellore	397	machos	362	223	822
Nellore	192	machos	344	197	612
Indobrasil	123	hembras	357	222	821
Indobrasil	66	hembras	357	188	629
Gir	433	hembras	356	198	657
Gir	265	hembras	366	173	522

CUADRO No. 80

Aumento diario después del destete de ganado de carne en clima tropical, en gramos y promedios agrupados por progenies y por razas (datos inéditos de Turrialba).

Raza de la progenie	Potrero		
	1958-59 (1)	1959-60 (2)	1960-61 (3)
Brahman registrado	390	705	604
Brahman puro X cruza	463		
Brahman puro X cruza	643		
Santa Gertrudis	352	694	551
Santa Gertrudis		837	480
F ₁ Romo sinuano X Brangus		676	586
	Corral		
Brahman registrado	644	674	630
Brahman puro X cruza	741		
Brahman puro X cruza	886		
Santa Gertrudis	896	532	587
Santa Gertrudis		535	495
F ₁ Romo sinuano X Brangus		452	427

1. Los mismos animales fueron probados primero en potrero y posteriormente con alimentación en corral.
2. y 3. Los mismos progenitores en ambos años con la mitad de sus progenies probadas simultáneamente en potrero y corral.

NOTA: Las diferencias entre animales dentro de cada progenie son aproximadamente de la misma magnitud que entre progenies, excepto el primer año.

CUADRO No. 81

Pesos de ganado Zebú obtenidos en la hacienda Experimental de Uberaba, en cuatro razas (según Mattoso, 1959). Pesos en kgs.

Raza	Al nacer		A los 3 meses		A los 6 meses		A los 12 meses		A los 18 meses	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
Indobrasil	28	25	82	76	148	136	228	202	304	251
Guzerat	28	27	82	76	146	133	230	199	332	254
Nelor	26	23	77	69	134	123	202	176	294	236
Gir	22	20	67	62	114	107	189	165	251	212

3. Pruebas experimentales de productividad de carne mediante cruzamientos entre razas. Existen numerosos experimentos bien diseñados y con inclusión de testigos de las razas puras. Sin embargo el estudio más completo que se ha efectuado hasta hoy es el realizado en Louisiana (EE. UU.), por Damon y colaboradores (1959, 1959b, 1960, 1961). Se recomienda su lectura a quienes estén interesados en el diseño y análisis de este tipo de pruebas. Aquí se hará solo una breve descripción basada en las cuatro publicaciones mencionadas.

Se formaron en 1951 seis lotes de ocho vacas cada uno de las razas: Angus, Brahman, Brangus y Hereford. Estos seis lotes eran padreados anualmente por toros de seis razas diferentes: Angus, Brahman, Brangus, Hereford, Charolais y Shorthorn. Las cuatro razas primeras daban cruzamientos recíprocos entre ambos sexos de las razas, o sea dieciséis combinaciones genéticas diferentes, incluyendo los cuatro puros. Los dos últimos toros no tenían hembras de su propia raza por lo que solo darían efectos de vigor híbrido, pero permitirían comparaciones válidas entre ellos (Charolais y Shorthorn), y sus crías contribuirían a definir los efectos maternos sobre estos híbridos. Sobre todas las crías obtenidas se llevaron a cabo datos de crecimiento y además los machos obtenidos eran utilizados en pruebas de ceba y se estudiaron las características de la carne obtenida. En el Cuadro No. 82 se presentan resumidos los resultados obtenidos sobre la productividad de estas crías puras y diferentes tipos de media sangre.

Además de los datos de promedios, del Cuadro No. 82, es interesante comparar los números de becerros obtenidos, los cuales dan una idea de la fertilidad o capacidad de los toros para producir crías. En cada año, cada uno de los toros tenía la oportunidad de obtener 32 crías, y en cinco años, cinco toros diferentes de la misma raza tuvieron oportunidad de producir 160 becerros. El estudio de referencia no presenta datos sobre pérdidas al nacer y antes del destete, pero sí números de animales destetados. Estos fueron de 113 obtenidos de toros Hereford, 110 de toros Angus, 101 de toros Charolais, 99 de toros Shorthorn, 88 de toros Brahman y 86 de toros Brangus.

Las diferencias más constantes son a favor de becerros media sangre contra becerros puros. Este es el valor de la heterosis, y resultaron superiores los becerros híbridos no solo en peso al destete, sino aumentos de peso diario después del destete o pesos por día de edad. Algunas cruas presentan peculiares ventajas sobre otras, y asimismo las razas puras. La mayor fertilidad de los toros Hereford fue notable, pero por otra parte las vacas Hereford fueron las menos capaces de dar elevados pesos a sus crías al destete. Esto que es sin duda una desventaja cuando se venden becerros por peso, puede ser una ventaja cuando la vaca tiene que vivir en condiciones de escasez de forrajes, pues la vaca que dá menos leche va a sufrir menos, o sobrevivirá mejor si tiene que pasar períodos prolongados de hambre.

Ya se ha apuntado anteriormente que las mayores ventajas del vigor híbrido se obtienen en la segunda generación, cuando las

CUADRO No. 82

Pesos y características de productividad de individuos de cuatro razas de carne y sus cruzamientos recíprocos así como media sangre de estas cuatro razas con toros Charolais y Shorthorn. (De Damon, et al. op. cit.).

Grupo genético Padre X madre	Peso al des- tete (180 días) kgs.	Aumentos diarios des- pués destete gms.	Rendimien- tos en canal fría Porcentaje	Carne ma- gra en 9-11° (costillar porcentaje)	Suavidad en dinamometro libras
Charolais X Brahman	212.2	695	58.0	62.2	15.5
Charolais X Brangus	212.0	773	56.6	59.8	13.1
Hereford X Brangus	211.4	754	55.6	55.3	13.6
Hereford X Brahman	207.2	823	56.6	55.1	15.5
Shorthorn X Brahman	204.4	768	57.1	53.4	16.3
Charolais X Angus	200.4	882	56.8	56.6	13.7
Brahman X Brangus	199.3	677	57.1	56.6	17.3
Shorthorn X Brangus	198.3	814	57.4	49.9	14.1
Brangus X Brangus	197.0	709	55.4	57.2	14.7
Brahman X Angus	196.0	891	57.8	51.6	15.3
Brahman X Hereford	191.2	923	57.8	53.8	15.7
Charolais X Hereford	190.1	914	56.8	55.4	13.5
Angus X Brangus	189.3	759	56.1	50.5	14.2
Hereford X Hereford	188.6	832	55.8	56.1	14.4
Brangus X Hereford	187.2	868	56.0	53.8	15.2
Hereford X Angus	186.7	768	55.8	53.2	14.7
Brangus X Angus	184.9	727	57.7	52.7	18.5
Angus X Brahman	182.7	782	56.8	55.3	15.9
Brangus X Brahman 1	182.2	691	57.9	56.1	17.0
Shorthorn X Hereford	178.0	904	56.1	49.7	13.4
Shorthorn X Angus	177.4	818	56.8	50.8	13.3
Angus X Angus	174.9	701	56.9	50.3	14.4
Brahman X Brahman	170.4	550	58.0	56.3	20.4
Angus X Hereford	167.2	814	56.5	54.6	12.1

Clasificación por Padres

Charolais	204	813	57.1	58.5	14.0
Hereford	198	795	56.0	54.9	14.3
Shorthorn	189	827	56.8	50.9	14.3
Brahman	189	759	57.7	54.6	17.2
Brangus	187	750	56.7	55.0	16.3
Angus	178	786	56.6	52.7	14.1

Clasificación por Madres

Brangus	201	745	56.4	54.9	14.3
Brahman	193	718	57.4	56.4	16.8
Angus	186	814	57.0	52.5	15.0
Hereford	183	877	56.5	53.9	14.1

vacas híbridas producen crías. Estas ventajas son particularmente notables en pesos al destete. Así, en un estudio (Godley, et al., 1960) los pesos a los 210 días (destete de 7 meses) fueron de 253 y 244 kgs., para

becerros criados por vacas híbridas Brahman Angus o Brahman Hereford. Los pesos correspondientes de becerros hijos de los mismos padres (Shorthorn) pero con vacas Angus, fueron de 226 kgs.

Referencias

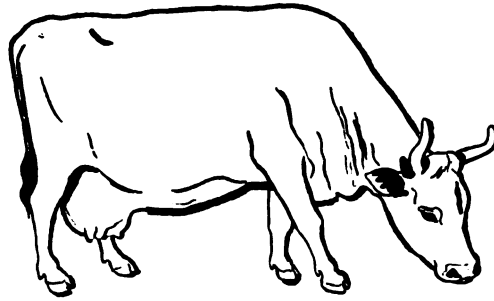
- ALEXANDER, G. I. y BOGART, R. 1961. Effect of inbreeding and selection on performance characteristics of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 20:702.
- AMBLE, V. N., KRISHNAN, K. S. y SONI, P. N. 1958a. Age at first calving and calving interval for some Indian herds of cattle. *Indian J. Vet. Sci.* 28:83.
- _____, KRISHNAN, K. S. y SRIVASTAVA, J. S. 1958b. Statistical studies on breeding data of Indian herds of dairy cattle. I. Red Sindhi herds at Hosur and Bangalore. *Indian J. Vet. Sci.* 28:33.
- ANDERSON, D. E. SKINNER, P. E. 1961. Studies on bovine ocular squamous carcinoma ("cancer eye"). XI. Effects of sunlight. *J. Anim. Sci.* 20:474.
- _____, CHAMBERS, D. y LUSH, J. L. 1957. Studies on bovine ocular squamous carcinoma ("cancer eye"). II. Relationship between eyelid pigmentation and occurrence of cancer eye lesions. *J. Anim. Sci.* 16:739.
- ANDERSON, J. 1944. The periodicity and duration of oestrus in zebu and grade cattle. *J. Agric. Sci.* 34:57.
- BAKER, A. L. y QUESENBERRY, J. R. 1944. Fertility of range beef cattle. *J. Anim. Sci.* 3:78.
- BLACKWELL, R. L., ANDERSON, D. E. y KNOX, J. H. 1956. Age incidence and heritability of cancer eye in Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 15:943.
- _____, KNOX, J. H., SHELBY, C. E. y CLARK, R. T. 1962. Genetic analysis of economic characteristics of young Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 21:101.
- BOTKIN, M. O. y WHATLEY, Jr., J. A. 1953. Repeatability of production in range beef cows. *J. Anim. Sci.* 12:552.
- BOVARD, K. P. 1960. Hereditary dwarfism in beef cattle. *Anim. Breed. Abstr.* 28:223.
- BRÄNNÄNG, E. 1960. Kastrationsforsök på SRB-tvillingar. (Castration experiment with SRB twins) *Lantmannen (Stockh.)* 71:46. (Abstract).
- BRAY, R. W., PHILLIPS, P. H. y BOHSTEDT, G. 1951. Moisture, ash and fat content of connective tissue from cattle of different ages. *J. Anim. Sci.* 10:394.
- BRINKS, J. S., CLARK, R. T., RICE, F. J. y KIEFFER, N. M. 1961. Adjusting birth weight, weaning weight and preweaning gain for sex of calf in range Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 20:363.
- _____, CLARK, R. T., KIEFFER, N. M. y QUESENBERRY, J. R. 1962. Mature weight in Hereford range cows heritability, repeatability and relationship to calf performance. *J. Anim. Sci.* 21:501.
- BROWN, C. J. 1958. Heritability of weight and certain body dimensions of beef calves at weaning. *Arkansas Agric. Exp. Sta. Bull.* No. 597.
- _____, KREHBIEL, E., MABRY, C. y GIFFORD, W. 1960. Selection for type in a small herd of Aberdeen-Angus cattle. *Arkansas Agric. Exp. Sta. Bull.* No. 628.
- BUIATTI, P. G. 1954. The heritability of live weight and height at withers and correlation between them in Chiana heifers. *Riv. Zootec.* 27:59. (Abstract).
- BURRIS, M. J. y BLUNN, C. T. 1952. Some factors affecting gestation length and birth weight of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 11:34.
- _____, y PRIODE, B. M. 1958. Effect of calving date on subsequent calving performance. *J. Anim. Ind.* 17:527.
- CARNEIRO, G. G. 1950. Razao de sexos e época de nascimento de bezerros zebús na zona do médio Sao Francisco, Minas Gerais. *Bol. Industr. Anim.* 11:27.
- _____, BROWN, P. P. y MEMORIA, J. M. P. 1956. Taxas de reprodução em zebús. *Rev. dos Criad.* 27:24.
- _____, BROWN, P. P. y MEMORIA, J. M. P. 1958. Aspectos da função reproductiva do gado Zebu. *Arch. Esc. Vet. Minas Gerais* 11:81.
- CARNEIRO, G. G., 1959. Comunicación personal.

- _____, BROWN, P. P. y MEMORIA, J. M. P. 1960-61. Epoca de fecundação de vacas da raça Guzerá em condições de criação a campo no alto Sao Francisco, Minas Gerais. Arch. Esc. Vet. Minas Gerais. 13:223.
- CARPENTER, J. W., PALMER, A. Z., KIRK, W. G., PEACKOCK, F. M. y KOGER, M. 1961. Slaughter and carcass characteristics of Brahman and Brahman-Shorthorn crossbred steers. J. Anim. Sci. 20:336.
- CARROL, F. D., GREGORY, P. W. y ROLLINS, W. C. 1951. Thyrotropic-hormone deficiency in homozygous dwarf beef cattle. J. Anim. Sci. 10:916.
- CARTER, R. C. y KINCAID, C. M. 1959. Estimates of genetic and phenotypic parameters in beef cattle. J. Anim. Sci. 18:322.
- CARTWRIGHT, T. C. 1955. Response of beef cattle to high ambient temperatures. J. Anim. Sci. 14:350.
- _____, BUTLER, O. D. y COVER, S. 1958. The relationship of ration and inheritance to certain production and carcass characteristics of yearling steers. J. Anim. Sci. 17:540.
- _____ y CARPENTER, J. A. 1961. Effect of nursing habits on calf weights. J. Anim. Sci. 20:904. (Abstract).
- CHAMBERS, D., WHATLEY, J. A. Jr. y STEPHENS, D. F. 1954. The inheritance of dwarfism in a compressed Hereford herd. J. Anim. Sci. 13:956.
- COOK, A. C., KOHLI, M. L. y DAWSON, W. M. 1951. Relationship of five body measurements to slaughter grade, carcass grade, and dressing percentage in milking Shorthorn steers. J. Anim. Sci. 10:386.
- DALE, H. E., RAGSDALE, A. G. y CHENG, C. S. 1959. Environmental physiology and shelter engineering. LI. Effect of constant environmental temperature of 50° and 80°F. on ovarian activity of Brahman, Santa Gertrudis and Shorthorn calves with a note on physical activity. Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull. No. 704.
- DAMON, R. A., McCRAINE, S. E., CROWN, R. M. y SINGLETARY, C. B. 1959a. Gains and grades of beef steers in the Gulf Coast region. J. Anim. Sci. 18:1103.
- _____, McCRAINE, S. E., CROWN, R. M. y SINGLETARY, C. B. 1960. Carcass characteristics of purebred and crossbred beef steers in the Gulf Coast region. J. Anim. Sci. 19:820.
- _____, McCRAINE, S. E., CROWN, R. M. y SINGLETARY, C. B. 1959b. Performance of crossbred beef cattle in the Gulf Coast region. J. Anim. Sci. 18:436.
- _____, CROWN, R. M., SINGLETARY, C. B. y McCRAINE, S. E. 1960. Carcass characteristics of purebred and crossbred beef steers in the Gulf Coast region. J. Anim. Sci. 19:820.
- _____, HARVEY, W. R., SINGLETARY, C. B., McCRAINE, S. E. y CROWN, R. M. 1961. Genetic analysis of crossbreeding beef cattle. J. Anim. Sci. 20:849.
- DAWSON, W. M., PHILLIPS, R. W. y BLACK, W. H. 1946. Birth weight as a criterion of selection in beef cattle. J. Anim. Sci. 6:247.
- _____, YAO, T. S. y COOK, A. C. 1955. Heritability of growth, beef characters and body measurements in Milking Shorthorn steers. J. Anim. Sci. 14:208.
- _____, COOK, A. C. y KNAPP, B. 1960. Milk production of beef Shorthorn cows. J. Anim. Ind. 19:502.
- DE ALBA, J. y SAMPAIO, J. M. C. 1957. Climatic stress on tropically reared breeds of cattle. J. Anim. Sci. 16:725.
- _____, VILLACORTA, E. y ULLOA, G. 1961. Influence of natural service on length of oestrus in the cow. Anim. Prod. 3:327.
- DOWLING, D. F. 1959a. The medullation characteristic of the hair coat as a factor in heat tolerance of cattle. Aust. J. Agric. Res. 10:736.
- _____, 1959b. The significance of the coat in heat tolerance of cattle. Aust. J. Agric. Res. 10:744.
- FOOTE, W. D., HAUSER, E. R. y CASIDA, L. E. 1960a. Effect of uterine horn pregnant, parity of dam and sex of calf on birth weight and gestation length in Angus and Shorthorn cows. J. Anim. Sci. 19:470.
- _____, HAUSER, E. R. y CASIDA, L. E. 1960b. Some causes of variation in post-partum reproductive activity in Hereford cows. J. Anim. Sci. 19:238.
- GODLEY, W. C., GODBEY, E. G., KYZER, E. D. y WHEELER, R. F. 1960. Crossbred and purebred dams for the production of slaughter calves. J. Anim. Sci. 19:203.
- GOOD, D. L., DAHL, G. M., WEARDEN, S. y WESELI, D. J. 1961. Relationship among live and carcass characteristics of selected slaughter steers. J. Anim. Sci. 20:698.
- GRAMLICH, H. J. y THALMAN, R. R. 1930. Sex and age as factors in cattle feeding. Nebraska Agric. Exp. Sta. Bull. No. 252.
- GREEN, W. W. 1954. Relationships of measurements of live animals to weights of grouped significant whole-sale cuts and dressing percent of beef steers. J. Anim. Sci. 13:61.
- GREGORY, P. W., ROLLINS, W. C., PATTENGALE, P. S. y CARROL, F. D. 1951. A phenotypic expression of homozygous dwarfism in beef cattle. J. Anim. Sci. 10:922.
- _____, KOCH, R. M., HAZEL, L. N. y CHAMBERS, D. 1961. Principles of record of performance in beef cattle. Nebraska Agric. Exp. Sta. Circular No. 106.
- GUILBERT, H. R., y GREGORY, P. W. 1952. Some features of growth and development of Hereford cattle. J. Anim. Sci. 11:3.

- _____, WAHID, A., WAGNON, K. A. y GREGORY, P. W. 1958. Observations on pigmentations of eyelids of Hereford cattle in relation to occurrence of ocular epitheliomas. *J. Anim. Sci.* 7:426.
- HAINES, C. E. 1961. Gestation periods for a herd of cattle in Honduras. *Ceiba* 9:81.
- HANKINS, O. G. y BURK, L. B. 1938. Relationships among production and grade factors of beef. *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.* No. 665.
- HUTCHISON, H. G. y McFARLANE, J. S. 1958. Variation in gestation periods of Zebu cattle under ranch conditions. *E. Afr. Agric. J.* 24:148.
- JARDIM, W. R., PEIXOTO, A. M. y SILVEIRA FILHO, S. 1950. Contribuição para o estudo do gado flamengo. I. Período de gestação, peso ao nacer e crescimento ponderal dos bezerrros. *Bol. Indus. Anim.* n. s. 11:41.
- JOHARI, M. P. y TALAPATRA, S. K. 1957. Sex maturity in dairy cattle and the probable causes of delayed puberty. *Indian J. Vet. Sci.* 27:85.
- JOHNSON, L. E. y DINKEL, C. A. 1951. Correction factors for adjusting weaning weights of range calves to the constant age of 190 days. *J. Anim. Sci.* 10:371.
- JOUBERT, D. M. y BONSMAN, J. C. 1959. Gestation of cattle in the sub-tropics, with special reference to the birth weight of calves. *S. Afr. J. Agric. Sci.* 2:215.
- KINCAID, C. M. y CARTER, R. C. 1958. Estimates of genetic and phenotypic parameters in beef cattle. I. Heritability of growth rate estimated from response to sire selection. *J. Anim. Sci.* 17:673.
- KLEIBER, M. 1961. *The fire of life; an introduction to animal energetics.* New York, Wiley.
- KLOSTERMAN, E. W., KUNKLE, L. E., GERLAUGH, P. y CAHILL, V. R. 1954. The effect of age of castration upon rate and economy of gain and carcass quality of beef calves. *J. Anim. Sci.* 13:817.
- KNAPP, B. Jr. y BAKER, A. L. 1944. Correlation between rate and efficiency of gain in steers. *J. Anim. Sci.* 3:219.
- _____, y NORDSKOG, A. W. 1946a. Heritability of growth and efficiency in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 5:62.
- _____, y NORDSKOG, A. W. 1946b. Heritability of live animal scores, grades and certain carcass characteristics in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 5:194.
- _____, y CLARK, R. T. 1947. Genetic and environmental correlations between growth rates of beef cattle at different ages. *J. Anim. Sci.* 6:174.
- _____, y CLARK, R. T. 1950. Revised estimates of heritability of economic characteristics in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 9:582.
- _____, y CLARK, R. T. 1951. Genetic and environmental correlations between weaning scores and subsequent gains in the feed lot with record of performance steers. *J. Anim. Sci.* 10:365.
- _____, CHURCH, R. C. y FLOWER, A. E. 1951. Genetic history of the Line 1 Hereford cattle at the United States Range Livestock Experiment Station, Miles City. *Montana Agric. Exp. Sta. Bull.* No. 479.
- KOCH, R. M. y CLARK, R. T. 1955a. Influence of sex, season of birth and age of dam on economic traits in range beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14:386.
- _____, y CLARK, R. T. 1955b. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. I. Correlation among paternal y maternal half-sibs. *J. Anim. Sci.* 14:775.
- _____, y CLARK, R. T. 1955c. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. III. Evaluating maternal environment. *J. Anim. Sci.* 14:979.
- KOGER, M. y KNOX, J. H. 1945a. The effect of sex on weaning weight of range calves. *J. Anim. Sci.* 4:15.
- _____, y KNOX, J. H. 1945b. A method for estimating weaning weights of range calves at a constant age. *J. Anim. Sci.* 4:285.
- _____, y KNOX, J. H. 1946. The repeatability of the yearly production of range cows. *J. Anim. Sci.* 6:461.
- _____, y KNOX, J. H. 1952. Heritability of grade and type in range beef cattle. *J. Anim. Sci.* 11:361.
- KOHLI, M. L., COOK, A. C. y DAWSON, W. M. 1951. Relations between some body measurements and certain performance characters in Milking Shorthorn steers. *J. Anim. Sci.* 10:352.
- _____, y SURI, K. R. 1957. The relation of some factors to the occurrence of first partum oestrus in Haryana cattle. *Indian J. Vet. Sci.* 27:95.
- LASLEY, J. F. y BOGART, R. 1943. Some factors influencing reproductive efficiency of range cattle under artificial and natural breeding conditions. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* No. 376.
- _____, DAY, B. N. y COMFORT, J. E. 1961. Some genetic aspects of gestation length and birth and weaning weights in Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 20:737.
- LEHMAN, R. P. GAINES, J. A., CARTER, R. C., BOVARD, K. P., y KINCAID, C. M. 1961. Selection indexes for weaning traits in beef calves. *J. Anim. Sci.* 20:53.
- LINDLEY, C. E., EASLEY, G. T., WHATLEY Jr., J. A. y CHAMBERS, D. 1958. A study of the reproductive performance of a purebred Hereford herd. *J. Anim. Sci.* 17:336.
- LIVESAY, E. A. y BEE, U. G. 1945. A study of the gestation periods of five breeds of cattle. *J. Anim. Sci.* 4:13.

- MACDONALD, M. A. y BOGART, R. 1955. Relationship between rate and efficiency of gain and type in breeding beef cattle. *N. Z. J. Sci. Tech. Agric.* 36:460.
- MCCORMICK, W. C., SOUTHWELL, B. L. y WARWICK, E. J. 1956. Factors affecting performance in herds of purebred and grade polled Hereford cattle. *Georgia Agric. Exp. Sta. Bull. n. s. No. 5.*
- MALTOS, J., AGUILAR, C., LAREDO, M. y DE ALBA, J. 1961. Progeny testing in tropical feed lots and pastures. *J. Anim. Sci.* 20:908. (Abstract).
- MARLOWE, T. J. 1960. A comparison of the growth hormone content of the pituitary glands from dwarf and normal beef calves. *J. Anim. Sci.* 19:810.
- MATTOSO, J. 1959. Estudo sobre o crescimento em peso de Zebus, na fazenda experimental de criação de Uberaba. Tese mimeografiada. Vicosa, Minas Gerais. Escola Superior de Agricultura.
- MIGUEL, C. y CARTWRIGHT, T. C. 1962. Comparison of heritabilities in crossbred and purebred cattle. *J. Anim. Sci.* 22:821.
- NALBANDOV, A. y CASIDA, L. E. 1942. Oviposition and its relation to estrus in cows. *J. Anim. Sci.* 1:189.
- NELSON, A. B., FURR, R. D. y VELASCO, M. 1961. Milk production of range beef cows as affected by level of supplemental winter feed. *J. Anim. Sci.* 20:924. (Abstract).
- PACHECO JORDAO, L. P. 1956. Estudo retrospectivo e comparativo de dados sobre bovinos das raças Caracu e Mocha Nacional. *Bol. Indus. Anim.* 15:23.
- PAHNISH, O. F., STANLEY, E. B. y SAFLEY, C. E. 1955. The breeding history of an experimental herd of dwarf beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14:1025.
- _____, BRINKS, J. S., CLARK, R. T. y QUESENBERRY, J. R. 1961. Range performance of progeny of Miles City sires. *J. Anim. Sci.* 20:909. (Abstract).
- PAYNE, M. G. y KINGMAN, H. E. 1946. Carotene blood levels and reproductive performance in range Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 6:50.
- PRICE, R. 1948. Conservation problems and practices. *U. S. Dept. Agric. Yearbook 1948:569.*
- RHOAD, A. O. 1944. Rate of conception in beef cows pasture-bred during a controlled breeding season. *J. Anim. Sci.* 3:154.
- RIFE, D. C., GERLAUGH, P., KUNKLE L., BRANDT, G. W. y SNYDER, L. H. 1943. Comparative lengths of the gestation periods of Aberdeen-Angus and Hereford cows carrying purebred and crossbred calves. *J. Anim. Sci.* 2:50.
- ROLLINS, W. C., CARROL, F. D., POLLOCK, J. W. T. y KUDODA, M. N. 1962. Beef cattle performance and progeny tests for gain, efficiency, carcass conformation and earliness of maturity. *J. Anim. Sci.* 21:200.
- SHELBY, C. E., CLARK, R. T. y WOODWARD, R. R. 1955. The heritability of some economic characteristics of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14:372.
- _____, CLARK, R. T., QUESENBERRY, J. R. y WOODWARD, R. R. 1960. Heritability of some economic characteristics in record of performance bulls. *J. Anim. Sci.* 19:450.
- SIMONE, M., CARROL, F. D., CHICHESTER, C. O. y WHITAKER, J. R. 1961. Quality factors of beef as affected by delayed growth due to protein deficiency. *J. Anim. Sci.* 20:353.
- SINGH, O. N., SINHA, B. D. y SINGH, B. P. S. R. 1958. Environmental and hereditary causes of variation in length of gestation of Tharparkar cows. *Indian J. Dairy Sci.* 11:109.
- SNAPP, R. y NEUMANN, A. L. 1962. *Beef cattle.* 5th. edition. New York, Wiley.
- STONAKER, H. H., HAZALEUS, M. H. y WHEELER, S. S. 1952. Feedlot and carcass characteristics of individually fed compressed and conventional type Hereford steers. *J. Anim. Sci.* 11:17.
- STOUFFER, J. R., WALLENTINE, M. V., WELLLINGTON, G. H. y DICKMANN, A. 1961. Development and application of ultrasonic methods for measuring fat thickness and rib eye area in cattle and hogs. *J. Anim. Sci.* 20:759.
- SWIGER, L. A. y HAZEL, L. N. 1961. Optimum length of feeding period in selecting for gain on beef cattle. *J. Anim. Sci.* 20:189.
- _____, KOCH, R. M., GREGORY, K. E. y ARTHAUD, V. H. 1961. Effect of length of feeding period on accuracy of selection for gain and feed consumption in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 20:802.
- TALLIS, G. M., KLOSTERMAN, E. W. y CAHILL, V. R. 1959. A topcross breeding experiment with outbred and inbred Hereford sires. I. Line comparisons and phenotypic correlations. *J. Anim. Sci.* 18:745.
- TEMPLE, R. S. y HAZEL, L. N. 1961. Use of hematological techniques in study of "snorter dwarfism". *J. Anim. Sci.* 20:459.
- TERRINGTON, J., BRUFORD, J. W., GLEN, A. y SCOTT WATSON, J. 1960. Report of the committee on the proposed experimental importation of Charollais cattle. London.
- TEXEIRA VIANNA, A. T., SANTIAGO, M. y GOMES, F. P. 1962. Formação do gado de Canchim pelo cruzamento Charules-Zebu. Rio de Janeiro, Min. Agric., Serv. Inf. Estudos Tecn. No. 19.
- TORRES, J. R. 1962. Correlações genéticas de pesos e ganhos em peso de becerros zebus. *Experientiae* 2:445.
- TURNER, H. G. y SCHLEGER, A. V. 1960. The significance of coat type in cattle. *Aust. J. Agric. Res.* 11:645.

- VERNON, E. H., DAMON, R. A. HARVEY, W. R., WARWICK, E. J. y KINCAID, C. M. 1959. Relation of heat tolerance determinations to productivity in beef cattle. *J. Anim. Indus.* 18:91.
- VILLARES, J. B. y ABREU, J. DE. 1949. Contribuição para o estudo do período de gestação nas raças Gir, Indubrasil, Guzerá e Nelore. *Bol. Indus. Anim.* 10:30.
- WAGNON, K. A. y ROLLINS, W. C. 1959. Heritability estimates of post weaning growth to long yearling age of range beef heifers. *J. Anim. Indus.* 18:918.
- WARNICK, A. C. 1955. Factors associated with the interval from parturition to first estrus in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14:1003.
- WARWICK, B. L. y CARTWRIGHT, T. C. 1955. Heritability of rate of gain in young growing beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14:363.
- WHEAT, J. D. y RIGGS, J. K. 1958. Heritability and repeatability of gestation length in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 17:249.
- WILLEY, N. B., BUTLER, O. D., RIGGS, J. K., JONES, J. H., LYERLY, P. J., 1951. The influence of type qualities of Hereford steers. *J. Anim. Sci.* 10:195.
- _____, BUTLER, O. D., RIGGS, J. K., JONES, J. H. y LYERLY, P. J. 1957. The influence of type on feedlot performance and killing qualities of Hereford steers. *J. Anim. Sci.* 10:195.
- WILSON, G. D., BATTERMAN, W. E., SORENSON, D. K., KOWALEZYK, T. y BRAY, R. W. 1955. A biopsy technique and its use in studying changes in muscle during fattening. *J. Anim. Sci.* 14:308.
- WILTBANK, J. N., COOK, A. C., DAVIS, R. E. y WARWICK, E. J. 1957. The effect of different combinations of energy and protein in the occurrence of estrus, length of the estrous period and time of ovulation in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 16:1100. (Abstract).
- _____, WARWICK, E. J., VERNON, E. H. y PRIODE, B. M. 1961. Factors affecting net calf crop in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 20:409.
- _____, ROWDEN, W. W., INGALLS, J. E., GREGORY, K. E. y KOCH, R. M. 1962. Effect of energy level on reproductive phenomena of mature Hereford cows. *J. Anim. Sci.* 21:219.
- WOODWARD, R. R. y CLARK, R. T. 1959. A study of still births in a herd of range cattle. *J. Anim. Sci.* 18:85.
- YAO, T. S. y HINER, R. L. 1953. Variability and heritability of tenderness and its relationship to other beef characters. *J. Anim. Sci.* 12:904.
- _____, DAWSON, W. M. y COOK, A. C. 1953. Relationships between meat production characters and body measurements in beef and milking Shorthorn steers. *J. Anim. Sci.* 12:775.
- YEATES, N. T. M. 1955. Photoperiodicity in cattle. I. Seasonal changes in coat character and their importance in heat regulation. *Aust. J. Agric. Res.* 6:891.
- ZIMMERMAN, J. E., POPE, L. S., STEPHENS, D. y WALLER, G. 1957. Effect of feeding different levels of winter supplement and age of first calving on the performance of range beef cows and replacement heifers. *Oklahoma Agric. Exp. Sta. Misc. Pub. No. M. P.* 48:42.



Reproducción y genética de bovinos lecheros

Actualmente la cría de ganado lechero es una actividad muy especializada. De los animales domésticos, después de las aves, es en la vaca lechera donde ha habido más impacto de la técnica sobre la producción.

Los adelantos que mayor influencia han tenido sobre las prácticas han sido tanto de nutrición, como de fisiología, genética e higiene. El mayor costo de la vaca individual ha hecho muy importante su reproducción y su fertilidad, así como su duración de vida productiva. En mejoramiento genético el arma moderna más notable es la de la inseminación artificial, que ha permitido usar técnicas de grandes poblaciones de una magnitud insospechada hasta hace pocos años. Los principios generales tanto fisiológicos como genéticos aplicables a la cría del bovino de leche han sido ya analizados en las primeras dos partes del libro. Aquí se han reunido algunos ejemplos pertinentes al bovino lechero en particular, que pueden servir de normas para que el criador o el técnico puedan evaluar la eficiencia reproductiva o los programas genéticos de los hatos lecheros.

Problemas de fertilidad y producción.

La organización del hato

Las prácticas de cría y mejoramiento de bovinos lecheros están íntimamente ligadas a la organización del hato, la que a su vez depende de las finalidades económicas de la explotación.

El objetivo primordial de la cría debe de ser la obtención de un becerro y de una lactancia completa por año por vaca. Este sería el ideal con todos los tipos de especialización de producción de leche. En el extremo de menor especialización se encuentran los hatos en que se ordeña con ternero y durante una época limitada del año. Después viene la producción durante todo el año, el sacrificio de los becerros machos a corta edad y la cría artificial de las hembras. El nivel y la estabilidad de los precios de la leche con respecto a los costos de producción deciden en muchos casos el grado de especialización a que se debe llegar. Por lo general, a mayor estabilidad y precio más alto, mayor es el grado de especialización. Sin

embargo, hay situaciones peculiares en que se recurre a una menor especialización para lograr una mayor eficiencia o diversidad de ingresos. Así por ejemplo, en Nueva Zelanda, donde la producción de leche se destina principalmente a industrias de exportación, es mucho más eficiente producir leche cuando las condiciones son más favorables. Por lo tanto se procura que todas las crías nazcan en una sola época, y cuando las condiciones son desfavorables a la producción, se suspenden todas las lactancias. En Europa es muy común, debido al alto precio de la carne con relación al de la leche, se críen los machos en vez de sacrificarlos, teniendo una explotación un tanto mixta, en que se utiliza mano de obra especializada y buenas raciones para criar y cebar becerros a corta edad; éstas dependen de una agricultura bien desarrollada que permite cebar los machos excedentes e inclusive algunas hembras en poco tiempo. De ninguna manera se vuelve al ordeño con ternero, pero es común, sin embargo, que se vuelva a un sistema de nodrizas, pero no con una cría por vaca por lactancia, sino poniendo dos y hasta cuatro becerros con una vaca nodriza y cambiándolos por un número menor a la mitad de la lactancia. El resto de las vacas se ordeñan desde luego sin ternero, como vacas especializadas en lechería.

Los sistemas de manejo que afectan las prácticas de cría son tan diversos que es casi imposible dictar normas que se apliquen a cada situación. Sin embargo, hay un ideal aplicable a todas las explotaciones: que cada vaca produzca un becerro y una lactancia por año. Por lo tanto, los factores de fertilidad son aplicables a todas las situaciones. En la organización del hato, el ordeño con ternero y la presencia de toros sueltos con las vacas son objetables desde cualquier punto de vista. Se ha comprobado que el ordeño con ternero alarga el intervalo entre el parto y la aparición del celo, lo cual opera en contra de las probabilidades de obtener un becerro cada 365 días. La presencia de toros sueltos, resulta en el apareamiento de vacas en todos los celos que aparecen sin ninguna predicción de fechas de parto y con considerable reducción de la fertilidad, de-

bido a que el primer celo después del parto no solo es de menor fertilidad sino el que más tendencia tiene a diseminar enfermedades por causas venéreas. Sin embargo, en el criollo lechero venezolano se ha comprobado una excelente fertilidad cuando se mantienen toros sueltos con las vacas todo el año (Bodisco, Ríos, Morillo y Ocando, 1962). La importancia de cada uno de los factores analizados seguidamente debe de ser interpretada por cada productor de acuerdo con su situación.

Desde el punto de vista genético, la organización del hato empieza con la identificación individual de todos los animales, así como sus genealogías, la planificación de los apareamientos, la prueba de toros, el uso de toros comunales después de ser probados, y finalmente la planificación de la cría en grandes áreas geográficas mediante el uso de la inseminación artificial. En América Latina han ocurrido algunas dificultades de desarrollo cuando se ha intentado hacer mejoramiento lechero por medio de la inseminación artificial, sin que exista en la zona ninguna organización en cuanto a identificación individual y sin que se disponga de sistemas de probar toros. Desafortunadamente, han sido muy numerosos estos casos en casi todos los países latinoamericanos. Independientemente del problema de la higiene y de la economía, en lo relativo al mantenimiento de los toros, la inseminación artificial solamente es útil como medio de mejoramiento genético cuando se ponen en operación las pruebas de producción de progenies y de selección, que permiten obtener las verdaderas ventajas que ofrece la multiplicación de animales superiores. La organización del hato para estos fines genéticos será muy diferente en las distintas regiones, y aquí solo se podrá dar ejemplos concretos de cómo se efectúan las pruebas y cuáles son sus limitaciones y problemas en la aplicación práctica.

Ciclo estrial en la vaca lechera

Ya se ha hecho referencia a la pubertad o iniciación de los ciclos estriales en la vaca, en sus aspectos nutritivos. Existen diferencias

asociadas a la precocidad y al tamaño adulto de la raza.

La aparición del primer celo es fundamentalmente un fenómeno determinado por la aproximación del animal al tamaño adulto. Este tamaño se puede estimar por medio de pesos y de medidas (principalmente circunferencia del pecho). Por lo tanto, la aparición del primer celo varía con la raza. En EE. UU. se considera que con una alimentación moderada, el primer celo ocurre a las siguientes edades (en meses): Jersey 8, Guernseys 11, Holstein 11 y Ayrshires 13, (Eckles, 1915). Desde luego, hay grandes variaciones alrededor de estas medias, no solo debidas a nutrición, sino a la precocidad particular de la raza. En el ganado Zebú, la edad del primer celo es generalmente tardía. En la India (Amble et al., 1958) la edad de la primera cubrición de ganado Red Sindhi es a los 38 meses. Cuando se han efectuado cruzamientos entre una raza muy precoz (la Jersey) y una tardía como el Red Sindhi, los resultados son interesantes (McDowel et al., 1959), ya que demuestran que aún en condiciones de igualdad de oportunidades alimenticias, la sangre Red Sindhi tiene tendencias a dar menor madurez sexual, pero en la primera generación este efecto no es visible; por el contrario, en climas cálidos, se produce un adelanto en la precocidad, debido a la presencia del vigor híbrido (Cuadro No. 83). Stonaker (1953) estudió el ganado Red Sindhi en la India y encontró posibilidades de adelantar la época del primer parto, ya que el índice de herencia para esta característica fue de 0.39.

En el Brasil, datos de 39 vaquillas de varias razas Zebuinas muestran una media de edad al primer celo de 31.4 meses y un peso de 300 kgs. (Aroeira, 1958).

Se ha medido la longitud del ciclo estroal en gran número de vacas lecheras inscritas en servicios de inseminación artificial. La frecuencia más común (modal) es siempre de 21 días para vacas, si bien en novillas nulíparas el intervalo más frecuente entre un celo y otro es de 20 días (ver citas de Moeller y Van Demark, 1951). No debe olvidarse que la frecuencia de la duración de los ciclos estroales, presenta una distribución normal, y por lo tanto, ocurren duraciones muy diferentes a 20 ó 21 días. En un estudio (Asdell et al., 1949) aparecieron 16 por ciento de los ciclos con mayor o menor duración que en el lapso más común de 18 a 24 días. Poco se sabe sobre las causas de ciertas variaciones en el largo del ciclo estroal y aparentemente no hay diferencias entre razas, a pesar de que se trata de una característica con un índice de herencia alto, 0.61 (Dziuk et al., 1952). La estación en que nacen las vaquillas tiene influencia sobre la longitud del ciclo, según una investigación reciente (Mares et al., 1961b). Las vaquillas nacidas en primavera y verano tuvieron ciclos más largos (25 días) que las nacidas en invierno u otoño (22.2 y 20.9 días). Lo que es más sorprendente, la consanguinidad tuvo relación con el largo del ciclo, siendo mayor en grupos de vacas consanguíneas, con medias hasta de 25 días.

CUADRO No. 83

Edad del primer celo observado en vaquillas Jersey puras y con diferentes proporciones de sangre Red Sindhi, (de McDowell et al., 1959).

Lugar	PROPORCIONES DE SANGRE			
	Jersey	$\frac{1}{2}$ Jersey $\frac{1}{2}$ Sindhi	$\frac{3}{4}$ Jersey $\frac{1}{4}$ Sindhi	$\frac{1}{4}$ Jersey $\frac{3}{4}$ Sindhi
	días	días	días	días
Beltsville (templado)	404	418	397	444
Jeanerette (semitropical)	497	485	497	533

La ovulación ocurre alrededor de diez horas después de que ha terminado el celo. Una recopilación de trabajos sobre este punto (Salisbury y Van Demark, 1961) muestra una media de 12 horas, con variaciones desde 2.2 hasta 22 horas. La ovulación ocurre entre 25 y 30 horas después de la iniciación del celo. Los factores que afectan el tiempo de ovulación fueron analizados en la página 59.

El tiempo de ovulación está relacionado con la hora más apropiada para el servicio o la inseminación artificial. Puesto que en el

bovino la ovulación ocurre después de terminado el celo, el servicio natural debe darse casi al final del celo. En la inseminación artificial se han realizado algunos estudios sobre fertilidad cuando se insemina el mismo día o al día siguiente de observado el celo. Una investigación de Nalbandov y Casida (1942) indica que la terminación del celo (qué determina el tiempo de ovulación) no ocurre al azar en las 24 horas del día y que una gran mayoría (57 de 68 casos) de los celos terminan entre 4:00 p.m. y 4:00 a.m. Algunos resultados experimen-

CUADRO No. 84

Factores de corrección usados en EE. UU., para convertir lactancias iniciadas en diferentes edades a un equivalente adulto. (Según Kendrick, 1953).

Holsteins			Jersey, Guernsey, Ayrshire		
Año	Meses	Factor	Año	Meses	Factor
1	6	1.52	1	6	1.34
1	8	1.47	1	8	1.32
1	10	1.42	1	10	1.29
2	0	1.38	2	0	1.26
2	2	1.34	2	2	1.24
2	4	1.31	2	4	1.22
2	6	1.28	2	6	1.20
2	8	1.25	2	8	1.18
2	10	1.23	2	10	1.16
3	0	1.20	3	0	1.14
3	2	1.18	3	3	1.12
3	4	1.16	3	6	1.10
3	6	1.13	4	0-2	1.06
3	8	1.11	4	6-8	1.03
3	9-10	1.10	4	9-11	1.02
4	0-2	1.07			
4	6-8	1.03			
5 a 7 años		1.00	5 a 7 años		1.00
8	0-5	1.02	8	0-11	1.02
9	0-5	1.06	9	0-11	1.04
10	0-5	1.10	10	0-5	1.05
11	0-2	1.14	11	0.5	1.09
12	0-2	1.20	12	0-11	1.13
13	0-2	1.26	13	0-11	1.15
14	0-5	1.31	14	0-11	1.17
15	0-5	1.35	15	0-11	1.19
16	0-11	1.38	16	0-11	1.20

tales indican que cuando el celo se observa por primera vez en la tarde se obtiene buena fertilidad (71 por ciento) inseminando en esa misma tarde; en cambio, si se insemina en la misma mañana en que se observa por primera vez el celo, la fertilidad es menor (63.5 por ciento) que cuando se espera a la tarde (65.9 por ciento) o aún al día siguiente (65.2 por ciento) Olds y Seath, 1954).

En algunas ocasiones se piensa que habría más seguridad de que el servicio sea fértil si se insemina dos o tres veces, durante y después de terminado el celo. Se hizo una investigación en este respecto, utilizando la tipificación de sangre para determinar en cuál servicio había quedado preñada la vaca (Aschbacher et al., 1956). El celo tuvo una duración media de 17 horas y el lapso entre la terminación del celo y la ovulación fue de 11.1 horas. Se lograron obtener becerros de inseminaciones efectuadas desde 34 horas antes de terminar el celo, hasta 14 horas después de terminado éste, pero la fertilidad fue menor en estos extremos. La fertilidad fue casi idéntica si se hacía al principio del celo, o 12 y 24 horas después de iniciado éste. Tres inseminaciones en un celo no aumentaron los porcentajes de concepción, en comparación con una sola inseminación. En otra investigación posterior (Wilcox y Pfau, 1958), se efectuaron inseminaciones hacia el final del celo y 12 a 20 horas después, con semen refrigerado y congelado. No se encontró ninguna diferencia en 1.028 inseminaciones con una sola o dos inseminaciones con semen refrigerado o congelado.

Edad de cubrir la vaquilla primeriza

Anteriormente se había examinado este punto (pág. 88), y se había llegado a la conclusión de que la preñez a temprana edad no presentaba ningún problema, siempre que la alimentación fuera adecuada para la continuación del proceso de crecimiento. En un estudio realizado en Suecia con inseminación artificial (Palsson, 1952) se encontró que no había diferencia en la fertilidad de vaquillas

cargadas en sus primeros celos o a mayor edad hasta llegar a los tres años. El porcentaje de vaquillas que no volvieron a primeros servicios, fue de 61 por ciento. Hubo muy pocas variaciones en grupos cuyas edades oscilaban entre 15 y 35 o más meses. Más bien, hay indicaciones de que la vaquilla que se deja sin preñar hasta los tres o más años, tiene más problemas posteriormente con quistes ováricos y trastornos reproductivos.

En la reproducción de la novilla joven es de primordial importancia que siga creciendo normalmente hasta llegar al parto. Si después de preñada es expuesta a períodos de hambre, pueden sobrevenir muchos partos difíciles. Esto se debe a que el feto tiene prioridad sobre los nutrimentos disponibles en la circulación, y crecería hasta tener un tamaño casi normal, pero la vaquilla con hambre detendría su crecimiento. En un estudio que se efectúa en Nueva York con Holsteins (Reid, et al., 1957), las vaquillas sometidas a un régimen de solo 65 por ciento de sus requisitos de energía, no tuvieron mayor dificultad para quedar preñadas que las mejor alimentadas pero el porcentaje de partos difíciles fue más numeroso. Por esta razón es importante pensar en el peso de las novillas como requisito indispensable para decidir si deben o no ser preñadas, y proporcionarles alimentación adecuada al llegar al parto y durante su primera lactancia. Bajo regímenes de alimentación liberal después del primer parto, la vaquilla que parió joven puede alcanzar perfectamente el peso de la que fue cargada tardíamente, al llegar al segundo parto.

La producción de vaquillas preñadas a temprana edad será menor durante su primera lactancia que la de vaquillas de mayor edad. Sin embargo, la producción de vida será mayor en la vaca que acumule mayor número de lactancias antes de ser eliminada. De tal manera, que si el objetivo del criador es producir mayor cantidad de leche en la primera lactancia, el parto retardado es recomendable, pero si el objetivo es la producción económica de todo el establecimiento, con el menor número de animales, entonces el parto temprano es el indicado.

La influencia de la edad sobre la producción es de tal importancia que nunca se deben comparar para fines de cría, lactancias de animales de diferente edad sin corregirlas a una edad uniforme. El Cuadro No. 84 presenta tablas de corrección para edad utilizadas en EE.UU. y el Cuadro No. 85 presenta factores de corrección de origen sueco para correcciones de primero y segundo partos.

que la de crías sencillas (Heeren, 1957). Dickinson (1961) encontró una reducción del periodo de gestación cuando ésta terminaba en los meses de abril, julio o agosto (primavera y verano de Escocia).

En el Cuadro No. 86 se presentan algunas estadísticas sobre el largo de la gestación en razas lecheras.

El problema de la mortalidad intrauterina en el ganado lechero ha sido motivo de se-

CUADRO No. 85

Corrección para igualar lactancias de vacas de primero y segundo partos paridas a diferentes edades, tomando como equivalente adulto la producción de la tercera a quinta lactancia (según Johansson y Hansson, 1940).

PRIMERA LACTANCIA			SEGUNDA LACTANCIA		
Años	Edad al parir meses	Factor multiplicativo de corrección	Años	Edad al parir meses	Factor multiplicativo de corrección
2	3	1.190	3	0-2	1.190
	4	1.168		3-5	1.135
	5	1.151		6-8	1.123
	6	1.135		9-11	1.107
	7	1.123	4	0-2	1.096
	8	1.111		3-5	1.081
	9	1.100		6-8	1.070
	10	1.092	5	9-11	1.060
	11	1.085		0.2	1.046
	3 años o más		1.074	3-5	1.036

La gestación, pérdidas embrionarias

El largo de la gestación es esencialmente una característica del feto, y las variaciones de esta longitud en el ganado lechero, son hereditarias (De Fries et al., 1959). En este estudio que abarca 2.063 gestaciones en las razas Jersey, Guernsey, Holstein, Pardo Suizo y Ayrshire se encontró un índice de herencia de 0.42 y 0.47. En promedio los machos de todas las razas tuvieron una gestación de 1.5 días más que las hembras.

En otra investigación en que se trataba de precisar algunas causas de variaciones en el largo de la gestación, se encontró que ni la consanguinidad ni la presencia de la enfermedad de Bang tenía influencia alguna (Jafar, et al., 1950). La gestación de gemelos es generalmente más corta (3.5 días menos)

rias preocupaciones. Se había observado que existían muchos casos de vacas de baja fertilidad que no presentaban ningún síntoma clínico o anatómico (Tanabe y Casida, 1949). Estos investigadores reunieron 104 de estas vacas las que fueron inseminadas y sacrificadas posteriormente. Se contaron los embriones fértiles recuperables a los 3 y a los 34 días después de la inseminación. Entre las vacas con aparato genital normal, sacrificadas a los tres días, había un porcentaje de 66.1 embríos vivos. En cambio en el grupo sacrificado a los 34 días el porcentaje era de solo 23.1 por ciento. Esto indicaba que estaba ocurriendo una pérdida embrionaria de 65 por ciento en este tipo de vacas. Un trabajo similar efectuado con vaquillas arrojó una pérdida del 54.1 por ciento en el primer mes de gestación (Ta-

CUADRO No. 86

Longitud de gestación en razas de bovinos lecheros.

No. obs.	Raza	Longitud media	Machos	Hembras	Autor
285	Ayrshire	277.7 ± 4.21			de Fries et al, 1959
339	Jersey	279.5 ± 5.34			" " " " "
1,054	Holstein	279.6 ± 4.98			" " " " "
215	Guernsey	284.7 ± 4.46			" " " " "
170	Pardo Suiza	291.5 ± 6.06			" " " " "
	Pardo Suiza	285.8	285.9	285.6	Carmo, 1960 (en Brasil)
1,050	Shorthorn lech.	284.9	285.6	284.1	McTackett (1956) (Shorthorn Illwara de Australia)
384	Holsteins	278.2 ± 4.8			Jafar et al, 1950
	Red Poll	285			Citado por Asdell, 1946.
	Red Sindhi	283			" " " "
	Rojo y blanco (sueco)	283.7			" " " "
	Angler	282.2			" " " "

nabe y Almquist, 1953). Otras investigaciones posteriores han confirmado, sin lugar a duda, el hecho de que en el ganado lechero una alta proporción de vacas que vuelven en celo después de ser inseminadas han sufrido una pérdida del embrión al iniciarse la gestación. Se ha evaluado este fenómeno en un hato comercial que por muchos años llevó buenos apuntes de cría (Erb y Holtz, 1958); se hizo el cálculo de pérdidas sin necesidad de sacrificar las vacas, mediante una ingeniosa técnica que medía la desproporción entre fechas de retorno en celo de vacas que habían sido inseminadas o cubiertas y las que no lo habían sido. Se suponía que al haber existido un inicio de gestación, el próximo celo ocurriría en fechas posteriores al retorno normal hasta los 25 días. El total de fertilizaciones estudiadas fue de 9.302. Las pérdidas embrionarias totales se calcularon en un 20.6 por ciento. El mayor porcentaje de estas pérdidas ocurrió al principio de la gestación (15 por ciento en los primeros 70 días). Después de 125 días de no haber mostrado ninguna recurrencia de celo solo ocurrió un 0.4 por ciento de pérdidas. Este porcentaje de vacas que se espera-

ba que estuvieran preñadas, pero que no tuvieron crías parece excesivamente elevado. Sin embargo, proviene de un hato Holstein muy bien manejado y con excelente alimentación. No hacen falta mayores datos para convencerse que este tipo de pérdidas es muy importante en la cría lechera.

Uno de los primeros pasos intentados para mejorar esta situación ha sido el de averiguar si los toros están contribuyendo a estas pérdidas, o, hasta qué punto las diferencias en fertilidad de ellos son atribuibles a que produzcan embriones no viables.

La evidencia de que se dispone indica que seleccionando exclusivamente vacas normales en anatomía y fisiología e inseminándolas con toros de fertilidad conocida, alta o baja, los segundos contribuyeron en mayor grado a ocasionar pérdidas embrionarias. En un trabajo de Bearden et al., (1956), la fertilización inicial se calculó en 96.6 por ciento y 76.9 por ciento para vaquillas inseminadas con toros que tenían alto (75 por ciento) y bajo (58 por ciento) porcentaje de servicios fértiles. De los mismos grupos, vaquillas sacrificadas a los 33 días de inseminadas se recuperaron solamente 86.1

por ciento y 57.7 por ciento de embriones vivos. Es decir, las pérdidas eran prácticamente el doble en el grupo inseminado con toros de baja fertilidad. Todo esto indica que una buena parte de los problemas de baja fertilidad se deben no a deficiencias del poder de fertilización del espermatozoide o a defectos de capacidad del óvulo para ser fertilizado, sino a problemas subsecuentes de la segmentación y capacidad de implantación. En realidad, en hatos normales con una parición de 75 por ciento, es muy posible que las vacas hayan tenido un 100 por ciento de fertilidad, si se cuenta como fértil la fertilización de óvulos.

Como el toro no es responsable de todas las pérdidas embrionarias, se han investigado otras causas. Una serie de experimentos han demostrado que la pérdida de fertilidad acarreada por la consanguinidad en ganado lechero, es en parte responsable de los aumentos en pérdidas de viabilidad embrionaria (Mares, et al., 1961a). La mayor pérdida es consecuencia de consanguinidad tanto del embrión, como de la madre, como se puede ver en el Cuadro No. 87.

Las pérdidas embrionarias se presentan ocasionalmente en forma de expulsión de fetos momificados. Para que esto ocurra se necesita que la gestación haya avanzado más de cien días, por lo que en realidad estas

observaciones son sobre pérdidas fetales. En una investigación efectuada sobre aparición de fetos momificados en 7.387 partos se encontraron 32 fetos momificados (Erb y Morrison, 1957), lo que representa un 0.43 por ciento de los partos, los cuales aparecieron entre 131 y 342 días después del servicio. El índice de herencia basado en parentesco entre vacas que produjeron fetos momificados, fue de 16 por ciento.

En un estudio con ganado lechero los porcentajes de abortos al término de la gestación, fueron estimados en 6.35 por ciento en un hato compuesto de varias razas (Davis, 1950b). En una revisión de literatura sobre este tema (Dickinson y Touchberry, 1961) los porcentajes de partos (de término) de fetos muertos fue de 8 a 18 por ciento.

Intervalo entre parto y primer celo o servicio

En la situación ideal de reproducción del hato lechero, el intervalo entre partos debe de ser de 365 días. Sin embargo, pueden existir situaciones especiales en que sean aconsejables lactancias de 365 días. Entonces el intervalo debe ser necesariamente mayor, para permitir un mínimo de 60 días de descanso antes de la siguiente lactancia. Con

CUADRO No. 87

Pérdidas embrionarias en novillas primerizas y en vacas (consanguíneas y no consanguíneas) cuando el embrión resultante era o no producto de endocria (según Mares et al., 1961a). Los coeficientes de consanguinidad eran de alrededor de 20 por ciento.

	% Vaquillas aparentemente preñadas en primeros servicios	% Vacas aparentemente preñadas en primeros servicios	% Vaquillas que perdieron la gestación antes de 152 días	% Vacas que perdieron la gestación antes de 152 días
Embrión y vaca no consanguíneos	69.3	67.1	0.7	6.2
Vaca consanguínea únicamente	70.8	61.1	1.3	26.5
Embrión consanguíneo únicamente		53.4	2.1	5.1
Vaca y embrión consanguíneos	50.7	39.6	1.3	19.4

frecuencia, los productores de leche desean saber si es conveniente cargar sus vacas en el segundo o tercer celo después del parto. Este sistema es completamente incapaz de regular los intervalos entre partos ya que la fecha en que aparece el primer celo después del parto es completamente variable como puede verse en la pequeña muestra de casos citados en el Cuadro No. 88.

parto, el 87 por ciento había tenido una involución completa y a los 90 días el porcentaje era de 96 por ciento. Esto quiere decir que las posibilidades de buen éxito de un servicio son mucho mayores 75 días después del parto que antes. Probada esta teoría en forma experimental, se demuestra que en inseminación artificial la fertilidad por servicio es mucho menor cuando se efectúa an-

CUADRO No. 88

Algunos intervalos entre parto y primer celo en diferentes razas.

Raza	Intervalo medio en días	Autor
Jersey	40.2 \pm 22	Fallon, 1958 (en Australia)
Varias	32.1 \pm 18	Olds y Seath, 1953 (EE. UU.)
Varias	57. \pm 28	Herman y Edmonson, 1950 (EE. UU.)
Jersey	34.7 \pm 30	(Turrialba, inédito)
Criollo lechero	55.1 \pm 38	(Turrialba, inédito)
Holstein, Guernsey y sus cruza	36 a 48	Verley y Touchberry, 1961

La magnitud de este intervalo no está relacionada con el nivel de producción sino en un grado mínimo, y no es siquiera constante para la misma vaca en diferentes partos. Según Olds y Seath (1953) el índice de constancia es de 0.29. Esta constancia es aparentemente idéntica a la influencia de origen hereditario, ya que el índice de herencia según esos mismos autores es de 0.27 para un solo parto y de 0.32 cuando se toman en cuenta varios partos.

Es importante notar que si bien hay gran variación del intervalo en que puede aparecer el primer celo después del parto, muchos de esos celos ocurren cuando el útero aún no ha sufrido una involución completa, y no está apto para recibir un nuevo feto. En una investigación sobre este respecto (Buch, et al., 1955) se encontró que en vacas en que ocurría el primer celo antes de 45 días después del parto, solo un 50 por ciento de ellas habían tenido una involución completa del útero. En cambio a los 75 días después del

tes de ese lapso. En una investigación hecha en Nueva York (Hofstad, 1941), cuando el servicio se hizo antes de 50 días después del parto, se requirieron más de dos servicios para obtener preñez. Entre 50 y 150 días después del parto, hubo mejoría en el número de servicios requeridos, pues estos oscilaron siempre alrededor de 1.5. Por esto se concluye que una demora excesiva para el servicio después del parto, no acarrea un mayor aumento de fertilidad. El Cuadro No. 89 resume otra investigación que demuestra el mismo principio.

El intervalo entre los partos está determinado por el lapso que se deje pasar entre un parto y el servicio. Si se espera un mínimo de 70 días para dar el primer servicio y se tienen 20 días de margen para que las vacas entren en celo, más una gestación media de 280 días, el nuevo parto ocurrirá entre los 350 y 370 días. En estas condiciones el mantenimiento de intervalos entre partos de 365 días en la vaca lechera, se prolonga cuando

CUADRO No. 89

Porcentaje de concepciones derivadas de servicios a distintos lapsos de tiempo después del parto. (De Trimberger, 1954).

Intervalo días	Número de servicios requeridos	Porcentaje de preñeces obtenidas del primero al quinto o más servicios					más de 5
		1	2	3	4	5	
50 ó menos	2.52	30.8	30.8	11.5		7.7	7.7
51 - 60	1.65	66.7	12.5	8.3	4.2	—	4.2
61 - 90	1.55	70.0	10.0	4.0	6.0	4.0	—
90 ó más	1.54	76.0	6.0	4.0	6.0	—	4.0

Todas las vacas consideradas en este estudio estaban libres de enfermedades venéreas.

se requiere más de un servicio para la preñez. De los informes que existen, tanto de estaciones experimentales como de hatos particulares, los intervalos oscilan entre 370 y 390 días en hatos de excelente fertilidad, de 390 a 420 en hatos de mediana fertilidad, y de 420 hasta 500 o más en hatos de mediocre fertilidad.

En el bovino lechero europeo inadaptado al trópico generalmente hay una prolongación de los intervalos entre los partos, que lo vuelve menos productivo, aunque sus lactancias individuales sean mayores que las de otros ganados más adaptados. En Maracay (Venezuela), (Ríos y Bodisco, 1962) el intervalo entre partos en ganado Pardo Suizo fue de 465 + 37 días, cuando el intervalo del Criollo Lechero era de 415 + 38 días.

La evidencia de que esta diferencia en eficiencia reproductiva está asociada con el clima, se demuestra por otras observaciones hechas en los mismos animales (Bodisco y Mazzari, 1962), las cuales prueban que hay diferencia significativa entre períodos de servicio para ganado Pardo Suizo, pero no para Criollo (lapso entre el parto y la iniciación de una preñez), según la estación del año en que ocurre el servicio. Los mayores lapsos corresponden a los meses más secos y calurosos, según datos que aparecen en el Cuadro No. 90.

Estos mismos autores observaron que el número de servicios por preñez fue de 1.68 en las vacas Criollas y 2.88 en las Pardo Suizas. El porcentaje de primeros servicios efectivos fue de 60.4 por ciento en Criollas y 44.3 por ciento en Pardo Suizas.

CUADRO No. 90

Períodos de servicio para ganado Criollo Lechero Tropical y Pardo Suizo en clima tropical de Maracay, Venezuela (según Bodisco y Mazzari, 1962).

Bimestre	No.	Vacas Criollas		No.	Vacas Pardo Suizas	
		Período de servicio Días	D. S.		Período de servicio Días	D. S.
Enero-febrero	85	126.9	6.42	22	159.5	29.02
Marzo-abril	71	133.4	7.01	15	178.3	25.75
Mayo-junio	77	141.7	8.64	15	179.6	23.12
Julio-agosto	96	120.6	5.36	11	194.4	33.1
Sept.-octubre	82	122.9	6.12	17	162.1	25.29
Nov.-diciembre	90	127.5	6.4	49	158.7	15.5
Promedio	501	128.4	3.00	129	167.05	9.59

El intervalo entre partos tiene también relación con el período de descanso que se da a la vaca entre la terminación de una lactancia y la subsecuente. Con el plan de dar servicio a partir de los 60 días después del parto, se espera una lactancia de 10 meses o 305 días y un descanso de 60 días antes de un nuevo parto. Los descansos de menos de 55 días se traducen en una menor producción en el parto subsecuente. Sin embargo los descansos excesivos dan un beneficio muy relativo. Según una investigación

(Klein y Woodward, 1943) por cada día de descanso mayor entre los 25 y los 35 días, se ganaba un 0.41 por ciento de producción total en la lactancia siguiente. Entre los 35 y 45 días se ganaba un 0.24 por ciento por día y 0.11 por ciento entre los 45 y 55 días. De ahí en adelante los aumentos eran de cero, y aún contraproducentes cuando el descanso llegaba a 75 u 85 días.

La presencia de diferentes intervalos entre partos presenta el problema de correcciones para las lactancias efectuadas después

CUADRO No. 91

Factores de corrección para diferentes intervalos entre partos anteriores y subsecuentes a la lactancia bajo consideración. Factores multiplicativos (de Johansson y Hansson, 1940).

Intervalo entre el parto anterior y el parto de la lactancia en estudio. Días	FACTORES DE CORRECCION	
	Para segunda lactancia	Para tercera lactancia y posteriores
300 - 319	1,070	1,039
320 - 339	1,056	1,026
340 - 359	1,029	1,016
360 - 379	1,016	1,006
380 - 399	1,003	0,994
400 - 419	0,994	0,985
420 - 439	0,983	0,976
440 - 459	0,970	0,964
460 - 479	0,958	0,955
480 - 499	0,947	0,947

Factores de corrección para lapso entre el parto de la lactancia bajo estudio y el subsecuente

Intervalo	Primer parto	Segundo parto	Tercer parto y posteriores
300 - 319	1,077	1,089	1,074
320 - 329	1,067	1,077	1,067
330 - 339	1,049	1,052	1,049
340 - 349	1,036	1,032	1,036
350 - 359	1,022	1,016	1,026
360 - 369	1,009	1,000	1,013
370 - 379	0,997	0,988	1,003
380 - 389	0,988	0,976	0,994
390 - 399	0,979	0,967	0,985
400 - 409	0,970	0,961	0,976
410 - 419	0,964	0,955	0,967
420 - 439	0,958	0,950	0,955
440	0,950	0,944	0,941

de períodos cortos o largos entre partos, o bien el del lapso entre el parto de la lactancia bajo estudio y el parto subsecuente. Una medida sencilla es la de solo considerar en las comparaciones las lactancias que son seguidas de un parto normal, entre 50 y 80 días después de su terminación. Sin embargo, esto no toma en cuenta el intervalo entre el parto anterior y el de la lactancia bajo consideración. Para estos fines Johansson y Hansson (1940) han propuesto factores de corrección para lactancias ocurridas después de intervalos variables y otro juego de factores de corrección para el lapso entre la lactancia estudiada y el parto subsecuente. Estas correcciones se presentan en el Cuadro No. 91.

Número de servicios por preñez

Una manera sencilla de medir el estado reproductivo de un hato es a través del número de servicios requeridos para obtener una gestación. Esta medida desde luego está asociada al intervalo entre partos, ya que mientras más servicios se requieren, más tiempo transcurre después del parto y el servicio efectivo. En una investigación reciente se encontró que en un hato con un intervalo entre partos de 406 días, se habían requerido 1.80 servicios para obtener preñez (Legates, 1954). Cuando el número de servicios requeridos es menor de 1.5 se considera que el hato tiene una magnífica fertilidad. Sin embargo, son escasos los informes sobre hatos con menos de 1.25 servicios por preñez, aún en hatos en que no existan enfermedades venéreas, y este número es casi el límite máximo de fertilidad alcanzado en la práctica. En general, cuando se pasa de 2.5 servicios por preñez se puede sospechar la presencia de infecciones específicas, o situaciones de inadaptabilidad al medio.

Experimentalmente se ha confirmado esto en el caso de varias enfermedades como Aborto Contagioso, Trichomoniasis y Vibriosis. Aún en los casos en que el semen o servicio es el portador de la infección (como ocurre en Vibriosis o Trichomoniasis) el efecto inmediato es el de aumentar el nú-

mero de servicios requeridos. Así lo probaron McEntee et. al., (1954) cuando el semen de toros infectados o semen de toros sanos con cultivo de *Vibrio foetus* agregado, dieron 5.6 servicios necesarios por preñez. En cambio con el semen de toros sanos o con semen tratado con antibióticos, solo fueron necesarios 1.26 servicios por concepción. En Australia, McTackett, (1956) encontró en hatos infectados con Trichomonas, una media de servicios por concepción de 2.1, pero en ciertos toros se elevaba hasta 4.2.

Es considerable el número de factores que pueden contribuir a elevar la cantidad de servicios requeridos por concepción, además de las enfermedades. Es obvio sin embargo, que el primer factor que hay que aislar y erradicar es el de enfermedades venéreas, para poder estudiar las otras influencias. Una investigación reciente indica que el número de servicios se puede elevar por el solo hecho de cambiar las vacas de ambiente (Williams, 1960), y que todo hato recién establecido tiene una fertilidad menor en el año inmediato a la compra de los animales que en años subsecuentes.

El problema, ya descrito en página 324 de que el servicio dado a las vacas lecheras a muy poco intervalo después del parto se traduce en baja fertilidad, se ve reflejado también en el número de servicios que se requieren para obtener una gestación, según el lapso de descanso que se de después del parto VanDemark y Salisbury (1950). En 1.676 gestaciones, obtuvieron una media de 1.97 servicios por cada una, pero el número fue de 2.86 cuando se hizo el servicio a menos de 20 días después del parto, y sólo 35 por ciento de esos servicios resultaron en concepción. De 21 a 40 días y de 41 a 60 después del parto, se necesitaron 2.44 y 2.27 servicios por preñez. El número bajó al nivel de la media, 1.97 entre los 61 y 80 días, y el número menor de servicios requeridos, 1.73, ocurrió alrededor de los 100 días. Con mayores intervalos hubo de nuevo un descenso de fertilidad gradual, de modo que cuando se inició el servicio a más de 200 días después del parto, se requirieron 2.16 servicios por preñez.

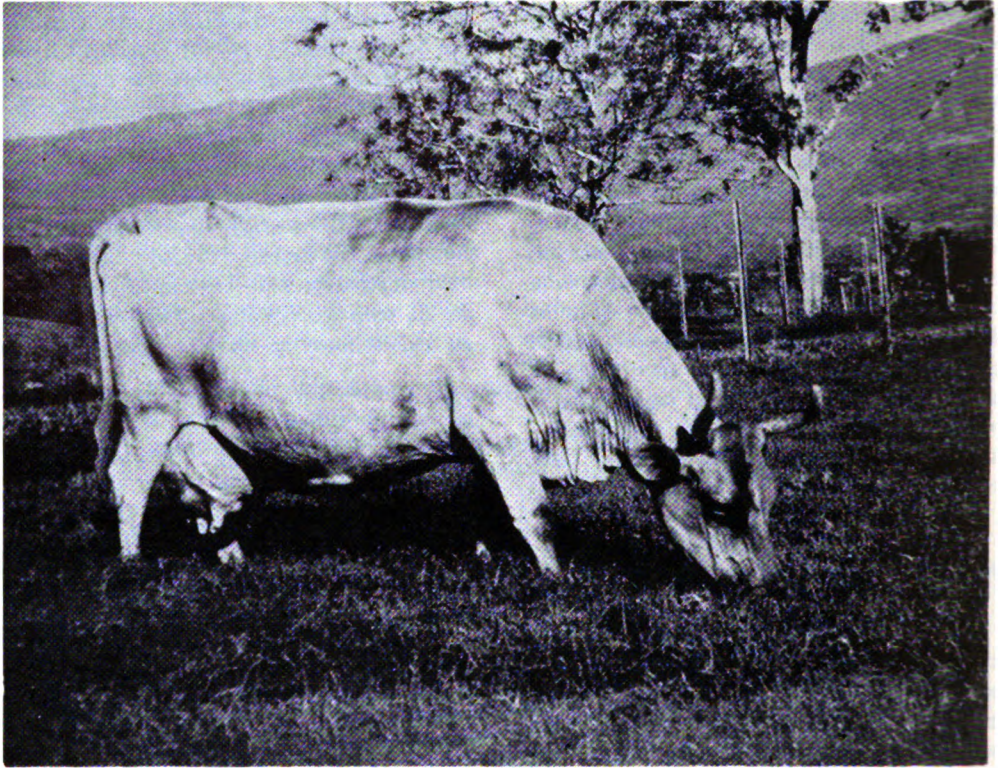


Fig. 39. Vaca criolla lechera tropical originaria del hato del Sr. Joaquín Reyna, Rivas, Nicaragua. Esta nueva raza ha sido objeto de estudio y selección en el Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, en Turrialba, Costa Rica, en trabajos dirigidos por el autor. Produjo varias lactancias de más de 3.000 kgs. y fue madre de dos toros usados en el hato del Instituto.

Con base en los apuntes de 30 años de un gran centro de cría de Holstein Americano, Morrison y Erb (1957) hicieron un estudio exhaustivo sobre los factores de fertilidad. En su revisión de literatura que comprendía 22 trabajos sobre el número de servicios por preñez, solo encontraron uno en que esta constante era de 1.5; los demás oscilaron entre 1.51 y 2.57. En su propia investigación el número de servicios por concepción fue de 2.42 en vaquillas primerizas y 2.01 en vacas adultas. Estos promedios fueron obtenidos en partos que terminaron sin ningún problema de aborto, retención de placenta y cualquier otro trastorno reproductivo. En los partos en que ocurrieron problemas, los números de servicios por preñez habían sido de 2.99 en vaquillas primerizas y 2.80 en vacas adultas.

Estos datos hacen resaltar la gran fertilidad del ganado criollo lechero del trópico americano. En Turrialba, con ganado de origen nicaragüense y hondureño se obtuvo una media de 1.4 servicios por concepción (de Alba y Carrera, 1958) y en Maracay, con ganado de Río Limón, Venezuela, se obtuvieron medias de 1.68, mientras que el ganado Pardo Suizo en las mismas condiciones demostró su falta de adaptación al trópico con una reducción de fertilidad que se elevó a 2.88 el número de servicios por concepción (Bodisco y Mazzari, 1962).

El retorno al celo después del servicio

En general, para fines de ciertos estudios prácticos, toda vaca que no retorna al celo

después del servicio se considera como preñada. Sin embargo, es conveniente darse cuenta de los errores implícitos en esta suposición. En primer lugar, en servicios de inseminación las vacas para las que no se solicita un nuevo servicio pueden haber sido vendidas o haber muerto o haber entrado en un período de anestro. Por otra parte, puede ocurrir lo contrario, o sea que una vaca que retorna en celo después del servicio, en realidad esté preñada. La ocurrencia de este fenómeno es muy importante para la inseminación artificial.

La aparición de síntomas de celo en vacas preñadas se ha estimado que varía entre 2.07 y 7.75 por ciento en ganado Jersey (Rahlmann y Mead, 1958). Estos celos aparecieron entre 11 y 213 días después de haberse iniciado la gestación y la media fue de 63 días. La frecuencia fue mayor en vaquillas de primer parto. En otra investigación (Erb y Morrison, 1958) se observaron 378 celos en 6.751 vacas preñadas que se comprobó que habían tenido una cría normal posteriormente. Esto da un porcentaje de 5.6. El promedio de lapsos entre servicio y la aparición de estos celos, fue de 43 días y la mayor frecuencia modal fue entre 21 y 25 días, es decir, en el intervalo normal en que hubieran vuelto en celo si no hubieran sido servidas ni estuvieran preñadas. Este fenómeno, que en final de cuentas solo contribuye a producir error en los cálculos de servicios no fértiles, es de suficiente magnitud para que se tome en cuenta en la técnica de inseminación artificial por medio de fijación rectal y depósito del semen con varilla en el útero. Se ha comprobado que la penetración de esta varilla hasta el cuerpo o uno de los cuernos del útero causa aborto en vacas que ya están en gestación. Por estas razones actualmente se recomienda que la inseminación artificial en la vaca por el método de fijación rectal se haga a mitad del cuello de la matriz. Con esta técnica también se reducen las probabilidades de infección ocasionadas por la inseminación y se obtienen mayores ventajas en fertilidad en comparación con el método de espéculo. En una recopilación de datos a este respecto Salisbury y VanDemark (1961) comprobaron

que en un total de 26.787 inseminaciones hechas en EE. UU. e Inglaterra, se obtuvo un 64 por ciento de preñeces aparentes (por no retorno a servicio en 60 a 90 días) cuando el semen era depositado en el cuello de la matriz, por 64.5 y 64.6 por ciento cuando era depositado en el cuerpo o cuernos del órgano. En una investigación en Suecia (Adler, 1960) se encontró que no había diferencia significativa entre concepción después de depositar el semen en el cuello o en el útero, pero los antibióticos daban un mejor efecto con la inseminación en el cuello.

El problema de aparición de celos a intervalos irregulares después de la inseminación, presenta el dilema de decidir si deben o no inseminarse dichas vacas en el segundo celo, cuando éste se presenta a intervalos muy diferentes de los normales de 21 días. Una investigación (Moeller y VanDemark, 1951) indica que la fertilidad fue menor en inseminaciones hechas antes de 17 días después de la primera inseminación, pero en fechas posteriores la fertilidad era esencialmente igual en cualquier intervalo hasta de 72 días.

Incidencia de partos múltiples en el ganado lechero

La aparición de gemelos en el ganado lechero no es en realidad un factor importante para elevar la fertilidad del hato, ya que su ocurrencia es relativamente rara. Sin embargo, es útil tener idea de la frecuencia en que se pueden esperar partos dobles o triples, debido a la gran importancia que tienen los gemelos idénticos en las investigaciones tanto genéticas como nutritivas o de manejo.

En un análisis de 2.362 partos que incluía razas Guernsey, Jersey, Ayrshire y Holstein (Davis, 1950a) se observaron 2.79 por ciento de nacimientos de gemelos, pero la distribución no fue uniforme entre las razas. Tomando en cuenta diferentes informes, Meadows y Lush (1957), concluyeron que la incidencia era mayor en Pardo Suizo, con 8.85 por ciento, seguido por Holstein, con 2.81 por ciento, por Ayrshires, Guernsey y Jersey, con porcentajes respectivos de 2.81 por ciento, 1.95 por ciento y 1.31 por

ciento. En 10.885 partos de los hatos Holstein estudiados por ellos, hubo un 2.9 por ciento de gemelos. De 317 pares de gemelos, 91 fueron machos, 75 hembras y 151 de macho y hembra. El mayor número de gemelos de un sexo, con relación a los de dos es indicación de la incidencia de gemelos idénticos y se calculó en 9 por ciento de los gemelos del mismo sexo. Tanto en esta investigación como en otra efectuada en Alemania (Heeren, 1957) se encontró que las madres de gemelos producían una pequeña, pero significativa, mayor cantidad de leche que las que nunca produjeron gemelos, a pesar de que la lactancia después de un parto de gemelos era menor que las anteriores de la misma vaca. Se encontró que la gestación de gemelos era de 3.59 días menor que la de partos sencillos.

En otros trabajos realizados con los apuntes de cría de un hato comercial famoso de Holsteins en EE. UU. (Erb et al., 1960) en 7.387 partos, ocurrieron 311 gemelos, y dos juegos de triples. La incidencia de gemelos idénticos fue de 0.3 por ciento del total de partos o 7.4 por ciento de los gemelos. Las vacas de más edad produjeron mayor número de gemelos. Una mayor incidencia de quistes ováricos y placentas retenidas fue asociada con los partos múltiples, así como la aparición de ciclos estruales muy cortos. El índice de herencia de la tendencia a producir gemelos, basado en 1.416 pares de madres e hijas, dio un 10.8 por ciento. El intervalo entre un parto con gemelos y el subsecuente, fue mayor en dos a tres semanas que el intervalo medio del hato. Una excepción de esta peculiaridad fue que la eficiencia reproductiva de vacas que produjeron gemelos no fue inferior a las de las que nunca los tuvieron.

Duración de la vida productiva en la vaca de lechería

Los problemas relacionados con la reposición de vientres en el hato lechero están asociados con la fertilidad y también con la longevidad y los porcentajes de animales nacidos que llegan a la edad reproductiva.

I. Pérdidas de terneros después del nacimiento. Las pérdidas de terneros que se pueden esperar en la lechería después del nacimiento son importantes para poder calcular las probabilidades de selección. Weaver et al., (1949) han presentado algunos de estos datos, recogidos de EE. UU. De 1.467 nacimientos, hubo 5.5 por ciento de becerros muertos, incluyendo abortos visibles cercanos al término de la gestación. Un 1.1 por ciento murió inmediatamente después de nacer y un 7.1 por ciento murió después, desde el primer día hasta los diez meses de edad. El total de pérdidas hasta los diez meses fue de 13.7 por ciento. De 1.371 nacidos vivos las pérdidas que se produjeron alcanzaron los siguientes porcentajes a las edades que se indican:

Primera semana	30.2%
Segunda a cuarta semanas	14.4%
Segundo mes	25.0%
Tercer mes	11.5%
Cuarto mes	5.8%
Quinto mes	3.8%
Sexto mes	5.8%
Sexto a décimo meses	3.8%

En otra investigación (Ormiston, 1949) se informa sobre el destino de 809 becerras nacidas en un hato de una universidad de EE. UU. Abortos y natimortos comprendieron un 6 por ciento. Hubo un 24 por ciento de pérdidas antes del año de vida. De estas pérdidas, el 70 por ciento ocurrió en los primeros 60 días de vida. Aparentemente la aparición de abortos también aumenta en ganado inadaptado pues en clima tropical de Maracay, Venezuela (Bodisco y Mazzari, 1962) ocurrieron 17.3 por ciento de abortos y natimortos en ganado Pardo Suizo y sólo 4.9 por ciento en Criollo Tropical.

La mortalidad en el primer mes de vida en este hato en estudio fue de 7.4 por ciento Criollos y 10.8 por ciento en Pardo Suizos. Del primero al séptimo mes los porcentajes correspondientes fueron de 4.5 y 8.5 por ciento. Entre los 8 y 12 meses, cuando los becerros salieron al potrero, la mortalidad en Pardo Suizos fue de 14.7 por ciento y

es. el Criollo solamente de 5.5 por ciento (Bodisco y Carnevalli, 1962).

Sobre este mismo aspecto, Carneiro et al., (1957) encontraron que de cuatro razas europeas explotadas en el trópico brasileño, la Jersey presentaba ventajas en varias medidas de eficiencia reproductiva según lo muestra el Cuadro No. 92, aunque el número de abortos fue relativamente elevado.

didadas en terneros) con Guernsey (raza con muchas pérdidas), encontraron una media de pérdidas hasta los doce meses de 20 por ciento. La contribución de las Guernseys fue de 33 por ciento y de las Holsteins 14.3 por ciento. El cruzamiento de toro Holstein con vaca Guernsey produjo becerros cuyas pérdidas anuales se redujeron al 6.7 por ciento. El cruzamiento recíproco demostró mucho

CUADRO No. 92

Algunas medidas de eficiencia reproductiva en cuatro razas europeas explotadas en ambiente tropical (según Carneiro, et al., 1957).

Raza	Porcentaje de abortos y natimortos (1.113 partos)	Intervalo entre partos en meses	Duración del período seco, en días
Holstein	12.5	17.7	226.0
Pardo Suiza	8.9	15.6	136.8
Jersey	9.1	14.0	115.0
Guernsey	6.3	14.6	130.4

En un hato perteneciente a una estación experimental, (Davis, 1950b) se encontró una pequeña diferencia en los porcentajes de crías nacidas vivas en las distintas razas; Guernseys 88 por ciento, Jerseys 89 por ciento, Ayrshires 91 por ciento, y Holsteins 91 por ciento. Durante el período de crecimiento y hasta el destete, murieron 13.66 por ciento de las crías. La mortalidad fue menor en Holsteins con 12.4 por ciento; en Ayrshires fue de 13.3 por ciento, en Jerseys de 16.2 por ciento y en Guernseys de 20 por ciento. La mayor parte de las pérdidas ocurrieron en los primeros tres meses de vida.

Las pérdidas que ocurren después del destete son también importantes para los efectos de la selección, pues ésta no tiene importancia económica hasta que los animales llegan a la edad reproductiva. Dickinson y Touchberry (1961) han estimado que entre 7 y 35 por ciento de las hembras nacidas en los hatos lecheros no se reproducen porque mueren antes de la pubertad o porque resultan estériles al llegar a ésta. En un estudio efectuado por estos autores sobre el efecto de cruzar Holsteins (raza con pocas pér-

menor vigor híbrido con pérdidas de 15.2 por ciento. Estos autores investigaron la existencia de alguna conexión entre la mortalidad de becerros y la productividad de las madres y concluyeron que las pérdidas por muerte ocurrían sin ninguna relación con el nivel de producción. En una revisión de nueve publicaciones hecha por Salisbury y Van Demark (1961) las pérdidas hasta los tres meses oscilaron entre 4.6 y 20 por ciento.

En Gran Bretaña, Donald (1963) encontró mayor incidencia de natimortos en vacas de primer parto (11.7 por ciento) que en las de segundo (3.1 por ciento) y mayor incidencia en razas puras que en sus cruzamientos.

2. Longevidad y razones de desecho. La desaparición de vacas de la explotación lechera por desechos voluntarios o involuntarios afecta las posibilidades de selección. Se han efectuado algunos estudios en EE. UU. e Inglaterra. En el Cuadro No. 93 se resumen algunos de estos resultados.

La interpretación del Cuadro No. 93 requiere algunas precauciones. En primer lugar tanto en EE. UU. como en Inglaterra los estudios se refieren a vacas inscritas en pruebas

CUADRO No. 93

Porcentajes de vacas desechadas en diferentes poblaciones de vacas lecheras.

	AUTORES				
	Asdell, 1951 EE.UU.	Stewart y O'Connor 1957 Inglaterra	O'Brien y Van Vleck, 1962 Nueva York *	Parker et al., 1960 Beltsville **	
Nº de vacas bajo estudio	2,792.188	200.000	7.362	505	489
Porcentaje desechado	21.9	29.2			
Principales razones para el desecho					
Vendida como productora	5.1	5.3	14 - 15	—	—
Baja producción	7.3	5.6	27 - 32	—	—
Infertilidad	1.8	3.2	16 - 19	24.4	33.4
Muerte y senectud	1.1		2.1 - 2.3	5.2	8.3
Enfermedades infecciosas			9 - 12	44.1	21.0
* En el estudio de Nueva York el número 7.362 representa el total de vacas desechadas sin relacionarlo con la población total.					
** El estudio de Beltsville se refiere a desaparición natural de 505 vacas Jersey y 489 vacas Holstein excluyendo toda selección de producción, las vacas permanecían en el hato hasta que sobrevenia la muerte natural o incapacidad para producir por enfermedad u otras causas.					

de mejoramiento de hatos, por lo tanto representan la situación en establecimientos seleccionados y con mejor manejo que la media del país. Los estudios de Asdell (1951) y de Stewart y O'Connor (1957), se refieren a porcentajes de vacas eliminadas por año con respecto al número total de vacas en esos hatos en el mismo año. Demuestran en general una reposición más rápida en Inglaterra que en EE. UU. y una mayor intensidad de selección por producción en EE. UU. que en Inglaterra. El estudio de Nueva York se refiere exclusivamente a porcentajes de desapariciones del hato con relación al total de desapariciones. Este estudio es extenso y analiza 21 razones además de las mencionadas en el cuadro. El estudio de Beltsville es interesante porque se refiere a eliminaciones del hato cuando no se hacía selección ninguna y se esperaba la muerte natural o la necesidad de eliminar los animales por improductivos, por inhabilidad física, enfermedad o infertilidad. En ambos estudios se ve que la muerte natural tiene una importancia secundaria, cuando se eliminan vacas por infertilidad y enfermedades. En el caso de Beltsville las enfermedades causaron grandes bajas

porque en esos años se intentó librar al hato de Tuberculosis y Bangs. Es obvio que al hacer una campaña contra estas enfermedades, las posibilidades de selección por otras causas se reducen proporcionalmente; en cambio su erradicación, permite en años futuros una mayor selección para fertilidad y producción.

Un estudio de Illinois (Salisbury y Van-Demark, 1961) en que se comparan los desechos efectuados antes y después del advenimiento de la inseminación artificial, indica una mejoría de muchas prácticas administrativas cuando los hatos entran a pertenecer a un circuito bien organizado de inseminación. En el primer caso el porcentaje anual de desechos era de 17 por ciento, y en el segundo de 20 por ciento. La selección por producción y esterilidad pasó de 8.9 por ciento y 1.3 por ciento a 9.1 por ciento y 1.71 por ciento respectivamente. En cambio los problemas de mastitis (y otros trastornos de la ubre) y reacciones positivas a tuberculosis, descendieron de 1.9 por ciento a 0.5 por ciento y de 1.55 por ciento a 0.14 por ciento respectivamente.

La edad en que las vacas salieron del hato de Beltsville, por razones ajenas a la producción, fue de 3.7 años para Holsteins y 4.61 años para Jerseys. Estos autores concluyeron que la longevidad en el hato estaba sometida al máximo de selección natural, ya que las vacas que viven más años en el establecimiento, son las que dejan mayor número de crías. El índice de herencia encontrado para la longevidad fue de cero, prácticamente. Es decir, que no es necesario que el criador se preocupe por seleccionar en favor de vacas que viven más años en el hato, pues esta selección la hace la naturaleza y la seguirá haciendo efectivamente sin la intervención del hombre.

Specht y McGilliard (1960), realizaron un estudio de vacas inscritas en centros de inseminación artificial sobre este tema de eliminación de vacas por razones ajenas a la selección ejercida por el hombre; encontraron que el 36.6 por ciento de los desechos obedecían a baja producción, y el 2.5 por ciento a ordeño difícil o duro. El 15.6 por ciento de las reducciones del hato se hacían por venta a otros productores. El 45 por ciento de los desechos obedecían a razones involuntarias del criador y comprendían: accidentes 10.0 por ciento, mastitis 7.4 por ciento, brucelosis 2.7 por ciento, tuberculosis 3.3 por ciento, esterilidad 15.7 por ciento y muerte en el establecimiento 6.0 por ciento. Las posibilidades de selección voluntaria eran mayores con vacas jóvenes que con vacas viejas.

El estudio efectuado en Nueva York revela una selección económica muy marcada de malas productoras en su primera lactancia, ya que la mitad de las eliminaciones por baja producción ocurrieron después del primer parto. La duración media de vida de la vaca lechera en EE. UU. es de seis años y cada vaca produce un promedio de tres crías. En un estudio efectuado en Florida por Becker et al., (1954), sobre la expectativa de vida de vacas de diferentes edades, se encontró que a los dos años de vida en promedio se podía esperar una prolongación de vida útil de 4.7 años más, o sea una edad de desecho de 6.7 años. Sin embargo, las vacas que alcanzaban la edad de seis años tenían una

expectativa de vida mayor y constituían un 50 por ciento de la población total, esperándose que vivieran hasta la edad de 8.9 años. A los diez años de vida las vacas de esta edad solo constituían el 14.5 por ciento de la población y les quedaba 1.9 años más de vida productiva.

Lo que ocurre en establecimientos lecheros de América Latina es casi desconocido. Carneiro y Lush (1954) en un estudio sobre el ganado Pardo Suizo en Brasil, encontraron una mortalidad de terneros de alrededor del 50 por ciento, con grandes variaciones anuales. De tal manera que las posibilidades de selección en el adulto eran sumamente limitadas.

Problemas de la fertilidad en el toro lechero

Antes de tratar la fertilidad relativa del toro, conviene meditar un poco sobre los problemas de medir ésta. Es evidente que el toro sólo puede demostrar su fertilidad a través de la fecundidad de las vacas y para poderla estudiar es indispensable que el toro sea apareado con un número de vacas que no tengan ninguna falla de fertilidad en sí mismas. Como esto es tan difícil de preveer, otro recurso es aparearlo con un número considerable de hembras. Desde luego, los sistemas de inseminación artificial han permitido medir la fertilidad de los toros con mucha mayor exactitud de lo que se podía hacer antiguamente con el servicio natural. Aún en servicios de inseminación artificial, es muy importante que antes de clasificar a un toro como de baja o mediocre fertilidad, se hagan comparaciones con otros toros apareados con grupos similares de vacas; los grupos deben ser numerosos. Los estudios con menos de 80 vacas por toro, dan un margen menor de confianza en la medida exacta de la fertilidad que con números mayores de 80. Números mayores de 80 pueden resultar imprácticos para un centro pequeño de inseminación, pero en un centro grande se pueden asignar 100 ó 200 vacas para medir la verdadera fertilidad relativa de un toro. Los casos de infertilidad extrema o esterilidad son, desde luego, fáciles de reconocer.

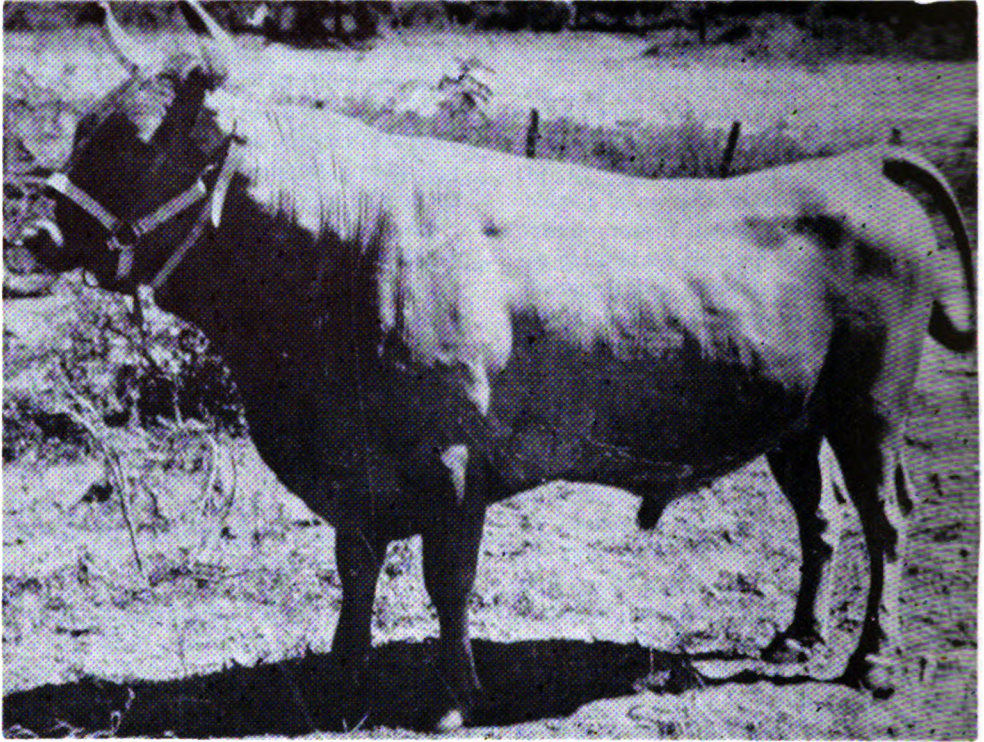


Fig. 40. Toro Criollo Lechero de la región de Río Limón, Venezuela. Investigaciones hechas por el Centro de Investigaciones Agronómicas de Venezuela, sobre este grupo racial han demostrado que posee mayor eficiencia reproductiva y menores pérdidas en becerros que las razas lecheras europeas.

De especial interés para el criador o para el centro de inseminación son los factores de manejo, alimentación, frecuencia de uso y edad sobre la fertilidad del semen producido.

I. Nutrición y producción de semen.

Los problemas nutritivos con respecto a la fertilidad del toro fueron tratados en página 91, así como las relaciones entre el nivel nutritivo y la pubertad, página 32. En realidad, para obtener la producción máxima de semen fértil de un toro no se requiere una alimentación muy especial ni complicada en cuanto a fuente de ingredientes. La cantidad de alimentos o energía total es importante, pero sin sobrepasar los niveles recomendados por las normas, y ya se han citado experimentos que prueban que el exceso de gordura acorta la vida útil de los toros de lechería. Ni para el toro joven de más de cinco meses, ni para el adulto, es necesario

incluir fuentes de proteína animal, ni las mezclas complicadas de concentrados resultan superiores a las más simples (Reid, et al., 1948). Tampoco se ha encontrado ningún beneficio en la producción de buena calidad o cantidad de semen con la inclusión de leche descremada en polvo (Flipse, et al., 1956, y Branton, et al., 1949), ni ha sido beneficioso incluir pasto tierno deshidratado en comparación con el uso de heno de buena calidad (Flipse y Almquist, 1954).

El toro es susceptible de deficiencias de vitamina A y éstas tienen efecto deprimente sobre la espermatogénesis. Sin embargo, las raciones normales que contengan pasto verde o heno de buena calidad son suficientemente ricas para evitar la deficiencia de dicha vitamina. Asimismo, la deficiencia de vitamina E es muy difícil que ocurra en bovinos que reciben raciones normales, pero cuando se in-

duce dicha deficiencia con raciones muy artificiales, puede resultar primero en enfermedades cardiacas antes que en pérdida de la fertilidad. La adición de aceite de germen de trigo (rico en vitamina E) en la ración diaria de toros utilizados en inseminación artificial no tuvo ningún efecto benéfico sobre la fertilidad de esos toros, en comparación con otros que no recibían ese tratamiento (Salisbury, 1944).

En el Capítulo 5 se mencionan los beneficios de un desarrollo acelerado sobre la precocidad sexual del toro (Flipse y Almquist, 1961). Se pueden agregar algunos datos sobre la calidad y cantidad del semen del toro joven, después de que se empieza a usar regularmente en forma intensa para la inseminación artificial. Los toros desnutridos, con solo 70 por ciento de los requisitos de NDT recomendados para su tamaño, produjeron de los 16 a los 22 meses de edad, casi el mismo volumen por eyaculado (3.6 ml) que los alimentados normalmente o sobrealimentados. Sin embargo, la concentración de espermatozoides se vio aumentada con la sobrealimentación, de tal manera que en los animales desnutridos (en cuanto a energía, pero que recibían la misma cantidad de minerales y proteína que los otros), produjeron un semen con solo 0.75×10^9 espermatozoides por milímetro cúbico contra 1.43×10^9 del grupo sobrealimentado. Sin embargo, diluyendo el semen de acuerdo a su concentración para hacer inseminaciones con el mismo número total de espermato-

zoides, no se observó ninguna influencia del nivel alimenticio sobre la fertilidad. En cambio al llegar a los tres años de edad, los toros excesivamente gordos desarrollaron apatía sexual y problemas de patas y pezuñas que amenazaban la duración de su vida útil.

Un estudio más reciente (Bratton, et al., 1961) confirma que la fertilidad de toros desnutridos o sobrealimentados hasta la edad de 80 semanas no tiene efecto sobre la fertilidad posterior, hasta llegar a las 128 semanas de vida. En cambio los toros sobrealimentados pueden completar una prueba de producción a menor edad debido a que empiezan a producir buena concentración de semen desde que tienen nueve o diez meses de edad. El Cuadro N° 94 muestra un resumen de estos resultados.

En este estudio de fertilidad todos los porcentajes son de vacas que no retornaron en celo después de los primeros servicios, es decir, no se incluyen vacas inseminadas por segunda o más veces para obtener gestación. La edad en que completaron los primeros 2.000 servicios fue de 93, 106 y 125 semanas para los tres niveles de alimentación.

Desde hace muchos años se ha creído que el ejercicio es benéfico para la producción de semen de alta fertilidad, y la mayoría de los centros de inseminación poseen aparatos mecánicos para forzar a los toros a que hagan ejercicio. Sin embargo, no hay evidencia experimental que indique la existencia de esa relación. La única prueba efectuada so-

CUADRO No. 94

Efecto del nivel alimenticio sobre la producción del semen de toro Holstein y el tiempo necesario para obtener una prueba (Bratton, et al., 1961).

Nivel alimenticio	Edad al inicio de producción de semen para distribución	Fertilidad al completar los primeros 3000 servicios	Fertilidad al completar 20.000 a 30.000 servicios	Edad esperada del toro al completar la prueba con hijas resultantes de los primeros 2,000 servicios
Alto (160% requisitos)	39 semanas	73	74	6 años
Mediano (100% requisitos)	46	74	75	6 años 4 meses
Bajo (60% requisitos)	58	74	74	6 años 8 meses

bre este punto no indicó ninguna ventaja en cuanto a fertilidad de los toros sometidos a ejercicio forzado en comparación con toros estabulados continuamente (Snyder y Ralston, 1955). Sin embargo, el beneficio del ejercicio sobre la salud y buen estado de los cascos del toro, y la longevidad de su servicio no admite duda.

2. Efectos de la frecuencia de eyaculación sobre la fertilidad. El número máximo de saltos que se pueden obtener de un toro sin que se reduzca su fertilidad, es materia de interés para los centros de inseminación, sobre todo cuando poseen toros valiosos de los cuales hay una fuerte demanda de semen. En general, todas las investigaciones recientes indican que la capacidad de producción de espermatozoides viables no decrece con el uso muy intensivo. En una investigación se obtuvo semen diariamente por 32 semanas con el que se inseminaron 7.108 vacas y de lo cual se logró una fertilidad de 73 por ciento. En otro grupo de toros en que sólo se obtuvo semen una vez por semana, con una inseminación de 42.136 vacas el porcentaje de vacas que no volvieron a servicio fue de 70 por ciento (Hafs, et al., 1959).

Una idea de las características del semen obtenido con diferentes frecuencias de eyaculación, se obtiene del experimento de Hafs y asociados resumido en el Cuadro No. 95, en dos grupos de diez toros cada uno; más interesantes quizás, son los datos que aparecen en el mismo cuadro sobre características del semen en tres toros monozigóticos

(idénticos) a los que se les extrajo por dos años consecutivos semen, dos, cuatro y siete veces por semana.

En estos casos de obtención diaria de eyaculados por períodos prolongados, no se ha observado sino una ligera disminución del interés y libido del toro, y en el caso de los hermanos idénticos hubo sin embargo, una prolongación del tiempo de reacción. Este, definido como los minutos que transcurren desde la primera aparición del líquido en el prepucio hasta el momento del salto con eyaculación completa. El valor para el toro eyaculado diariamente fue de 1.15 minutos, y de 0.47 y 0.63 para los eyaculados dos y cuatro veces por semana.

Mediante una serie de técnicas histológicas y de rapidez de formación de espermatozoides, así como relaciones con el volumen testicular, Amann y Almquist, (1962) han llegado a hacer cálculos bastante exactos sobre el número de espermatozoides producidos por día por toros de lechería. Se calculó que la duración de la espermatogénesis era de 60 días. Con base en ocho toros se calculó que la producción diaria de espermatozoides oscilaba entre 7.7 y 13.2 billones. El cálculo de obtención diaria por eyaculación en pruebas exhaustivas fue inferior a este potencial de las gónadas y alcanzó una media de 4.81 billones.

3. Efectos de la edad y vida productiva del toro de lechería. En ganado de carne se había dicho que la fertilidad de toros hasta de diez años, usados en servicio natural y en libertad, no se veía marcada-

CUADRO No. 95

Características del semen según la frecuencia de eyaculación en dos grupos de diez toros y en tres toros monozigóticos. (De Hafs et al., 1959 y Dukelow, et al., 1960)

CARACTERISTICAS	FRECUENCIA DE EYACULACION				
	Medias de 10 toros		Medias de tres hermanos idénticos		
	1 por semana	Diario	2 por semana	4 por semana	7 por semana
Volumen medio por eyaculación ml.	9.5	6.2	2.8	2.9	2.39
Volumen por semana	9.5	43.3	5.6	11.9	16.7
Espermatozoides por eyac. x 10 ⁹	17.8	4.8	3.06	3.67	2.66
Concentración x 10 ⁹ /ml.	1.89	0.81	1.04	1.23	1.11
Porcentaje de motilidad	63	69	65	63	59

mente afectada por la edad. Esto, siempre que se le suministre una alimentación adecuada para recuperar las pérdidas de peso durante la época de servicio. En el toro de lechería ocurre cosa similar bajo servicio natural. En servicio artificial en que se requiere el uso máximo y la mayor fertilidad del semen distribuido, alguna pequeña reduc-

fue de 0.31 por ciento en los primeros y 0.50 por ciento en los segundos.

Existe un estudio sobre la duración de vida y razones de desecho de 5.177 toros usados en servicio natural y 1.186 toros usados en inseminación artificial en Florida, EE. UU. El resumen de los resultados aparecen en el Cuadro No. 96.

CUADRO No. 96

Razones por las que fueron desechados toros usados en inseminación natural y artificial, después de haber sido probados y considerados deseables desde el punto de vista genético (de Becker, et al., 1954).

Razones	Porcentajes desechados de 5,177 toros usados en servicio natural	Porcentajes desechados de un total de 1,186 toros en inseminación artificial
	%	%
No infecciosas: baja fertilidad, (impotencia, mal semen, etc.)	37.77	61.13
Accidentes, pericarditis traumática	15.26	11.12
Parálisis, problemas de patas	6.45	3.88
Senectud	8.79	3.96
Otras no infecciosas	26.47	12.56
Infecciones	15.26	8.35

ción del total de semen o de fertilidad resulta de importancia para el centro de inseminación. Se ha medido la fertilidad de los toros bajo uso intenso en inseminación artificial, conforme avanzan en edad, en comparación con la fertilidad media obtenida por todos los toros en el mismo servicio y en los mismos años (Collins, et al., 1962). Se nota un descenso gradual de fertilidad en el total de los toros estudiados, aun cuando algunos individuos resisten más esta tendencia y pueden llegar a 13 ó 14 años con fertilidad tan buena como la de los toros jóvenes. En este estudio la duración de vida útil fue ligeramente mayor en toros Holstein que en los Guernsey. Los porcentajes de desecho por infertilidad en las dos razas fueron de 19 y 31 por ciento respectivamente. La duración media de los toros, en el número de años en que fueron usados sobre más de los 1.000 primeros servicios fue de 3.5 años en Holstein y 3.3 años en Guernseys El descenso en fertilidad por año de edad,

En las condiciones en que se realizaron los estudios de Florida, se encontró que para el toro de cinco años de edad había una expectativa de vida de 5.43 años. Si bien no existen muchos otros estudios al respecto, es importante tomar en cuenta como probable una longitud media de vida de diez años al preveer el número de toros que deben de ser repuestos en inseminación artificial, aún después de que hayan sido probados y eliminadas las causas genéticas para desecharlos. De este mismo estudio se desprende que solo un poco menos de la mitad de los toros estudiados llegaron a una vida de 13 años y un porcentaje de cerca de 10 por ciento a los 15 años.

Relación entre la productividad lechera y la fertilidad

El aumento del valor individual de la vaca lechera, así como el costo de su reposi-

ción, han hecho resaltar en los países de industria lechera más adelantada el problema de la infertilidad del ganado lechero. La selección tan intensa que se está efectuando para elevar la producción ha hecho creer a algunos técnicos que este aumento en productividad pueda tener relación de causa y efecto sobre la esterilidad. Por esta razón se han efectuado algunos estudios serios al respecto. Ellos prueban en general que no se puede atribuir una mayor incidencia de infertilidad a la elevada producción alcanzada por la vaca individual o el hato en general.

En una de estas investigaciones se hizo una correlación entre el nivel productivo de cada vaca y el número de servicios requeridos por preñez. No se encontró ninguna significación entre diferencias en producción y número de servicios, siendo la correlación prácticamente de cero (Boyd, et al., 1954). Datos similares, también de EE. UU., son presentados por Carman (1955), y por Currie (1956) de Nueva Zelandia. En este último trabajo se estudió la relación entre la producción en el mes anterior al servicio y la fertilidad obtenida en ese servicio.

Otras investigaciones habían mostrado una pequeña pero significativa tendencia a mayor lapso entre el parto y el primer celo a medida que aumentaba la producción. Sin embargo, el nivel productivo sólo era responsable de un 0.9 por ciento de la varia-

ción de esta constante. Se calculó que por cada aumento de 465 kgs. de producción de leche en los primeros 120 días después del parto, se alargaba en 1.5 días el intervalo entre el parto y el primer celo (Olds y Seath, 1953). En un estudio hecho en Dinamarca (Touchberry, 1957) tampoco se encontró relación alguna entre nivel de producción y fertilidad. Debe de advertirse que la mayoría de estas investigaciones se han hecho con apuntes en conjunto de muchos hatos. El estudio dentro de cada hato parece indicar un mayor número de servicios a medida que aumenta la producción de la vaca individual (Branton, et al., 1956).

¿Es heredable la fertilidad en el ganado lechero?

Se han efectuado numerosas investigaciones para determinar índices de herencia de algunas de las medidas de fertilidad en el ganado lechero. Casi sin excepción todos esos índices son cercanos a cero. El Cuadro N° 97 presenta algunos de estos valores.

Si los índices de herencia para eficiencia reproductiva son esencialmente de cero, cabe preguntarse si tiene alguna importancia tratar de seleccionar en contra de animales de difícil reproducción. Legates (1954), en su estudio indica que puesto que la tendencia a necesitar más o menos servicios por

CUADRO No. 97

Algunos índices de herencia y de constancia para medida de fertilidad en la vaca lechera.

Medida	h^2	Indice de constancia	Autor
Regularidad del ciclo estatural	0.05		Pou, et al., 1953
Numero de servicios	0.07	0.12	Pou, et al., 1953
Lapso entre primer servicio y concepción	0.07		Pou, et al., 1953
Intervalo entre partos	0.00	0.13	Legates, 1954
Servicios por concepción	0.026		Legates, 1954
No retorno a primeros servicios (inseminación artificial)	0,004	0.027	Dunbar y Henderson, 1953
Intervalo parto primer celo	0.31	0.29	Olds y Seath, 1953

preñez no se hereda, no hay ninguna razón para discriminar las crías de una vaca por razones de fertilidad. Sin embargo, el hecho de que los índices sean muy bajos, refleja la situación de los orígenes de la variabilidad en un momento dado. Esta situación puede ser reflejo de que el máximo de selección por fertilidad ya lo está efectuando la naturaleza en forma constante, al no permitir la reproducción de individuos estériles, y la variabilidad medible que resta, es toda de orden ambiental. Cabe preguntarse aquí si es objetable la reproducción de animales con defectos hormonales o congénitos, que requieren tratamientos complicados para poder concebir. En realidad la retención de estos animales parece ser un caso de franca oposición a la selección natural y es muy posible que estos casos sí sean hereditarios.

Otro aspecto de interés sobre este tema es el de los valores de índices de constancia para eficiencia reproductiva, es decir, si se repite la actuación de una vaca en un parto, y es relativamente constante para partos subsecuentes. Estos valores se ve que son ligeramente mayores que los de herencia. De tal manera, que por razones económicas se justifica eliminar una vaca que sea difícil de preñar, pues hay algunas probabilidades de que este problema se repita en el futuro, aunque sus crías no hereden esa tendencia.

Por otra parte, si los índices de herencia (en el sentido estrecho) miden solamente la parte aditiva que se transmite de generación en generación, se puede esperar que en casos de cruzamientos en que hay heterosis la fertilidad mejore por combinaciones hereditarias no aditivas. Solo hay un informe experimental a este respecto (Verley y Touchberry, 1961) del hato de Illinois con cruces entre Holstein y Guernsey. El número de servicios por preñez o el intervalo entre partos, no han sido menores en las vacas de media sangre que en las puras, pero en realidad el vigor híbrido obtenido en este cruzamiento ha sido de muy poca magnitud.

Una de las características reproductivas que tiene un índice de herencia bastante alto es el intervalo entre el parto y el primer celo. Según Olds y Seath (1953) dicho índice es de 31 a 32 por ciento y parece in-

dicar que se puede hacer progreso en selección a favor de vacas que entran en celo a menor lapso después del parto.

Normas para juzgar la eficiencia reproductiva y la fertilidad del hato lechero

Son muchos los factores que se deben de tomar en cuenta para decidir el estado reproductivo en que se encuentra un hato. Además de lo descrito anteriormente, son importantes otros factores de malformación genital y esterilidad congénita, que fueron tratados en el Capítulo 6. Aquí se presenta solamente el Cuadro No. 98 que resume las diferentes medidas de eficiencia reproductiva, reconociendo que más importante que calificar a una explotación de eficiente o ineficiente es tratar de averiguar las causas de dicha ineficiencia.

Cuando se hacen cargar las vacas para que tengan cría cada 14 ó 15 meses con el fin de obtener lactancias de 365 días, esta práctica se traduce en realidad en una menor producción anual de becerros. Las posibilidades de selección bajo estas condiciones son muy bajas, salvo que las pérdidas en becerros sean también reducidas.

Medidas de la productividad en ganado lechero

El ganado lechero debe poseer una serie de cualidades que son de importancia en el aspecto económico del hato. Primordialmente este ganado debe producir leche y mantequilla, pero se requiere que posea otras cualidades, algunas de las cuales ya se han mencionado, tales como fertilidad, eficiencia reproductiva y longevidad. La lista se puede alargar incluyendo docilidad, facilidad de ordeño, habilidad para crecer en el ambiente donde se pretenden explotar, rusticidad, resistencia a parásitos y resistencia a las enfermedades. Hay finalmente una serie de cualidades externas que no tienen casi ninguna relación con la producción, como tipo, características de raza, color, forma, etc., que aunque no contribuyen a la producción, pue-

CUADRO No. 98

Guía para la calificación de la eficiencia reproductiva en el hato lechero. (Tomando como ideal el intervalo entre partos de 12 meses).

	Calificación de la condición		
	Excelente	Buena	Mala
No. de servicios por preñez	1.5	1.8	2.0
Intervalo entre partos (días)	350 - 380	381 - 410	411 o más
Fertilidad en primeros servicios (después del parto o en vacas primerizas)	más de 55%	54 y 45%	menos de 44%
Fertilidad en dos servicios	más de 75%	74 a 65%	menos de 64%
Intervalo entre parto y concepción (días)	50 a 99	100 a 130	más de 130
Pérdidas en terneros de un potencial de 100% por año por:			
Esterilidad en vacas	menos de 3%	3.1 a 7%	7.1 a 10%
Abortos	menos de 3%	3.1 a 6%	6.1 a 11%
Natimortos	menos de 3%	3.1 a 7%	7.1 a 12%
Mortalidad antes de la edad reproductiva (machos y hembras)	menos de 5%	5.1 a 12%	12.1 a 17%
Disponibilidad anual de hembras para re- puesto (suponiendo 50% de machos) por 100 vacas adultas.	35 a 43	25 a 35	menos de 25

den contribuir a la satisfacción del criador, en su precio de venta a otros criadores que paguen bien por animales elegantes, bellos y bien cuidados, aunque sean mediocres productores.

1. Medida y herencia de la producción de leche y grasa. El contenido de grasa de la leche puede variar de 2 a 10 por ciento entre vaca y vaca o entre razas (aún más alto en muestras ocasionales de ganado Zebú). Un contenido elevado puede ser una cualidad deseable o indeseable en la selección. Esto depende de los precios comparativos entre la leche y la grasa. En general, la grasa de mantequilla tiene actualmente un mercado cada vez menor. Sin embargo, para los motivos de medir el mérito productivo de la vaca lechera, es indispensable poder comparar las cantidades de leche producidas con diferente contenido de grasa bajo un común denominador. Esto se hace mediante la fórmula de Gaines para corregir leche de diferentes tenores de grasa a un equivalente energético de 4 por ciento de

grasa. Esta fórmula es aceptada universalmente y se utiliza en todos los estudios genéticos y de selección. La leche corregida al 4 por ciento no es sino la cantidad de leche producida multiplicada por $(0.4 + 15)$, y esto multiplicado por la cantidad total de grasa contenida en dicha leche.

Es muy común también medir la producción simplemente en términos de grasa total producida por lactancia, o período de comparación y en esta forma eliminar de la comparación las diferencias en porcentaje de grasa de la leche producida.

El peso diario de la leche es un apunte muy valioso para el manejo de la lechería. Por él se descubren efectos alimenticios, estacionales, y problemas individuales de las vacas. Sin embargo, el tiempo gastado y el costo de mano de obra en algunas circunstancias no justifican esta anotación diaria. En realidad en las pruebas oficiales, todas las producciones se basan en una pesada mensual. La necesidad de obtener pesos de producciones individuales en grandes poblacio-

nes de ganado han hecho popular recientemente en EE. UU. el sistema de envíos de pesadas individuales y muestras de leche por correo, por el productor mismo a un servicio central. En esta forma se ahorra el costo del viaje y viáticos del probador oficial. Si bien estas pruebas no se pueden usar en comparaciones garantizadas por el servicio de prueba, tienen gran utilidad para el productor.

Desde el punto de vista comercial, la producción por vaca por año, suele ser el dato más valioso. Sin embargo, este dato puede operar fuertemente en contra de algunas vacas que hayan sufrido accidentes de manejo en un año dado y las comparaciones desde el punto de vista genético se vuelven muy complicadas. Por ejemplo, cuando las vacas tienen sus fechas de parto distribuidas durante todo el año, la producción en 365 días de un año calendario incluye en algunos casos lactancias casi completas de primer parto y en otras ocasiones mitad de un primer parto y mitad de un segundo. Este último animal produciría más durante ese año que el que solo tiene primera lactancia representada en el año. Por estas razones se ha adoptado universalmente como medida de producción, la cantidad de leche, corregida al 4 por ciento o total de grasa producida en una lactancia de una duración uniformizada de 305 días, bajo dos ordeños diarios. Debe agregarse también algún requisito adicional o corrección para intervalo entre partos o exigir para que sea válida la lactancia, que sea seguida del nacimiento de un becerro vivo de esa vaca en un lapso no mayor de 60 a 80 días después de terminada.

En EE. UU. el problema de hacer comparaciones entre lactancias de más de dos ordeños es importante para el comprador de sementales o vacas de cría. La práctica de más de dos ordeños diarios es típica en el caso de algunos criaderos de gran renombre de EE. UU. pero no de Europa. Con idéntico mérito genético una vaca ordeñada tres o cuatro veces al día producirá hasta 35 por ciento más de leche que una ordeñada dos veces al día. La reducción de esas lactancias a una base comparativa de dos ordeños, se puede hacer restándoles los porcentajes

recomendados por Kendrick (1953), que son: para tres y cuatro ordeños respectivamente, en vacas de dos años, 20 y 35 por ciento; para vacas de 3 años, 17 y 30 por ciento; y para vacas de 4 años, 15 y 26 por ciento.

El número de correcciones posibles para poder juzgar el mérito verdadero de una lactancia desde el punto de vista genético puede resultar fácilmente excesivo y terminar por obscurecer las verdaderas diferencias entre animales. Es fácil comprender que los factores de corrección están basados en promedios de grandes grupos o poblaciones, pues de lo contrario no serían válidos. Al aplicarlos a casos individuales tienden a disminuir el grado en que un animal puede ser diferente de la media por razones genéticas. Esta es una de las razones por qué la tendencia más moderna es a efectuar todas las comparaciones con un mínimo de correcciones, pero sólo entre lactancias efectuadas bajo las mismas condiciones ambientales o de manejo.

Los índices de herencia para producción total de leche corregida al 4 por ciento de grasa, o de total de grasa producida por lactancia, son relativamente bajos y la mayoría de los genetistas que usan esta medida para fines de trabajos de selección colocan la media entre 20 y 25 por ciento. Sin embargo, como se puede ver en el Cuadro No. 99, algunas determinaciones arrojan índices considerablemente superiores, sobre todo cuando provienen de poblaciones pequeñas. Una explicación parcial de esta discrepancia radica en el hecho de que en pequeñas poblaciones o hatos un mayor grado de las diferencias entre animales emparentados se debe a confusión entre influencias genéticas y ambientales. Este mismo problema se presenta alrededor de la conveniencia de efectuar pruebas de progenies sobre la población en general o en estaciones especiales de prueba, lo que será tratado ampliamente más adelante. Baste indicar aquí que en las ocasiones en que se ha comprobado el progreso de selección, éste corresponde al que se puede esperar con índices de herencia no mayores de 25 por ciento.

CUADRO No. 99

Algunos índices de herencia para producción total de leche o grasa por lactancia.

Raza	h ²	Autor
Butana	0.28 (grasa)	Alim 1962 Sudán, Africa
Guernsey	0.21 "	Legates, 1962 EE. UU.
Holsteins	0.22 "	Legates, 1962 EE. UU.
Jersey	0.25 "	Legates, 1962 EE. UU.
Holsteins	0.27 (leche)	Tabler y Touchberry, 1959 EE. UU.
Pardo Suizo	0.37 (grasa)	Johnson y Corley, 1961 EE. UU.
Pardo Suizo	0.42 (leche)	Johnson y Corley, 1961 EE. UU.
Varias razas	0.43 "	Rendel et al., 1957 Gran Bretaña
Ayrshires	0.31 "	Tyler y Hyatt, 1947 EE. UU.
Ayrshire	0.31 "	Mahadevan, 1951 Gran Bretaña
Red Sindhi	0.25 (grasa)	Stonaker, 1953 India.
Blanco y Rojo (sueco)	0.39 "	Johansson, 1953 Suecia.
Red Sindhi	0.34 (leche)	Amble, et al., 1958 India.
Holstein	0.35 "	Hoekstra y de Boer, 1960 Holanda
Holstein	0.40 "	O'Bleness et al., 1960 EE. UU.
Holstein	0.42 (grasa)	O'Bleness et al., 1960 EE. UU.
Holstein	0.26 (leche)	Specht y McGilliard, 1960 EE. UU.
Montbeliard	0.34 "	Auriol y Mougín, 1961 Francia.

Los índices de constancia para diferentes lactancias de una misma vaca, son mayores que los índices de herencia y oscilan alrededor de 0.40. Esto indica que hay algunos factores hereditarios no aditivos de cierta importancia que hacen que una vaca se parezca más a sí misma en diferentes etapas de su vida que a la nueva generación que produce. Desde luego, también indica correlaciones ambientales de importancia dentro de una misma vaca.

2. Persistencia de la lactancia. Por persistencia se entiende la forma en que una vaca mantiene su producción de mes a mes, a medida que avanza la lactancia. Es bien conocido que la producción de una vaca asciende en los primeros 20 a 30 días después del parto, y después desciende lentamente hasta el séptimo u octavo mes, en que el descenso se acentúa por efecto de la nueva gestación. No existe ninguna medida uniforme de expresar esta persistencia. Generalmente se hace en forma de índice que se

obtiene por cociente de la producción de un mes o periodo, sobre la de un mes o periodo anterior. Así Ludwick y Petersen (1943) efectuaron un estudio de la persistencia dividiendo la lactancia en cuatro periodos consecutivos y obtuvieron tres medidas de persistencia de cada lactancia en cada vaca como sigue: periodo 2 dividido por periodo 1; periodo 3 dividido por periodo 2; y periodo 4 dividido por periodo 3.

A pesar de que la persistencia es una característica muy peculiar de cada vaca y de que hay grandes diferencias entre razas seleccionadas para lechería y razas no mejoradas, los índices de herencia son bajos: según Branton y Miller (1959), de 0.27; y según Mahadevan (1951), de 0.10 a 0.15, si bien en Holanda se encontró un índice de 0.30 (Hockstra y de Boer, 1960).

Además de la persistencia, como medida de las características de la producción se puede utilizar la producción máxima de un día. De acuerdo con una investigación (Lennon

y Mixner, 1958) no hay correlación entre producción máxima y persistencia. Si esto es cierto, sería posible desarrollar razas con la misma producción, una con lactancia corta y una producción diaria muy elevada al principio de la lactancia, y otras razas con relativa uniformidad de producción y alta persistencia con una máxima diaria no muy elevada. En regiones con una sola época anual de abundancia de forrajes tendría más valor una raza con una gran máxima diaria cuando hubiera forraje y poca persistencia para no necesitar alimentación especial cuando hubiera escasez. La producción máxima diaria es una mejor indicación de productividad total que la persistencia, según el trabajo de Lennon y Mixner.

3. Composición de la leche. De los componentes de la leche, la grasa ha recibido tradicionalmente mayor atención. En muchos mercados el contenido de grasa determinaba el precio que se pagaba por la leche. Esa tendencia puede desaparecer, y se buscan maneras de medir más exactamente la composición de la leche con respecto a otros componentes, como proteína, lactosa, y sólidos no grasos. Esto se debe a que en las zonas de mayores mercados de leche aprecian más el valor nutritivo de la proteína que es relativamente difícil de sustituir, mientras que el valor energético de la grasa de mantequilla es muy fácil de ser sustituido por otros alimentos baratos y abundantes.

El contenido de grasa de la leche se considera que está en relación inversa con la cantidad total de leche producida. De tal manera que al seleccionar para mayor producción total sin tomar en cuenta la calidad, se produce un descenso en contenido de grasa o viceversa. Esta relación está evidenciada por el hecho de que las vacas más productoras de kilogramos totales de leche tienen un tenor de grasa menor que las especializadas en producción de grasa. Dicha correlación tuvo una magnitud de 0.20 en un estudio de 20.000 pares de madres e hijas Holstein (Tabler y Touchberry, 1959), y de 0.14 en un estudio de 8.600 pares de Ayrshires (Tyler y Hyatt, 1947). El Cuadro No. 100 presenta datos sobre la composición típica de la leche de diferentes razas explotadas en EE. UU. y de algunos ganados tropicales explotados en Turrialba, Costa Rica.

Se reconoce que varios factores ambientales tienen influencia sobre la composición de la leche, tales como estación, clima, alimentación, estado de la lactancia, intervalo entre ordeños, clase de alimentos y nivel nutritivo, así como las enfermedades. De especial interés para la lechería tropical es el hecho de que las razas europeas sufren un descenso en el contenido de sólidos totales no grasos al vivir en un ambiente de 35°C. y cosa similar ocurre con la grasa (Cobble y Herman, 1951). Sin embargo, las razas adaptadas al trópico no tienen ningún problema

CUADRO No. 100

Composición típica de la leche de diferentes razas. Todo en porcentajes (según Turner, 1936 y Bateman y de Alba, 1961).

Raza	Grasa	Proteína	Lactosa	Ceniza	Sólidos totales
Ayrshire	4.00	3.53	4.67	0.68	12.90
Pardo Suiza	4.01	3.61	5.04	0.73	13.41
Guernsey	4.95	3.91	4.93	0.74	14.61
Holstein	3.40	3.32	4.87	0.68	12.26
Jersey	5.37	3.92	4.93	0.71	14.91
Criollo	5.08	3.59			
Jersey	4.87	3.57			
Sindhi Jersey	4.75	3.31			
Sindhi Suizo	4.29	3.29			

en producir leche con elevado contenido de grasa y de proteína. Johansson y Claesson (1957) y Legates, (1960), han hecho revisiones recientes de literatura sobre factores que afectan la composición de la leche. De la revisión de este último autor se han tomado los índices de herencia para diferentes componentes de la leche que aparecen en el Cuadro No. 101.

tas y su simetría de colocación, facilidad de expresión de la leche "postera", y aún en otras más. La selección para uniformar características ideales se ha intensificado debido al uso de las máquinas de ordeño. En efecto, con ordeño a mano algunas de las características de falta de uniformidad en los cuartos o peculiaridades del "apoyo" inicial o dureza, se pueden eliminar cam-

CUADRO No. 101

Índices de herencia para componentes de la leche de vaca
(según revisión de Legates, 1960).

Raza	Grasa	Sólidos no grasos	Proteína	Lactosa
Ayrshire	0.32	0.53	0.48	0.36
Holstein y Jersey	0.33	0.35		
Guernsey y Holstein		0.57		
Ayrshire	0.52	0.65		
Holstein	0.75	0.70	0.75	0.70
Holstein	0.72	0.83	0.76	

De estos estudios se desprende que las variaciones en composición de la leche dependen en un mayor grado de factores genéticos que las variaciones en rendimiento total. La variabilidad más grande entre los componentes de la leche se encuentra en la grasa y por lo tanto la selección en pro o en contra de razas con alto contenido de grasa en su leche, acarrea cambios más rápidos que la selección sobre rendimiento total. La actual tendencia a seleccionar para mayor contenido de proteína debe enfrentarse al problema de que esta característica está correlacionada positivamente con el contenido de grasa, por lo tanto, la elevación del primer componente acarreará aumentos automáticos en el segundo.

4. Características del ordeño. Tanto en el ordeño a mano como con máquina, la vaca ideal debe de tener un número de características deseables, que se pueden resumir en: rapidez y efectividad al estímulo de "apoyo", rapidez de ordeño, suavidad del ordeño, uniformidad del flujo y cantidad total de los cuatro cuartos, tamaño de las te-

biando la forma de la mano o la presión. Con ordeño a máquina el ajuste individual para cada vaca es no solo difícil sino objetable. Por ejemplo, se recomienda que una vaca muy dura sea ordeñada con pulsaciones más lentas que una vaca suave o inflamada, pero se necesitan operarios sumamente capaces e inteligentes para que varíen estos ajustes de acuerdo con cada vaca.

Estos problemas han estimulado una serie de investigaciones sobre las características del ordeño, tendientes a resolver problemas de la naturaleza de la vaca con relación al ordeño mecánico. Para el presente análisis se acepta como más satisfactoria la norma de ordeño con máquinas a vacío de alrededor de 33 cm. de mercurio, y pulsaciones ligeramente más lentas de una por minuto (45 a 50), y una proporción igual de tiempo de aplicación de vacío a tiempo de aplicación de presión.

Un grupo muy importante de observaciones han sido hechas por investigadores suecos y resumidas por Johansson (1961). En estos trabajos se comprueba que en algunas

razas la proporción de leche obtenida de cuartos delanteros y traseros es muy cercana a 1, mientras que en otras razas no. Por lo contrario, la relación entre producción de cuartos derechos e izquierdos es casi siempre igual y constante para razas o individuos.

La rapidez de ordeño, el tiempo necesario desde el ordeño hasta el momento del flujo máximo y la taza de flujo por minuto tienen índices altos de constancia a través de la lactancia o en lactancias subsecuentes de una misma vaca. La rapidez de ordeño está relacionada con la resistencia del esfínter de la teta y la apertura máxima de éste. Al ordeñar una vaca dura y una vaca suave con una cánula del mismo diámetro en vez de una ordeñadora normal, desaparecen las diferencias entre ellas. Algunas de las características de forma y función de la ubre son altamente hereditarias, como se puede ver en el Cuadro No. 102.

pendiente en gran parte de accidentes de desarrollo fetal. Esto se confirma por el hecho de que una gemela idéntica posea dos tetas supernumerarias y la otra no.

5. Mastitis. Ningún programa de cría y selección de ganado lechero puede ignorar los problemas de una enfermedad tan costosa a la producción como la mastitis. ¿Puede la selección contribuir en alguna forma a reducir la incidencia de esta terrible enfermedad? Los primeros índices de herencia encontrados para resistencia a la mastitis, por Lush (1950) con un valor de 0.38, hacen pensar que hay muchas posibilidades de seleccionar en favor de vacas resistentes y así reducir la incidencia de la enfermedad. El problema en realidad es bastante complejo, puesto que las vacas más resistentes son también las de ordeño más duro y lento (Dodd y Neave, 1951). De tal manera que lo que se podría ganar en resistencia a mas-

CUADRO No. 102

Índices de herencia para características de forma y función de la ubre.

Según Johansson, 1961		Según O'Bleness et. al, 1960	
	h^2		h^2
Largo de las tetas	0.98	Textura de ubre	.28
Proporciones entre cuartos	0.76 (delanteros y traseros)	Unión posterior	.30
Distancia entre tetas	0.50 (entre delanteras y traseras)	Unión anterior	.16
Inclinación del piso	0.42	Forma del ordeño	.24
Diámetro de las tetas	0.38	Tetas que dejan salir leche	.11
Simetría de colocación	0.36 (las cuatro tetas)	Horizontalidad	.09
Tetas supernumerarias	0.23	Largo de tetas	.05
Características del ordeño	0.35		

De los índices de Johansson se desprende que es muy efectivo seleccionar en contra de tetas excesivamente largas, que son molestas tanto al ordeño con máquina como a mano. Sin embargo, de los índices de O'Bleness, et al., se saca una conclusión contraria. Debe de aclararse que estos últimos índices se obtuvieron de apreciación visual y no de medida objetiva de las tetas. En cambio la presencia de tetas supernumerarias no es un carácter enteramente hereditario, sino de-

titis podría ser en realidad antieconómico por terminar con vacas de ordeño muy duro y tardado. Una investigación más reciente (Young, et al., 1960) indica poca confianza en los índices de herencia sobre casos clínicos de mastitis determinados por apariencia externa de la ubre o examen de la primera leche. Sin embargo, cuando se utilizó el recuento de leucocitos como indicación de mastitis se encontraron índices más lógicos. Estos tienen una constancia dentro de la

misma vaca, ligeramente superior a los índices de herencia. Estos últimos fueron de 0.38 cuando se les determinó por regresión entre madres e hijas y de 0.23 en grupos de medias hermanas paternas. El índice de constancia fue de 0.42. Las correlaciones entre altura de la ubre desde el punto más bajo de ésta hasta el piso del establo, fueron significativas y negativas con respecto a cualquier medida de mastitis clínica o de laboratorio. De tal manera que aún sin tomar en cuenta la rapidez de ordeño se puede seleccionar en favor de animales con ubres más recogidas y elevadas del suelo y en esa forma reducir la incidencia de mastitis.

La mastitis es importante también por su interferencia con la medida de la productividad del animal. Como es mucho más frecuente y severa a medida que avanza la edad de la vaca, la selección hecha en base a primeras lactancias está libre de vicios de esta enfermedad. Por otra parte la selección de animales con alta producción de vida (o de varios partos) incluye automáticamente algo de selección en contra de mastitis ya que los animales más susceptibles difícilmente tienen una producción elevada de vida.

El tipo y la producción

La forma del animal lechero ha sido motivo de admiración y perfeccionamiento por parte de muchos criadores interesados en la preparación estética de animales de exposición. Es necesario valorar críticamente la relación que existe entre la estética del animal y su producción ya que la finalidad fundamental de la vaca lechera es producir leche. Por otra parte, alrededor de la forma y tipo se presentan medidas de gran importancia para el productor, como son tamaño y musculatura de la vaca, las que tienen que ver con su valor como animal de carnicería. Mucho de lo tratado sobre si el tamaño o la forma tienen que ver con la eficiencia de producción sigue en duda, y sólo se presentarán aquí algunos de los trabajos más concluyentes publicados hasta el momento.

1. **El tamaño de la vaca.** Para el biólogo la determinación del tamaño de un ani-

mal resulta ser un problema bastante complicado, debido a que el peso no es indicación del estado metabólico del animal. Se ha creído que el tamaño metabólico está más relacionado con la superficie del animal que con su peso y que esta superficie es función del peso elevado al $\frac{3}{4}$ de poder. Sin embargo, el estado metabólico de dos animales con el mismo peso, pero en muy diferente estado de gordura, difícilmente sería reflejado por su superficie. En el libro de Kleiber (1961) se encuentra un análisis completo sobre estos problemas. Aquí sólo se tratará de las relaciones más prácticas y comunes de la denominación "tamaño" de la vaca. Parece obvio que a medida que aumenta el tamaño total una vaca, ésta necesitará mayor cantidad de forraje, y es perfectamente sabido que las razas más grandes se desarrollan en tierras con abundancia de forrajes, (Holstein, Rojo Danés), a la vez que las razas pequeñas (Jersey, Race d'Herens) son peculiares de regiones con escasez de terreno y de forraje.

Por lo tanto, es muy difícil afirmar que una vaca de raza grande o chica es más económica o eficiente, pues esto va a depender de la disponibilidad de tierra y forrajes y de la calidad de éstos y de los métodos de manejo bajo los cuales sea más adecuado explotar los animales.

La vaca más grande tiene más gasto de mantenimiento individual y es eficiente productora solamente cuando ha podido satisfacer esas necesidades de mantenimiento. Se han hecho algunos estudios para averiguar cuál es la relación existente entre medidas de tamaño y producción dentro de una misma raza o tipo. Algunas de esas correlaciones se presentan en el Cuadro No. 103.

La escasa magnitud de las correlaciones entre producción lechera y las medidas de tamaño y capacidad, sobre todo las de origen subjetivo, son muy concluyentes en el sentido de que muy poca predicción se puede hacer sobre productividad basándose en el tamaño o en las proporciones que demuestren capacidad o volumen del animal. Esas medidas son, sin embargo altamente hereditarias como puede verse en el Cuadro N° 104.

CUADRO No. 103

Correlaciones fenotípicas entre algunas medidas de tamaño del animal y producción lechera.

	Dentro de progenies	Entre progenies	
Según Mason, et al., 1957, (medición)			
Peso	-0.14	0.02	
Circunf. del pecho	0.16	0.02	
Altura en la cruz	0.07	0.31	
Según Johnson y Fourt 1960 (subjetivo)			
Capacidad	0.174		
Según Heidhues, et al., 1961 (mediciones)			
Profundidad	0.36	Largo del cuerpo	0.31
Altura a la cruz	0.35	Peso	0.22
Según Auriol y Mougín 1961 (medición)			
Circunf. del pecho	0.23		
Altura en la cruz	0.19		
Según Curtis y Rennie, 1961 (subjetivo)			
Profundidad y anchura del encuentro	0.09		
Capacidad	0.12		
Según O'Bleness, et al., 1960 (subjetivo)			
Profundidad	0.16		
Según Wilcox, et al., 1962			
Capacidad del cuerpo	0.10 y 0.08		

CUADRO No. 104

Índices de herencia para medidas de tamaño o capacidad de la vaca lechera.

Características	h ²		Autores
Capacidad del cuerpo	0.28;	0.24	Curtis y Rennie, 1961 Johnson y Fourt, 1960
Profundidad	0.19;	0.67; 0.33	Curtis y Rennie, 1961 Sutherland y Lush, 1962 O'Bleness, et al., 1960
Altura en la cruz	0.96		Sutherland y Lush, 1962
Altura en la cruz	0.80 y 0.39		Auriol y Mougín, 1961
Capacidad del cuerpo	0.27;	0.66; 0.84	Wilcox, et al., 1962

Es importante notar en el Cuadro N° 103 que las correlaciones más elevadas entre tamaño y producción obtenidas por Mason et al., (1957) y Heidhues et al., (1961) se refieren a mediciones objetivas hechas con balanzas o cinta métrica, mientras que el resto proviene de calificación subjetiva con escala de puntos. Sin embargo, aún en esta si-

tuación, las correlaciones son bajas. En el estudio de Heidhues et al., se hicieron combinaciones entre mediciones para averiguar si al usar diferentes medidas en forma simultánea en un índice, se podían obtener correlaciones más elevadas. Ellos utilizaron, además, para medir la capacidad, la siguiente fórmula =

$$\frac{\text{área del pecho} + \text{área del barril o panza}}{2} \times \text{largo de la cruz a los huesos de las caderas}$$

Con esta fórmula obtuvieron una correlación de 0.28. Las correlaciones más altas las obtuvieron con las siguientes combinaciones:

Profundidad del pecho y de la cavidad torácica	0.68
Profundidad del pecho y peso del corazón	0.57
Altura en la cruz y peso del corazón	0.50
Largo del cuerpo y peso del corazón	0.49

Es obvio que las medidas que requieren el sacrificio del animal (peso del corazón, determinación de la capacidad torácica) son de muy poca utilidad. Es de notarse que el peso de los pulmones no dio sino una ligera correlación negativa con la producción.

Por eso para dichos autores la forma externa no es ninguna indicación de la capacidad interna o de su funcionamiento. Auriol y Mougin (1961) usaron un índice de la relación entre la circunferencia del pecho y la altura en la cruz y encontraron una corre-

lación de este índice con la producción de leche de tan sólo +0.08.

Se puede concluir que si bien existen algunas correlaciones positivas entre tamaño del animal o de sus órganos internos y la producción lechera, éstas son de relativa poca magnitud y presentan una posibilidad francamente ineficiente para ser utilizadas en el mejoramiento de la productividad lechera.

2. La conformación de la ubre y el temperamento lechero. Entre las medidas fenotípicas de la vaca lechera se puede creer que aquellas relacionadas con la forma y ta-

CUADRO No. 105

Correlaciones fenotípicas entre medidas, tipo de ubre, temperamento lechero y la producción de leche.

Medida	Valor de la correlación	Autores
Tamaño y forma de la ubre	0.10; 0.17; 0.093; 0.19	Freeman y Dunbar, 1955, Johnson y Fourt, 1960 O'Bleness, et al., 1960
Unión delantera de la ubre	0.09; 0.06; 0.20; -0.08	Curtis y Rennie, 1961 Freeman y Dunbar, 1955 Johnson y Fourt, 1960 O'Bleness, et al., 1960
Unión trasera de la ubre	0.17; 0.23; -0.044	Curtis y Rennie, 1961 Johnson y Fourt, 1960 O'Bleness, et al., 1960
Textura y calidad de la ubre	-0.026; 0.12	O'Bleness, et al., 1960 Freeman y Dunbar, 1955
Temperamento lechero y carácter de raza	0.07; 0.16; 0.20; 0.31 0.47; 0.13	Freeman y Dunbar, 1955 Curtis y Rennie, 1961 O'Bleness, et al., 1960 Johnson y Fourt, 1960
Calif. sistema mamario	0.21; y .05	Wilcox, et al., 1962 Wilcox, et al., 1962

maño de la ubre, así como el temperamento lechero, puedan dar mayores correlaciones con la producción que las medidas o apreciaciones de tamaño. El Cuadro No. 105 muestra algunas de estas correlaciones.

Como se puede ver, todas esas correlaciones son relativamente muy bajas y de escasa importancia, por lo que se puede esperar muy poco progreso en producción lechera con el perfeccionamiento de la forma y aún textura de la ubre juzgada subjetivamente. Con respecto al temperamento lechero, que incluye las formas magras y la angulosidad extrema de la vaca lechera del estilo Holstein Americano o de Jersey, su relativa poca correlación con la producción lechera hace pensar si será posible el desarrollo de razas de doble propósito. Esto es sostenible si en realidad la forma y la función son completamente independientes. La mayoría de las razas lecheras europeas (Rojo Danés, Blanco y Rojo Sueco, Normando, Simmenthaler) son

en realidad de doble propósito. Sin embargo hay algunas investigaciones que muestran cierto antagonismo entre las medidas de crecimiento (producción de carne) y la producción de leche, obteniéndose algunas correlaciones negativas de poca magnitud entre las medidas de profundidad de pecho, amplitud del encuentro, circunferencia del pecho y producción de leche, si bien la correlación entre peso y producción fue de cero (Blackmore, et al., 1958). A pesar de que con la información de que se dispone no se puede hacer la decisión final sobre si existe o no este antagonismo, debe de considerarse que el progreso genético obtenible en producción de leche será menor mientras se ponga más atención a los factores de forma y tamaño. En la medida que estos caracteres se tomen en cuenta se reducirá la presión de selección en favor de producción.

La conclusión general a la que han llegado quienes han investigado la existencia de co-

CUADRO No. 106

Indices de herencia para características de la ubre y temperamento lechero.

Características	h ²	Autores
Carácter de raza y lechero	0.32	Freeman y Dunbar, 1955 (Ayrshires)
	0.23	Curtis y Rennie, 1961 (Jerseys)
	0.31	Johnson y Fourt, 1960 (Pardo Suizo)
	0.10	O'Bleness, et. al, 1960 (Holsteins)
	0.17	Wilcox, et al., 1962
Tamaño y forma de la ubre	0.08	Freeman y Dunbar, 1955
Puntuación sistema mamario	0.23	Johnson y Fourt, 1960
	0.09; 0.22; 0.29	Wilcox et. al, 1962
Parte anterior ubre	0.28	Johnson y Fourt, 1960
	-0.05	O'Bleness, et. al, 1960
	0.18	Curtis y Rennie, 1961
Unión anterior de la ubre	0.16	O'Bleness, et al., 1960
Parte posterior de la ubre	0.07	Curtis y Rennie, 1961
	0.04	O'Bleness, et al., 1960
	0.23	Johnson y Fourt, 1960
Unión posterior	0.30	O'Bleness, et al., 1960
Ambas uniones	0.06	Freeman y Dunbar, 1955
Tetas, textura, venas	0.27	Freeman y Dunbar, 1955
Calificación de las tetas	0.20	Curtis y Rennie, 1961

relaciones entre forma y producción, es que aún tomando en cuenta aquellas correlaciones que parecen ser mayores en una población, el progreso que se obtendría mediante su uso sería ridículo comparado con el que se podría obtener en el mismo tiempo usando como base de selección exclusiva el peso de la leche producida (O'Bleness, et al., 1960). En las investigaciones de Johnson y Fourt (1960) con ganado Pardo Suizo en que se obtuvo una correlación entre calificación total por tipo y producción de 0.24, se calcula

que el uso de selección por tipo lograría en cuatro o cinco generaciones el adelanto en producción que se podría lograr en una sola generación bajo selección por leche.

En el Cuadro N° 106 aparecen algunos índices de herencia para características de la ubre y temperamento lechero, y en el Cuadro N° 107 se presentan índices de herencia para el tipo total y algunos de sus componentes que no han sido presentados en el análisis anterior.

CUADRO No. 107

Índices de herencia para puntuación total por tipo y componentes del tipo en ganado lechero (excepto características del ordeño, tamaño y sistema mamario).

Característica	h ²			Autores
Calificación total	0.24			Curtis y Rennie, 1961 (Jersey)
	0.31			Freeman y Dunbar, 1955 (Ayrshire)
	0.37			Johnson y Fourt, 1960 (Pardo Suizo)
Apariencia general	0.35			Johnson y Fourt, 1960
	0.14,	0.29,	0.36	Wilcox, et al., 1962
Cabeza y cuello	0.30			Freeman y Dunbar, 1955
	0.26			Curtis y Rennie, 1961
	0.15			O'Bleness, et al., 1960
Paletas	0.15			Freeman y Dunbar, 1955
	0.10			O'Bleness, et al., 1960
Espinazo y lomo	0.24			Curtis y Rennie, 1961
	0.31			Freeman y Dunbar, 1955
Cruz	0.16			O'Bleness, et al., 1960
Palomilla, inserción cola	0.17			Curtis y Rennie, 1961
Palomilla y perniles	0.32			Freeman y Dunbar, 1955
Patatas, aplomos	0.30			Curtis y Rennie, 1961
	0.18			Freeman y Dunbar, 1955
	0.19,	0.31,	0.34	Wilcox, et al., 1962
	0.20			Johnson y Fourt, 1960
	0.23			Wilcox, et al., 1962
Cuartillas	0.04 a	0.08		O'Bleness, et al., 1960
	0.12			O'Bleness, et al., 1960
Nerviosismo, temperamento psicológico	0.40			O'Bleness, et al., 1960
Largo de la palomilla	0.32 y	0.69		Auriol y Mougín, 1961
Ancho de la cadera	0.28 y	0.60		Auriol y Mougín, 1961
Largo de la cabeza	0.46 y	0.54		Auriol y Mougín, 1961

Selección del ganado lechero

Las múltiples complicaciones sobre medidas productivas del animal lechero y las determinaciones sobre herencia de las diferencias que existen entre individuos o grupos, tienen por objeto ayudar a realizar selección de tal manera que las generaciones futuras sean más productivas que las presentes.

A continuación se hará referencia a los procedimientos más adecuados para efectuar esta selección, de tal manera que el resultado sea lo más efectivo posible.

¿Por qué es tan importante el toro en la cría de ganado lechero?

Alguien podría preguntar, cuál es en realidad la importancia relativa del toro si por ley genética sólo puede contribuir a la mitad de la dotación genotípica de la cría. La respuesta más simple es que el toro es más importante en el mejoramiento, porque él va a dejar mucho más crías que la vaca; pero además, en ganado lechero hay una razón más, derivada de la poca magnitud de los índices de herencia para producción de leche. Estos, que oscilan alrededor de 0.20, quieren decir que en todas las medidas de productividad obtenidas en vacas, hay pocas probabilidades de que los animales superiores lo sean por razones genéticas reproducibles en la nueva generación. La escasa magnitud de los índices de herencia hacen necesario asegurarse por medio de pruebas de progenie, de que un animal en realidad transmite sus cualidades. Las pruebas de progenie son de mucho mayor confianza en un toro que en una vaca, ya que ésta solo deja en promedio unas tres crías en su vida en el establo, y de éstas la mitad serán machos. En cambio el toro puede engendrar rápidamente muchas hijas, sobre todo si se usa en inseminación artificial.

Por lo tanto, a pesar de que la mayoría del análisis hecho en este capítulo se ha basado sobre la productividad de la vaca, ahora se observa que al hablar de selección se debe poner mayor atención a la selección del toro.

Para determinar si un animal de lechería debe ser seleccionado o desechado, es necesario que se haga una estimación de su genotipo, o una estimación del valor genotípico (VEG). Esta estimación sólo se puede hacer a través de su propio fenotipo o el fenotipo de sus parientes más cercanos, y con más exactitud a través del fenotipo de sus descendientes. No es posible conocer el genotipo del individuo, sino tan sólo hacer deducciones sobre él a través de la información que da su fenotipo o el de sus parientes. Las determinaciones sobre si debe ser seleccionado o desechado se hacen más prácticas si se tiene una base de referencia sobre el fenotipo del grupo que se quiere mejorar. Esto introduce la importancia de conocer los promedios de producción de los grupos a los que pertenece el animal bajo estudio.

La información necesaria para hacer deducciones sobre el genotipo de un animal puede ser fácil o difícil de obtener, según que se quiera hacer una inferencia con un alto grado de seguridad o una aproximación aventurada. La información más simple, rápida y barata de obtener es la derivada de la genealogía del animal, ya que es más difícil obtener la producción de otros parientes no mencionados en el árbol genealógico, y finalmente, la información sobre descendientes es mucho más lenta de obtener y más costosa pero en cambio es más exacta.

Formas de probar los toros

Los toros de lechería se someten a pruebas de progenie mediante el registro de producciones de sus hijas. Es indispensable para que una prueba de un toro sea válida, que esas hijas sean elegidas al azar. Muy poca información se obtiene acerca del valor genético de un toro si de 20 de sus hijas se escogen las cinco mejores y con ellas se quiere demostrar que el toro es bueno. En esa forma lo único que en realidad se demuestra es que es capaz de producir algunas hijas buenas, pero su verdadero valor genético sólo lo dará el promedio de las veinte, o en su defecto, el promedio de cinco de sus hijas tomadas al azar dentro de las veinte. Satisfecho este requisito de no selección de las

crías, pueden existir muchas clases de pruebas, desde los tipos más antiguos basados en comparar la producción de las hijas con la de las madres, hasta los métodos más complejos usados actualmente por los centros de inseminación artificial.

I. Prueba de comparación de hijas con sus madres. En este sistema se comparan las producciones de un lote de hijas no seleccionadas de un toro con la de las madres. Es necesario hacer algunas correcciones para que la prueba sea aceptable. En primer lugar, hay que hacer una corrección por la edad de los animales o número del parto, de

tal manera que las lactancias de las hijas y las de las madres representen potencialidad productiva a la misma edad. También es necesario corregir por el contenido de grasa o hacer la comparación en términos de total de leche producida. El Cuadro No. 108 ilustra una prueba típica de esta clase.

Este tipo de prueba fue común por varios años, pero presenta muy serios inconvenientes e inexactitudes, por lo cual en la actualidad está en completo desuso. La razón primordial de su inexactitud radica en el hecho de que el ambiente en el que producen las madres es siempre diferente a aquel en que

CUADRO No. 108

Ejemplos de pruebas de toros lecheros por método de comparación de producción de hijas con producción de madres. Pruebas efectuadas en establecimientos privados.

Nombre del toro:	Meadow View Destiny (Pardo Suizo) Reg. N° 118619		
Promedio de producción de 18 hijas	7,269 kgs. leche	265 kgs. grasa	3.6%
Promedio de producción de 18 madres	5,839 kgs. leche	216 kgs. grasa	3.7%
Diferencia	+ 1,430	+ 49	-0.1%

Indice por igualdad de padres:
dos veces producción de hijas menos
producción de madres:

8,699 314

VEG = Valor estimado del Genotipo. Número de hijas tomando en cuenta índices de herencia para producción de leche y una media del hato de 6,000 kgs. de leche en equivalente adulto. Según fórmula de Henderson (Bratton, et. al., 1962). El índice de herencia es de 0.20. Valor estimado del genotipo de un toro probado en un solo hato:

$$\begin{aligned}
 &\text{Promedio del hato} + \left(\frac{2 n h}{4 + h(n-1h)} \times (\text{promedio de hijas menos promedio hato}) \right) \text{ menos} \\
 &\left(\frac{n h^2}{4 + h(n-1h)} \times (\text{promedio de madres} - \text{promedio hato}) \right) \text{ igual a} \\
 &6,000 + \left(\frac{2(18) \times 0.2}{4 + 0.2(18-1-0.2)} \times \frac{(7269 - 6000)}{6000} \right) - \left(\frac{18 (0.2^2)}{4 + 0.2(18-1-0.2)} \times \frac{(5839 - 6000)}{6000} \right) \\
 &\text{Igual a } 6,000 + \left(\frac{7.2}{7.36} \times (1269) \right) - \left(\frac{.72}{7.36} \times (-161) \right) \text{ igual a:} \\
 &\qquad\qquad\qquad 6,000 + 1,242 + 15.75 = \underline{7,257 \text{ kgs.}}
 \end{aligned}$$

producen las hijas por más que se trate de igualarlos. No solo puede cambiar la alimentación o el racionamiento, sino la bondad agrícola de los años. Una prueba excelente de un toro se puede mandar a hacer por receta, con el simple hecho de darles mejor comida a las hijas que a las madres. Por otra parte también existe el problema del nivel de producción bajo el cual se realiza la prueba, y del número de hijas necesarias. El primer problema se visualiza si se piensa en la facilidad con que un toro puede subir la producción de un hato en que nunca han existido toros mejoradores, en comparación con el mismo toro probado donde por muchas generaciones se han usado toros probados y mejoradores. El segundo problema significa que un toro con muy pocas hijas en su muestra tiene por fuerza una prueba de menor confianza que el que tiene una prueba quizás de la misma magnitud o índice, pero con un mayor número de hijas. Se ha intentado corregir para el nivel de producción ponderando el índice de acuerdo con la media de producción de la raza. Tal es el índice de regresión = 0.5 (Índice de igualdad de padres) + 0.5 (Promedio de la raza). Este promedio de la raza debe de ser en la región o estado en que se hace la prueba. Otro

método más moderno trata de corregir para el nivel de producción del hato así como tomar en cuenta el número de hijos y los índices de herencia de producción de leche. En el Cuadro No. 108 aparece un cálculo de valor estimado del genotipo que utiliza estas correcciones. Sin embargo, persiste el hecho de que es prácticamente imposible corregir para el efecto de ambiente o alimentación distinta entre madres e hijas. Además, se ha descubierto que los toros probados bajo este sistema de comparación entre hijas y madres, ofrecen poca garantía de superioridad cuando son sometidos a pruebas más extensas, en servicios de inseminación artificial.

2. Método de comparación por medio de hijas contemporáneas. Bajo este método la superioridad de un toro se juzga por medio de la producción de sus hijas en comparación de hijas de otros toros que han vivido en las mismas condiciones ambientales y alimenticias y en la misma época que las del toro que se está probando. Con este sistema es necesario que las madres o vacas con que son apareados los dos o más toros bajo prueba sean asignadas al azar a los dos toros. El Cuadro No. 109 ilustra una fórmula para valorar toros por este sistema, con datos de Criollos lecheros de Turrialba, Costa Rica.

CUADRO No. 109

Pruebas de toros por medio de comparaciones entre hijas contemporáneas (de Maltos, 1962). Todas las producciones son de primer parto.

Toro	No. de hijas	Días de lactancia	Prod. de leche kgs.	Porcentaje de grasa	Porcentaje de proteína	Índice estimado para:	
						Total leche kgs.	Total grasa kgs.
Coqueto	10	297.7	1,617.6	4.92	3.47	1,587.0	67.6
Precioso	7	251.1	1,409.9	5.05	3.44	1,460.5	63.1
Panchito	6	261.8	1,603.1	5.50	3.76	1,559.5	67.1
Limeño	8	281.8	1,429.5	5.08	3.46	1,466.1	62.4

Los índices estimados fueron calculados según fórmula de Henderson (Bratton et al., 1962) que es la siguiente: Índice estimado del genotipo =

$$\text{Promedio del hato} + \left(\frac{2nh}{4+h(n-1)} \times \text{Promedio de hijas} - \text{Promedio del hato} \right)$$

En el cuadro anterior el promedio del hato estaba constituido por el promedio del total de lactancias de primer parto obtenidas en los mismos años en el mismo estable. h índice de herencia o sea 0.2 n = número de hijas que completaron la primera lactancia.

El mismo método ha sido usado por Ríos y Bodisco (1962) en el trabajo inicial de mejoramiento de Criollo Lechero Tropical en Venezuela, utilizando como promedio del hato la producción media de todas las crías que venían en vientre o al pie de vacas compradas, y sobre esta base compararon los índices estimados de dos toros usados inicialmente en la selección. El sistema presenta las ventajas obvias de no requerir factores de corrección por edad, ni número de la lactancia, puesto que todas las comparaciones se hacen sobre la primera lactancia y la fórmula permite tomar en cuenta el número de hijas de cada toro en el índice estimado. Lo escaso de la muestra se presta, sin embargo, a serios errores si las madres no fueran asignadas al azar a los toros en prueba.

En realidad en un hato pequeño las posibilidades de selección después de efectuada una prueba de progenie son muy limitadas y es ventajoso someter a prueba toros jóvenes sobre los que ya se posea alguna estimación de confianza sobre su valor genético. El uso de los mismos factores de regresión hacia el promedio del hato se pueden utilizar para preseleccionar toretes cuando se conoce la producción de sus madres y se cuenta con la producción de medias hermanas paternas. La fórmula sugerida por Henderson para aprovechar esta información es:

$$\text{Valor estimado del toro antes de probarlo} = \frac{\text{promedio}}{\text{hato}} + \left(\frac{n h}{4 + (n-1) h} \times \left(\frac{\text{promedio de medias hermanas}}{\text{promedio hato}} - \text{promedio} \right) \right) + \left(\frac{h}{2} \times (\text{producción de la madre} - \text{promedio del hato}) \right)$$

La utilización correcta de la fórmula es posible cuando todos los promedios se refieren a primeras lactancias. Si este no es el caso hay que igualar los promedios con factores de corrección para edad o para el número de la lactancia a un equivalente adulto uniforme.

El método de comparaciones de hijas contemporáneas es inadecuado para el productor en pequeño, pues difícilmente puede tener suficientes lotes disponibles de vacas para

asignar a dos o más toros en un momento dado. Por ejemplo, para probar tres toros simultáneamente, se requiere que éstos inseminen por lo menos treinta vacas cada uno, o sea que es necesario un total de 90 vacas. Por supuesto que teniendo estas noventa vacas disponibles se pueden probar tres toros cada año, de tal manera, que aunque la prueba tarde siete años en dar resultados (un año para cargar las vacas, uno para que terminen de parir, dos años para que crezcan las crías, un año para que a su vez produzcan las crías y un año más para que completen una lactancia), se pueden obtener pruebas sucesivas de tres toros cada año. La prueba de progenie no tendría ningún beneficio si no se le permiten mayores inseminaciones al toro seleccionado de los tres, de tal manera, que el hato de 90 vacas en realidad debería de tener por lo menos unas 50 más para ser cubiertas por el toro ya probado.

3. Estaciones centrales para pruebas de progenie. Debido a la gran sensibilidad de la producción lechera según diferencias ambientales, de manejo o alimenticias, muchos investigadores sugirieron la ventaja de probar progenies de diferentes toros simultáneamente en una estación central de prueba, en donde todas las progenies fueran sometidas a un ambiente idéntico. Dinamarca

es el país que más se distinguió en esta técnica y construyó grandes centros para probar progenies de toros, antes de colocar éstos en servicio extensivo. Después de algunos años de experiencia pusieron los resultados a disposición de varios técnicos de otros países para que efectuaran un estudio del valor de tales pruebas. Robertson y Mason (1956) de Gran Bretaña, y Touchberry, Rottensten y Andersen (1960) el primero norteamericano y los segundos daneses, han

publicado algunos de esos estudios. Ambos trabajos están de acuerdo en la conclusión fundamental de que el costo y la complicación de las pruebas en estaciones centrales no se ve compensado por mayor exactitud en cuanto a la diferenciación de los toros superiores de los inferiores. Las pruebas en las estaciones experimentales tuvieron una tendencia a acentuar diferencias entre las progenies en una magnitud desproporcionada a las verdaderas diferencias observables en los establecimientos privados. Los índices de herencia para producción de leche obtenidos en las estaciones centrales resultaron excesivamente altos (0.58, 0.80, 0.75) sin que ninguno de los investigadores encontrara una razón aceptable para este fenómeno. Lo que resultaba más alarmante, era que el índice de constancia entre pruebas de las estaciones centrales y las pruebas subsecuentes en las granjas no era muy alto. Se obtenían mayores índices entre pruebas preliminares hechas con medias hermanas que permanecían en las granjas y eran probadas allí y la producción subsecuente de mayor número de hijas en las propias granjas. Por ejemplo, en el estudio de Touchberry et al., (1960) la regresión de producción en las granjas con respecto a la producción de prueba en estaciones centrales o en muestras preliminares tomadas en las granjas mismas, fue consistentemente mayor para este segundo método, como puede verse en el Cuadro N° 110.

Debido a esta valiosa experiencia adquirida en Dinamarca, las estaciones centrales de prueba no se han difundido más en los grandes países productores de leche como EE. UU., Canadá, Nueva Zelandia, Australia, Holanda y Gran Bretaña. Por el contrario, todos los esfuerzos oficiales y de cooperativas de productores han ido hacia las pruebas en grandes poblaciones de vacas servidas por inseminación artificial y en las que se realizan pruebas oficiales de producción.

Varios países han adoptado el sistema de probar toros en las fincas mismas. Uno de estos sistemas es el que se practica actualmente en Noruega, conocido con el nombre de "Hedmark" (Skjerold y Sandrik, 1959), en honor al nombre del condado donde se originó (este y otros sistemas de probar toros en Europa han sido descritos por Johanson, 1959, 1961). En dicho condado el 63 por ciento de las vacas en producción están incluidas en pruebas oficiales. Cada toro que va a ser probado se cruza con suficientes vacas para obtener de él de 75 a 100 primeras lactancias. Las hijas permanecen en los establos donde nacen, y su producción es medida de acuerdo con el sistema nacional que incluye pesada oficial de la leche cada tres semanas. Se prueba también el contenido de grasa y proteína de la leche. Además, las características del ordeño de cada vaca son medidas por un técnico especial que viaja con el probador de leche. Se calculan promedios

CUADRO No. 110

Regresión de producción de leche y grasa futuras en las granjas sobre producciones obtenidas en estaciones centrales de prueba o en las propias granjas, según el número de hijas muestreadas por toro (de Touchberry et al., 1960).

No. de hijas en la muestra inicial	Basado en estaciones centrales		Basado en pruebas en granjas	
	Regresión	Adelanto genético en kgs. de leche	Regresión	Adelanto genético en kgs. de leche
5	0.19	86	0.22	81
10	0.25	101	0.36	105
15	0.28	106	0.45	117
20	0.30	110	0.52	126
30	0.32	114	0.61	136

para producción, composición de la leche y características del ordeño al completarse los primeros 200 días, y también a los 300 días de lactancia. Además se obtienen promedios de todas las contemporáneas de estos toros, en los mismos hatos. Las ventajas del sistema radican en que: 1) Todas las hijas de los toros que van a ser probados tienen su primer parto a una misma edad. Las hijas están distribuidas en un gran número de establecimientos y comprenden todos los niveles de alimentación y manejo posibles. Incluyendo solamente vacas que han parido en una edad y estación del año, se elimina la necesidad de factores de corrección para edad, estación o nivel de producción del hato. 2) No existe ninguna selección de hijas pues todas las que hay en las fincas en prueba oficial son incluidas en la prueba del toro. Se ha calculado que el costo de estas pruebas, aún con la inclusión de personal especializado, es apenas de un 20 por ciento del de las llevadas a cabo en estaciones centrales como las de Dinamarca.

En Gran Bretaña la prueba de toros está bajo la administración del Consejo de Comercialización de la Leche (Milk Marketing Board), y es uno de los sistemas más modernos que existen. No sólo usan la valoración de hijas bajo prueba en cuanto a producción media de contemporáneas, sino que se establece un sistema de rotación de toros probados entre diferentes centros de inseminación para evitar la consanguinidad. Además, se efectúan cruzamientos entre los toros probados y las vacas más sobresalientes de diferentes hatos, con el fin de obtener nuevos toros para probar. Todos estos toros jóvenes adquiridos por el sistema de pruebas y desarrollados en un centro de cría, empiezan a suministrar semen cuando llegan a un año de edad.

4. Magnitud de la interacción genética ambiental en pruebas de toros. Uno de los argumentos en favor de las estaciones centrales de prueba de Dinamarca se refería al hecho de que era necesario dar un ambiente favorable a las hijas de los toros bajo prueba, con el objeto de que los potenciales genéticos transmitidos por el toro pudieran expresarse al máximo. O dicho en

otra forma, que en las granjas comerciales las limitaciones de alimentación y cuidado probablemente pondrían un límite a la producción, el cual podía entorpecer la diferencia entre hijas de toros buenos y malos. Este argumento es de gran interés teórico para los ganaderos de América Latina que utilizan ya o piensan utilizar semen congelado proveniente de otros países. ¿Será buen negocio comprar este semen, o será mejor implantar pruebas locales para descubrir los mejores toros para cada región? Nunca se ha hecho una prueba crítica con hijas obtenidas en climas o regiones muy diferentes a donde fueron probados los toros. Lo poco que se sabe por pruebas de progenie realizadas en granjas de diferentes niveles de productividad, indica que los verdaderos toros mejorados son capaces de elevar la producción, tanto en los establecimientos con producción alta como baja. El Cuadro No. 111 muestra los resultados obtenidos en Dinamarca al comparar las producciones obtenidas en las estaciones centrales de prueba con las producciones posteriores obtenidas en todas las fincas, así como en hatos de producción elevada, mediana o mediocre.

Este mismo tema fue abordado por Legates (1962) en EE. UU. mediante el análisis de producciones obtenidas en registro oficial con ganado Jersey, Holstein y Guernsey. Reunió pares de madre e hija dentro de cada raza, y dentro de hatos con cinco niveles diferentes de producción. En cada uno de estos grupos y subgrupos (entre 200 y 1.500 pares en cada subgrupo) calculó el índice de herencia para producción total anual de grasa butirométrica. A pesar de que los coeficientes de variación fenotípica fueron ligeramente mayores en los hatos de menor producción, los índices de herencia fueron relativamente iguales. Esto sucedió en grupos con una producción media anual por vaca de menos de 130 kgs. de grasa, de más de 200 kgs., o de tres niveles intermedios. Este autor concluye que no es necesario pensar en diferentes contribuciones de la herencia según el nivel de productividad del hato. Tampoco se justifica la creencia de ciertos zootecnistas de la necesidad de un nivel ali-

menticio y manejo excelente para descubrir los mejores toros de lechería.

En Gran Bretaña se han llevado a cabo investigaciones similares sobre significado de las pruebas de progenie de toros Holstein y Ayrshire cuando sus hijas estaban en hatos de baja, mediana o alta producción (Robertson et al., 1960). Estos autores presentan una lista de producciones medias por lo menos de 100 hijas de cada toro. En muy raras ocasiones apareció un toro que elevara la producción en un establecimiento y no hiciera lo mismo en otro. Algunos de estos casos ocurrieron con toros que elevaban la producción en hatos mediocres o medianos, pero no con los que produjeron aumento en hatos de promedio muy alto. Sin embargo cuando los toros eran muy notables como mejoradores, había incremento en todos los hatos. Se concluyó que para los planes de mejoramiento lechero de Gran Bretaña no era necesario pensar en selecciones o estirpes especiales para los hatos de gran producción y buen manejo y estirpes diferentes para los hatos medianos o malos que presentan condiciones ambientales inferiores.

La interpretación o extensión de los resultados anteriores a ciertas zonas de América Latina, sobre todo tropicales, requiere precaución. Los datos de Dinamarca fueron tomados todos dentro de un país pequeño con pocas variaciones climáticas de frontera

a frontera. Los datos de Legates son para hatos inscritos en sistemas de mejoramiento de hatos, y a pesar de que estuvieron distribuidos en todo el territorio de EE. UU. se refieren a un clima relativamente templado. Para el trópico es difícil creer que los factores de adaptabilidad al clima no interfieren con la expresión del potencial genotípico de producción. Es necesario confirmar experimentalmente si los toros de gran producción de EE. UU. pueden expresar esta superioridad en climas diametralmente opuestos al lugar en que fueron probados originalmente.

Progreso teórico y real de la selección en ganado lechero

El progreso de la selección es una función de la presión de selección que se aplique, y de la exactitud (índice de herencia) con que el fenotipo sea reflejo del genotipo de los individuos. Los investigadores británicos Rendel y Robertson (1950) han hecho un análisis del progreso posible tomando en cuenta que en un hato cerrado pueden existir cuatro tipos de diferenciales de selección:

- A. El de la superioridad de los toros que van a ser padres de nuevos toros.
- B. El de la superioridad de los toros que van a ser padres de nuevas vacas.

CUADRO No. 111

Comparación de producciones obtenidas por cinco categorías de toros. Probados en estaciones centrales y en diferentes tipos de hatos privados de Dinamarca (de Robertson y Mason 1956).

Categoría y producción de las hijas en estaciones centrales de prueba. Medias en kgs. de la muestra de hijas	I	II	III	IV	V
.....	4,886	4,410	4,167	4,017	3,645
Disminución o elevación sobre la media de diferentes hatos, por hijas de los mismos toros.					
En todos los hatos	+ 132	+ 32	- 12	+ 33	- 67
Hatos de mayor producción	+ 178	+ 2	- 24	+ 28	- 77
Hatos de mediana a baja producción	+ 112	+ 47	- 12	+ 13	- 63

- C. El de la superioridad de las vacas que van a ser madres de toros.
- D. El que se origina de la superioridad de las vacas que van a ser madres de una nueva generación de vacas.

Todos estos diferenciales se calculan en términos de superioridad genética de los animales seleccionados sobre los otros miembros del mismo sexo de la misma generación. En un hato cerrado en que toda la selección se efectúa por medio de pruebas de producción sobre las vacas, las contribuciones de las fracciones A y B a la selección serían de cero. Tomando en cuenta la disponibilidad de hembras de primera lactancia para poder efectuar una selección efectiva, y con un índice de herencia de 0.25 los cálculos de estos investigadores indican un adelanto posible en la producción de 1.0 por ciento por año sobre el nivel medio del hato en ese año. Estos mismos autores calcularon el progreso real obtenido en un hato británico que se mantuvo cerrado durante 30 años y en el cual se efectuaba una selección sistemática. El progreso anual alcanzado fue de 0.7 por ciento y era de una equivalencia aproximada de 15 litros por lactancia por año. De estos 13 litros correspondían a selección de madres que produjeron toros, y solamente dos litros a selección de madres de nuevas vacas.

Este progreso, de una apariencia excesivamente lenta, es sin embargo, el que ha venido sucediendo por muchos años principalmente en las razas lecheras. Lush indica que debe de conceptuarse por lo tanto como un interés compuesto, ya que cada año se capitaliza sobre una cantidad mayor.

El progreso puede mejorar si se aplican diferenciales de selección sobre las fracciones A y B del plan de Rendel y Robertson, es decir, sobre los toros. Como la producción de los toros no se puede conocer en sí, éstos se pueden evaluar por medio del fenotipo de sus medias hermanas o de sus hijas. En teoría también se podría hacer, conociendo la producción de sus hermanas completas, pero en ganado lechero éstas son tan escasas que esta deducción es completamente impráctica. La Figura 41 muestra la superioridad de las correlaciones entre valores de cría

(genotipos) y las medias fenotípicas de medias hermanas o hijas, según el número de ellas y tres niveles de índices de herencia. Es fácil comprobar que a niveles bajos de herencia el valor de las pruebas de progenie es muy superior al de deducciones obtenidas por información sobre medias hermanas.

Sin embargo, en un hato pequeño las pruebas de progenies en toros son de muy escasa utilidad. Dickerson y Hazel (1944) demostraron que en un hato de 120 vacas el progreso genético posible con utilización de pruebas de progenie o sin ellas era casi el mismo. No obstante, en hatos de mayor tamaño las ventajas de las pruebas de progenie son considerables. Robertson y Rendel (1950) efectuaron un cálculo de posible progreso en un hato de 2.000 vacas en que se pudieran probar 20 ó más toros cada tres años en 600 a 800 vacas, para seleccionar uno que fuera usado en los próximos tres años en las 1.400 ó 1.200 vacas restantes. En estas condiciones el progreso anual en porcentaje de producción podría alcanzar un máximo de 1.7 por ciento. En una población de 2.000 vacas las contribuciones al progreso total anual estarían distribuidas en las cuatro fracciones mencionadas anteriormente en la siguiente forma: Fracción A, 43 por ciento; B, 18 por ciento; C, 33 por ciento; y D, 6 por ciento.

En Canadá, Hickman (1961) ha calculado los beneficios que se pueden obtener mediante el uso de toros probados con hijas distribuidas en todos los hatos inscritos en registros de producción, y calcula que el máximo beneficio se obtendría si se someten a prueba por lo menos 20 toros antes de seleccionar uno como mejorador. Con los números de vacas inscritas en registro de producción en ese país, se podrían probar cada dos años 40 toros Guernsey, 160 Jerseys, 150 Ayrshires y 470 Holsteins. El progreso, desde luego, sería más rápido en esta última raza. Carter (1962) en su estudio afirma que este progreso puede alcanzar en la práctica un mejoramiento anual de 1.7 por ciento de la producción, calculado por Specht y McGilliard (1960). Esto es posible aún sin llegar al extremo de tener que probar 20 toros para seleccionar uno, si se toma la precaución de

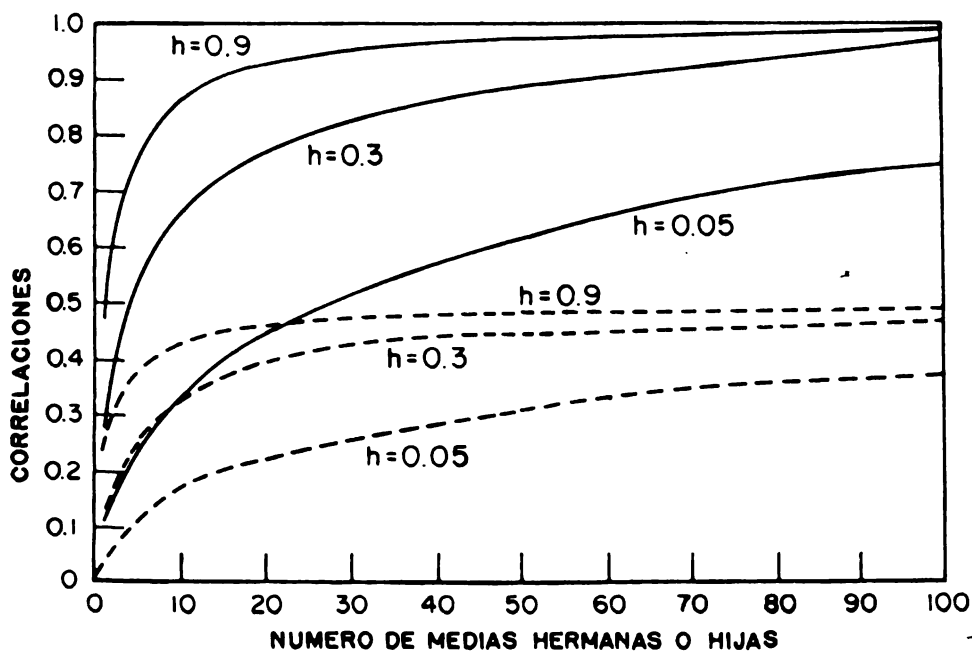


Fig. 41. Correlaciones entre valores estimados del genotipo de un individuo y el fenotipo de un número variable de medias hermanas (línea de puntos) o descendientes (línea continua). Se muestran estas relaciones en tres niveles distintos de índices de herencia y en ausencia de correlaciones ambientales entre los parientes. (De Johansson 1961. Cortesía de la Universidad de Illinois).

que antes de someter a prueba el toro joven llene ciertos requisitos de selección tales como: ser hijo de toro probado por inseminación artificial y de una madre de alta producción, la cual supere en no menos de 20 kgs. de grasa anual a sus contemporáneas de establo, y que esta madre a su vez sea hija de un toro probado como superior por medio de inseminación artificial.

Tamaño del hato e intensidad de selección por progenie

Otro aspecto que limita el beneficio de probar toros en la finca pequeña, es la poca presión de selección que se puede efectuar en un grupo de dos o tres toros. Si se selecciona un toro de dos probados simultáneamente, o uno de tres, se habrá efectuado una selección muy leve. Por estas razones actualmente se considera que los mayores beneficios de la prueba de progenie solo los pueden obtener

los establecimientos muy grandes o los sistemas cooperativos de inseminación artificial.

Specht y McGilliard (1960) han efectuado una investigación sobre el adelanto genético que puede esperarse de sistemas de pruebas de progenie por comparaciones contemporáneas, tomando en cuenta la producción y variabilidad de ésta en 13.800 vacas Holstein hijas de toros usados en inseminación artificial. La situación que ellos encontraron fue la siguiente:

Hato de 25 vacas: Solamente dos toros podrían ser probados simultáneamente. Las posibilidades de descubrir un toro verdaderamente mejorador son muy remotas. Mayor progreso se alcanzaría sin pruebas de progenie, usando por cortos períodos, toros hijos de las mejores vacas. El uso por corto tiempo ayudaría a evitar consanguinidad y mantendría corto el intervalo entre generaciones. También es recomendable

el uso de toros de inseminación artificial provenientes de otros hatos si tienen pruebas satisfactorias.

Hato de 50 vacas: La ventaja de pruebas de progenie sobre la selección por producción de las madres de los toros, es muy pequeña. Si se necesita que el 60 por ciento de la población sea cruzada con los toros jóvenes que se van a probar, las ventajas de los servicios del toro probado solo serían obtenibles sobre 20 vacas.

Hato de 100 vacas: Aquí se encontró una ventaja de las pruebas de progenie de 20 por ciento sobre la selección por producción de madres. El progreso estaría limitado por los errores de muestreo en preseleccionar un máximo de tres toros para pruebas simultáneas.

Hato de 200 vacas: Las ventajas de usar pruebas de progenie por hijas contemporáneas es muy evidente. El progreso genético con prueba de cuatro toros simultáneamente sobre el 60 por ciento de la población, y prolongando el uso de un toro así seleccionado sobre el 40 por ciento restante, ofrece una ventaja de un 25 por ciento mayor que con la selección sin pruebas de progenie.

Una de las principales objeciones de las pruebas de progenie es que alargan el intervalo entre generaciones. Esto se traduce en menor progreso genético por unidad de tiempo.

La reducción del progreso, se puede lograr en grandes poblaciones por medio de mayor intensidad de selección, pero aun en estos casos, es muy importante poder tomar decisiones sobre las pruebas de toros con el menor tiempo posible de intervalo después de que las hijas del toro empiezan a producir. Henderson, en la Universidad de Cornell ha efectuado una serie de investigaciones sobre la utilidad de medidas parciales de las lactancias como armas de selección. Sus conclusiones (vanVleck y Henderson, 1961a, 1961b) son en el sentido de que la selección puede ser tan efectiva basándola en producción parcial como en producción total de la lactancia. Gran parte de sus conclusiones se basan en el hecho de que los primeros y los últimos meses de la lactancia están más expuestos a influencias ambientales que los meses intermedios. En el Cuadro No. 112 se presentan los índices de herencia para producción de leche y grasa de cada uno de los meses de la lactancia.

Potencialidad del adelanto genético mediante la inseminación artificial

A partir de 1940, la inseminación artificial ha hecho grandes adelantos en la parte de técnica de obtención del semen, métodos de dilución, conservación e inseminación. Desde sus albores se anunciaba que este método acarrearía grandes beneficios a la producción, puesto que los mejores toros de

CUADRO No. 112

Índices de herencia y de constancia para la producción de leche y grasa de los primeros diez meses de producción (según VanVleck y Henderson, 1961b).

	Mes de Lactancia									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Índices de Herencia									
Leche	0.11	0.17	0.22	0.19	0.19	0.15	0.14	0.14	0.12	0.08
Grasa	0.19	0.13	0.15	0.07	0.16	0.10	0.10	0.08	0.10	0.07
	Índices de Constancia									
Leche	0.38	0.39	0.41	0.44	0.48	0.50	0.47	0.42	0.35	0.25
Grasa	0.30	0.31	0.35	0.38	0.41	0.44	0.41	0.40	0.35	0.26

cada raza iban a extender su influencia sobre grandes poblaciones de vacas. Los resultados obtenidos hasta la fecha dejan mucho que desear. Si bien el adelanto en técnica es innegable en lo referente al número de vacas que se pueden inseminar con un toro y la fertilidad obtenida, los resultados en mejoramiento genético han sido mínimos. El Cuadro No. 113 muestra los resultados de algunos estudios en que se han comparado las producciones de hijas de toros de centros de inseminación artificial y las producciones contemporáneas de hijas de toros seleccionados por los productores para servicio natural.

Estos resultados han sido motivo de honda preocupación por los centros de inseminación más adelantados. Carter (1962) después de estudiar detenidamente la situación existente en EE. UU. concluye que la falla ha sido originada en los métodos de evaluar

los toros. La mayoría de los centros de inseminación empezaron a trabajar con toros con muy pocas pruebas de su valor genético. Los toros seleccionados por su genealogía fueron responsables de muchas fallas. Posteriormente se puso mucho énfasis en el uso de toros probados, pero estas pruebas se hacían en establecimientos privados, con el método antiguo de comparaciones entre madres e hijas. Se ha comprobado que dicho método da lugar a muchas inexactitudes, aun cuando se incluyan ocho o más hijas en cada comparación. Este mismo autor ha investigado el grado de confianza que se puede tener con pruebas hechas en hatos privados y bajo servicio natural con la obtención de 10 hijas, en comparación con la confianza que se puede depositar en la prueba hecha en diferentes hatos por el propio centro de inseminación artificial usando un número va-

CUADRO No. 113

Comparaciones contemporáneas entre producciones de hijas de toros de centros de inseminación y toros de particulares usados en monta natural.

Raza	Aumento o disminución de la producción con respecto a vacas contemporáneas de servicio natural. Kgs. de leche por lactancia	Autores
Holstein	- 78 (en 35 hatos)	} Hahn, et al., 1958. Georgia, EE. UU.
Guernsey	- 114 (en 20 hatos)	
Jersey	+ 207 (en 26 hatos)	
3 razas	+ 166	Tucker, et al., 1960 N. Carolina, EE.UU.
Holstein	+ 117 (sobre 332 crías art. y 403 nat.)	} Robertson y Rendel, 1954 Gran Bretaña.
Shorthorn	- 22.5 (sobre 803 crías art. y 975 nat.)	
Guernsey	- 63 (sobre 288 crías art. y 351 nat.)	
Holstein	+ 56 (sobre 558 crías art. y 864 nat.)	} Wadell y McGilliard, 1959. Michigan, EE.UU.
Guernsey	- 3 (sobre 116 crías art. y 197 nat.)	
Jersey	+ 7 (sobre 54 crías art. y 73 nat.)	

CUADRO No. 114

Forma en que se repiten las producciones bajo inseminación artificial de pruebas de toros efectuadas en diferentes circunstancias de un número variable de hijas (Carter, 1962).

Tipo de prueba preliminar	Valor de la regresión de pruebas futuras bajo inseminación artificial con gran número de hijas con respecto a una prueba preliminar con un número limitado de hijas
Prueba en hatos privados y con 10 hijas por toro	0.25
Prueba bajo inseminación artificial con:	
10 hijas	0.40
25 hijas	0.62
50 hijas	0.77
100 hijas	0.87
500 hijas	0.97
distribuidas al azar en varios hatos	

riable de hijas. Todas las decisiones en este último caso serían por producción de los mismos hatos de hijas contemporáneas.

Se han propuesto métodos de probar toros utilizando los hatos mismos de los centros de inseminación artificial para que produzcan ahí las hijas de los toros que se

quieren probar, al mismo tiempo que se ordeñan hijas de otros toros. Esto implica que los miembros de una cooperativa de inseminación artificial deben estar de acuerdo en que un porcentaje anual de sus vacas sea cubierto por toros sin prueba. El centro completa un número no menor de 100 servicios

CUADRO No. 115

Diferencias comparativas de vacas obtenidas por inseminación artificial y vacas obtenidas por servicio natural en los mismos hatos, y en los mismos años y estaciones del año, cuando los toros eran probados en hatos privados (1951-1958) y cuando los toros fueron probados por el propio centro de inseminación artificial y gran número de sus hijas empezaron a producir lactancias completas (1959) (de VanVleck y Henderson, 1961a).

Año	Número de comparaciones	Superioridad de hijas de inseminación art.	
		Leche kgs.	grasa kgs., por lactancia
1951	606	119.1	4.51
1952	721	27.0	2.86
1953	1,026	5.23	1.48
1954	1,134	129.2	4.65
1955	1,214	150.6	5.15
1956	1,176	76.9	5.25
1957	960	88.4	3.83
1958	1,866	46.9	3.57
1959	1,521	162.4	8.01

por toro. Las hijas de dichos toros serán manejadas en forma igual que todas las demás del hato. Los datos de producción se someten a recopilación y evaluación por técnicos del servicio de inseminación artificial y los verdaderamente superiores son retornados al servicio. El Estado de Nueva York fue el primero en poner en práctica estos métodos de selección en 1950. Las producciones de las hijas de los primeros toros sometidos a estas pruebas aparecieron en 1955 y en ese año se tomaron las primeras deci-

siones sobre los toros que deberían retornar a servicio después de la prueba. La influencia de estos toros empezó a sentirse en la población total servida por el centro de inseminación en 1959. Los resultados que aparecen en el Cuadro No. 115 han comprobado la bondad del método, ya que en el primer año en que aparece gran número de lactancias de hijas de los toros seleccionados por el nuevo sistema hay una superioridad mayor de las hijas de inseminación artificial que en ningún año anterior.

Referencias

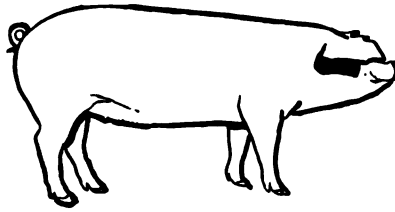
- ADLER, H. C. 1960. The comparative efficiency of the intracervical and intrauterine insemination of cattle with streptomycin-treated and non-treated semen. *Acta. Vet. Scand.* 1:105.
- ALIM, K. A. 1962. Environmental and genetic factors affecting milk production of Butana cattle in the Sudan. *J. Dairy Sci.* 45:242.
- AMANN, R. R. y ALMQUIST, J. O. 1962. Reproductive capacity of dairy bulls. VII. Direct and indirect measurement of testicular sperm production. *J. Dairy Sci.* 45:774.
- AMBLE, V. N., KRISHNAN, K. S. y SRIVASTAVA, J. S. 1958. Statistical studies on breeding data of Indian herds of dairy cattle. I. Red Sindhi herds at Hosur and Bangalore. *Indian J. Vet. Sci.* 28:33.
- AROIRA, J. A. D. C. 1958. Idade e peso ao primeiro cio e primeiro cio fértil de novilhas em Zebu leiteiro. *Rio de Janeiro, Instituto de Zootecnia. Publ. N° 22.*
- ASCHBACKER, P. W., SMITH, V. R. y STONE, W. H. 1956. Observations on fertility following inseminations at three stages of the same estrus. *J. Anim. Sci.* 15:952.
- ASDELL, S. A. 1951. Variations in amount of culling from D.H.I.A. herds. *J. Dairy Sci.* 34:529.
- _____, DE ALBA, J. y ROBERTS, S. J. 1949. Studies on the estrous cycle of dairy cattle: cycle length, size of corpus luteum and endometrial changes. *Cornell Vet.* 39:389.
- ASDELL, S. A. 1946. Patterns of mammalian reproduction. Ithaca. New York, Comstock.
- AURIOL, P. y MOUGIN, B. 1961. Production laitière et conformation dans la race Montbeliarde. *Ann. Zootech.* 10:5.
- BATEMAN, J. V. y DE ALBA, J. 1961. Relative protein content of milk produced by four breed groups in a tropical environment. *J. Dairy Sci.* 44:1190. (Abstract).
- BEARDEN, H. J., HANSEL, W. y BRATTON, R. W. 1956. Fertilization and embryonic mortality rates of bulls with histories of either low or high fertility in artificial breeding. *J. Dairy Sci.* 39:312.
- BECKER, R. B., DIX, P. T. y SPURLOCK, A. H. 1954. Productive life-span of dairy cattle. *Florida Agric. Exp. Sta. Bull. N° 540.*
- BLACKMORE, D. W., MCGILLIARD, L. D. y LUSH, J. L. 1958. Relationship between body measurements, meat conformation and milk production. *J. Dairy Sci.* 41:1050.
- BODISCO, V. y MAZZARI, G. 1962. Eficiencia reproductiva de las vacas Criollas y Pardo Suizas en el Centro de Investigaciones Agronómicas. Maracay, Venezuela, Centro Nac. Invest. Agron. Bol. Tec. N° 14.
- _____, y CARNEVALLI, A. 1962. Mortalidad de becerros Criollos y Pardo Suizos en el Centro de Investigaciones Agronómicas. Maracay, Venezuela, Centro Nac. de Invest. Agron. (mimeo.)

- _____, RIOS, C. E. MORILLO, F. y OCANDO, A. 1962. Comportamiento del ganado criollo lechero en fincas privadas de la región del Río Limón en el Estado Zulia. I. Informaciones preliminares. Maracay, Venezuela, Centro Invest. Agron. Bol. Tec. N° 13.
- BOYD, L. J., SEATH, D. M. y OLDS, D. 1954. Relationship between level of milk production and breeding efficiency in dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 13:89.
- BRANTON, C. y MILLER, G. D. 1959. Some hereditary and environmental aspects of persistency of milk yield of Holstein-Friesians in Louisiana. *J. Dairy Sci.* 42:923.
- _____, BRATTON, R. W. y SALISBURY, G. W. 1949. Semen production and fertility of dairy bulls fed rations containing proteins of plant and animal origin. *J. Dairy Sci.* 32:292.
- _____, GRIFFITH, W. L., NORTON, H. W. y HALL, J. G. 1956. The influence of heredity and environment on the fertility of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 39:933.
- BRATTON, R. W., MUSGRAVE, S. D., DUNN, H. O. y FOOTE, R. H. 1961. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. III. Influence of underfeeding and overfeeding from birth through 80 weeks of age on growth, sexual development, semen production and fertility of Holstein bulls. *Cornell Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 964.
- BUCH, N. C., TYLER, W. J. y CASIDA, L. E. 1955. Post partum estrus and involution of the uterus in an experimental herd of Holstein-Friesian cows. *J. Dairy Sci.* 38:73.
- CARMAN, G. M. 1955. Interrelations of milk production and breeding efficiency in dairy cows. *J. Anim. Sci.* 14:753.
- CARMO, JOSE DO. 1960. Contribuicao ao estudo do comportamento da raça Scwys no Brasil. Rio de Janeiro, Inst. Zootec. Publ. N° 34.
- CARNEIRO, G. G. y LUSH, J. L. 1954. Reproductive rates and growth of purebred Brown Swiss cattle in Brazil. *J. Dairy Sci.* 37:1145.
- _____, BROWN, P. P. y MEMORIA, J. M. P. 1957. Eficiencia reproductiva de raças leiteiras européias em Pedro Leopoldo. *Arch. Esc. Sup. Vet., Minas Gerais.* 10:25.
- CARTER, H. W. 1962. Effectiveness of artificial insemination in dairy cattle improvement. *J. Dairy Sci.* 45:276-281.
- COBBLE, J. W. y HERMAN, H. A. 1951. The influence of environmental temperature on the composition of milk of the dairy cow. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 485.
- COLLINS, W. E., INSKEEP, K. K., DREHER, W. H., TYLER, W. J. y CASIDA, L. E. 1962. Effect of age on fertility of bulls in artificial insemination. *J. Dairy Sci.* 45:1015.
- CURIE, E. J. 1956. The influence of milk yield on fertility in dairy cattle. *J. Dairy Res.* 23:301.
- CURTIS, R. J. y RENNIE, J. C. 1961. The heritability of various type components and their relationship to production in Canadian Jersey cattle. *Canadian J. Anim. Sci.* 41:23.
- DAVIS, H. P. 1950a. Reproductive efficiency in a Holstein herd 1897-1950. *J. Dairy Sci.* 34:495.
- _____. 1950b. What becomes of animals born in a dairy herd during forty four years. *J. Anim. Sci.* 9:636. (Abstract).
- DE ALBA, J. y CARRERA, C. 1958. Selección del ganado criollo lechero tropical. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Comun. Turrialba. N° 61.
- DE FRIES, J. C., TOUCHBERRY, R. W. y HAYS, R. L. 1959. Heritability of the length of the gestation period in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 42:598.
- DICKERSON, G. E. y HAZEL, L. N. 1944. Effectiveness of selection on progeny performances as a supplement to earlier culling of livestock. *J. Agric. Res.* 69:459.
- DICKINSON, A. G. 1961. Modification of gestation length in cattle by the type of environment present at the end of pregnancy. *Anim. Prod.* 3:301.
- DICKINSON, F. N. y TOUCHBERRY, R. W. 1961. Livability of purebred vs. crossbred dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 44:879.
- DODD, F. H. y NEAVE, F. K. 1951. Machine milking rates and mastitis. *J. Dairy Res.* 18:240.
- DONALD, H. P. 1963. Prenatal deaths among calves in a crossbred dairy herd. *Anim. Prod.* 5:87.
- DUKELOW, W. R., FREDERICK, E. C. y GRAHAM, E. F. 1960. Frequency of ejaculation in the bovine. *J. Dairy Sci.* 43:1335.
- DUNBAR, R. S. y HENDERSON, C. R. 1953. Heritability of fertility in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 36:1063.
- DZIUK, P. J., HERVEY, M. C., BRUNDAGE, A. L. y DONKER, J. D. 1952. The heritability of the length of the estrous cycle in the bovine. *J. Anim. Sci.* 11:740. (Abstract).
- ECKLES, C. H. 1915. The ration and age of calving as factors influencing the growth and dairy qualities of cows. *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 139.
- ERB, R. E. y MORRISON, R. A. 1957. Effect of mummified fetuses on the prolificacy of Holsteins. *J. Dairy Sci.* 40:1030.
- _____, y MORRISON, R. A. 1958. Estrus after conception in a herd of Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 41:267.
- _____, y HOLTZ, E. W. 1958. Factors associated with estimated fertilization and service efficiency of cows. *J. Dairy Sci.* 41:1541.
- _____, ANDERSON, W. R., HINZE, P. M. y GILDOW, E. M. 1960. Inheritance of twinning in a herd of Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 43:393.

- FALLON, G. R. 1958. Some aspects of oestrus in cattle, with reference to fertility on artificial insemination. I. The pattern of oestrous cycles. *Qd. J. Agric. Sci.* 15:25.
- FLIPSE, R. J. y ALMQUIST, J. O. 1954. Effect of dehydrated young grass as a supplement in dry lot feeding on the reproductive efficiency of dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 37:1123.
- _____ y ALMQUIST, J. O. 1961. Effect of total digestible nutrient intake from birth to four years of age on growth and reproductive development and performance of dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 44:905.
- _____, ALMQUIST, J. O. y JOHNSON, P. E. 1956. Effect of proteins of plant and animal origin on the growth, reproductive development and semen production of young dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 39:60.
- FREEMAN, A. E. y DUNBAR, R. S. 1955. Genetic analysis of the components of type, conformation and production in Ayrshire cows. *J. Dairy Sci.* 38:428.
- GRIEVE, D., RENNIE, J. C. y RAITHBY, G. E. 1958. Heritability of various characteristics of body conformation and their association with production of Holstein-Friesian cows in Canada. *J. Dairy Sci.* 41:748.
- HAFS, H. D., HOYT, R. S. y BRATTON, R. W. 1959. Libido, sperm characteristics, sperm output and fertility of mature dairy bulls ejaculated daily or weekly for thirty two-weeks. *J. Dairy Sci.* 42:626.
- HAHN, E. W., CARMON, J. L. y MILLER, W. J. 1958. An intra-herd contemporary comparison of the production of artificially and naturally sired dairy cows in Georgia. *J. Dairy Sci.* 41:1061.
- HEEREN, A. T. 1957. Untersuchungen über Zwillingsvorkommen bei dem Schwarzbunten Niederungsvieh der ostfriesischen Stammviehzucht. (The incidence of twinning in Black Pied Lowland cattle in East Friesian pedigree breeding). *Vet. med. Dissertation, Tierarztl. Hochschule, Hannover.*
- HEIDUES, T., SWETT, W. W. y KIDDY, C. A. 1961. Interrelationships between certain measurements of external body form, internal anatomy and fat production. *J. Dairy Sci.* 44:115.
- HERMAN, H. A. y EDMONSON, J. H. 1950. Factors affecting the interval between parturition and first estrus in dairy cattle. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 462.
- HICKMAN, G. C. 1961. Estimating breeding values of breeding bulls from Canadian R. O. P. records. *Canadian J. Anim. Sci.* 41:40.
- HOEKSTRA P. y BOER, I. H. DE. 1960. Animal breeding research in the Netherlands. *Anim. Breed. Abstr.* 28:1.
- HOFSTAD, M. S. 1941. A study of breeding records of one large herd of dairy cattle. *Cornell Vet.* 31:379.
- JAFAR, S. M., CHAPMAN, A. B. y CASIDA, L. E. 1950. Causes of variation in length of gestation in dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 9:593.
- JOHANSSON, I. 1953. The manifestation and heritability of quantitative characters in dairy cattle under different environmental conditions. *Acta Genet.* 4:221.
- _____. 1959. Progeny testing methods in Europe. *A. I. Dig.* 7:6.
- _____. 1961. Genetic aspects of dairy cattle breeding. Urbana, Univ. of Illinois Press.
- _____ y HANSSON, A. 1940. Causes of variation in milk and butterfat yield of dairy cows. *K. Landtbr. Akad. Handl., Stockh.* 79:1.
- _____ y CLAESSE, O. 1957. Factors affecting the composition of milk. En: Hammond, H. *Progress in the physiology of farm animals.* London, Butterworths. v. 13, cap. 21.
- JOHNSON, L. A. y CORLEY, E. L. 1961. Heritability and repeatability of first, second, thirds and fourth records of varying duration in Brown Swiss cattle. *J. Dairy Sci.* 44:535.
- JOHNSON, K. R. y FOURT, D. L. 1960. Heritability, genetic and phenotypic correlations of type, certain components of type and production in Brown Swiss cattle. *J. Dairy Sci.* 43:975.
- KENDRICK, J. F. 1953. Standardizing D. H. I. A. records in proving dairy sires. *U. D. Dept. Agric. Bureau Dairy Indust. Inf. Bull.* N° 162.
- KLEIBER, M. 1961. *The fire of life; an introduction to animal energetics.* New York, Wiley.
- KLEIN, J. W. y WOODWARD, T. E. 1943. Influence of length of dry period upon the quantity of milk produced in the subsequent lactation. *J. Dairy Sci.* 26:705.
- LEGATES, J. E. 1954. Genetic variation in services per conception and calving interval in dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 13:81.
- _____. 1960. Genetic and environmental factors affecting the solids-not-fat composition of milk. *J. Dairy Sci.* 43:1527.
- _____. 1962. Heritability of fat yields in herds with different production levels. *J. Dairy Sci.* 45:990.
- LENNON, H. D. y MIXNER, J. D. 1958. Relation of lactation milk production in dairy cows to maximum initial milk yield and persistency of lactation. *J. Dairy Sci.* 41:969.
- LUDWICK, T. M. y PETERSEN, W. E. 1943. A measure of persistency of lactation in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 26:439.
- LUSH, J. L. 1950. Inheritance of susceptibility to mastitis. *J. Dairy Sci.* 33:121.
- MAHADEVAN, P. 1951. The effect of environment and heredity on lactation. *J. Agric. Sci.* 38:1264.
- MALTOS, J. 1962. Pruebas de toros en el mejoramiento del ganado criollo lechero tropical. *Turrialba* 12:36.

- MARES, S. E., MENGE, A. C., TYLER, W. J. y CASIDA, L. E. 1961a. Genetic factors affecting conception rate and early pregnancy loss in Holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 44:96.
- _____, MENGE, A. C., TYLER, W. J. y CASIDA, L. E. 1961b. Variation in estrual cycles of Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 44:897.
- MASON, I. L. y ROBERTSON, A. 1956. The progeny testing of dairy bulls at different levels of production. *J. Agric. Sci.* 47:367.
- _____, ROBERTSON, A. y GJELSTAD, B. 1957. The genetic connexion between body size, milk production and efficiency in dairy cattle. *J. Dairy Res.* 24:135.
- MEADOWS, C. E. y LUSH, J. L. 1957. Twinning in dairy cattle and its relation to production. *J. Dairy Sci.* 40:1430.
- McDOWELL, R. E., FLETCHER, J. L. y JOHNSON, J. C. 1959. Gestation length, birth weight and age at first calving of crossbred cattle with varying amounts of Red Sindhi and Jersey breeding. *J. Anim. Sci.* 18:1430.
- McENTEE, K., HOUGHES, D. E. y GILMAN, H. L. 1954. Experimentally produced vibriosis in dairy heifers. *Cornell Vet.* 44:376.
- McTACKETT, A. R. 1956. Oestral cycles and conception rates in two trichomonas foetus infected dairy herds in Queensland. *Qd. J. Agric. Sci.* 13:229.
- _____. 1958. The gestation length of Australian Illawarra Shorthorns in Queensland. *Qd. Agric. J.* 84:22.
- MITCHELL, R. G., CORLEY, E. L., HEIZER, E. E. y TYLER, W. J. 1957. Heritability and phenotypic and genetic correlation between type ratings and milk and butterfat production in Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 40:632.
- MOELLER, A. N. y VAN DEMARK, N. L. 1951. The relationship of the interval between inseminations to bovine fertility. *J. Anim. Sci.* 10:988.
- MORRISON, R. A. y ERB, R. E. 1957. Factors influencing prolificacy of cattle. I. Reproductive capacity and sterility rates. *Washington Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.* N° 25.
- NALBANDOV, A. y CASIDA, L. E. 1942. Ovulation and its relation to estrus in cows. *J. Anim. Sci.* 1:189.
- O'BLENESS, G. V. y VAN VLECK, L. D. 1962. Reasons for disposal of dairy cows from New York herds. *J. Dairy Sci.* 45:1087.
- _____, VAN VLECK, L. D. y HENDERSON, C. R. 1960. Heritabilities of some type traits and their genetic and phenotypic correlations with production. *J. Dairy Sci.* 43:1490.
- OLDS, D. y SEATH, D. M. 1953. Repeatability, heritability and the effect of level of milk production on the occurrence of first estrus after calving in dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 12:10.
- _____, y SEATH, D. M. 1954. Factors affecting reproductive efficiency in dairy cattle. *Kentucky Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 605.
- ORMISTON, E. E. 1949. Calf losses in a dairy herd consisting of five breeds. *J. Dairy Sci.* 32:712.
- PALSSON, E. 1952. The age at first insemination and its effect on the conception in heifers of the Swedish Lowland Breed. *Rep. 2d. Int. Congr. Physiol. Path. Anim. Reprod. Artif. Insem.* 3:188.
- PARKER, J. B., BAYLEY, N. D., FOHRMAN, M. H. y PLOWMAN, R. D. 1960. Factors influencing dairy cattle longevity. *J. Dairy Sci.* 43:401.
- POU, J. W., HENDERSON, C. R., ASDELL, S. A., SYKES, J. F. y JONES, R. C. 1953. A study of inheritance of breeding efficiency in the Beltsville dairy herd. *J. Dairy Sci.* 36:909.
- RAHLMANN, D. F. y MEAD, S. W. 1958. The occurrence of post-conception estrus in seven herds of Jersey cattle. *Proc. W. Div. Amer. Dairy Sci. Assn. 39th Ann. Meet.* 1958:67.
- REID, J. R., WARD, G. M. y SALISBURY, R. L. 1948. Simple versus complex concentrate mixtures for young breeding bulls. *J. Dairy Sci.* 31:429.
- _____, LOOSLI, J. K., TURK, K. L., TRIMBERGER, G. W., ASDELL, S. A. y SMITH, S. E. 1957. Effect of nutrition during early life upon the performance of dairy cows. *Proc. Cornell Nutr. Conf. Feed Mfrs.* 1957:65.
- RENDEL, J. M. y ROBERTSON, A. 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. *J. Genet.* 50:1.
- _____, ROBERTSON, A., ASKER, A. A., KHISHIN, S. A. y RAGAB, M. T. 1957. The inheritance of milk production characteristics. *J. Agric. Sci.* 48:426.
- RIOS, C. E. y BODISCO, V. 1962. Pruebas de toros criollos lecheros en el Centro de Investigaciones Agronómicas. Maracay, Venezuela, *Min. Agric. y Cria. Bol. Tecn.* N° 15.
- ROBERTSON, A. y RENDEL, J. M. 1950. The use of progeny testing with artificial insemination in dairy cattle. *J. Genet.* 50:21.
- _____, y RENDEL, J. M. 1954. The performance of heifers got by artificial insemination. *J. Agric. Sci.* 44:184.
- _____, y MASON, I. L. 1956. The progeny testing of dairy bulls: a comparison of special station and field results. *J. Agric. Sci.* 47:376.
- _____, O'CONNOR, L. K. y EDWARDS, J. 1960. Progeny testing dairy bulls at different management levels. *Anim. Prod.* 2:141.
- SALISBURY, G. W. 1944. A controlled experiment in feeding wheat germ oil as a supplement to the normal ration of bulls used in artificial insemination. *J. Dairy Sci.* 27:551.

- _____ y VAN DEMARK, N. L. 1961. Physiology of reproduction and artificial insemination in cattle. San Francisco, Freeman.
- SKJEROLD, H. y SANDRIK, O. 1959. The Hedmark system for progeny testing of dairy bulls with special reference to artificial insemination. *Emp. J. Exp. Agric.* 27:59.
- SNYDER, J. W. y RALSTON, N. P. 1955. Effect of forced exercise on bull fertility. *J. Dairy Sci.* 38:125.
- SPECHT, L. W. y MCGILLIARD, L. D. 1960. Rates of improvement by progeny testing in dairy herds of various sizes. *J. Dairy Sci.* 43:63.
- STEWART, A. y O'CONNOR, L. K. 1957. Wastage and culling in private milk record herds, 1955-56. *Vet. Rec.* 69:1021. Also in *Rep. Prod. Div. Milk Mktg. Bd.* 1956-57. N° 7:90.
- STONAKER, H. H. 1953. Estimates of genetic changes in an Indian herd of Red Sindhi dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 30:688.
- SUTHERLAND, T. M. y LUSH, J. L. 1962. Effects of inbreeding on size and type in Holstein-Friesian cattle. *J. Dairy Sci.* 45:390.
- TABLER, K. A. y TOUCHBERRY, R. W. 1959. Selection indices for milk and fat yield of Holstein-Friesian dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 42:123.
- TANABE, T. Y. y CASIDA, L. E. 1949. The nature of reproductive failures in cows of low fertility. *J. Dairy Sci.* 32:237.
- _____ y ALMQUIST, J. O. 1953. Some causes of infertility in dairy heifers. *J. Dairy Sci.* 36:586.
- TOUCHBERRY, R. W. 1957. The association between the level of butterfat production and the number of services required per conception. 4th. *Conv. Ann. Soc. Ital. Genet. Agric.* p. 89.
- _____, ROTTENSTEN, K. y ANDERSEN, H. 1960. A comparison of dairy sire progeny tests made at special Danish testing stations with tests made in farmers herds. *J. Dairy Sci.* 43:529.
- TRIMBERGER, G. W. 1954. Conception rates in dairy cattle from services at various intervals after parturition. *J. Dairy Sci.* 37:1042.
- TUCKER, W. L., LEGATES, J. E. y FARTHING, B. R. 1960. Genetic improvement in production attributable to sires used in artificial insemination in North Carolina. *J. Dairy Sci.* 43:982.
- TURNER, C. W. 1936. Factors affecting the composition of milk. *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 365.
- TYLER, W. J. y HYATT, G. 1947. The heritability of milk and butterfat production and butterfat percentage in Ayrshire cattle. *J. Anim. Sci.* 6:479.
- VAN DEMARK, N. L. y SALISBURY, G. W. 1950. The relation of the postpartum breeding interval to reproductive efficiency in the dairy cow. *J. Anim. Sci.* 9:305.
- VAN VLECK, L. D. y HENDERSON, C. R. 1961a. Improvement in production of New York Holsteins due to artificial insemination. *J. Dairy Sci.* 44:1328.
- _____ y HENDERSON, C. R. 1961b. Estimates of genetic parameters of some functions of part lactation milk records. *J. Dairy Sci.* 44:1073.
- _____ y HENDERSON, C. R. 1961c. Utilizing both part and complete daughter records in sire evaluation. *J. Dairy Sci.* 44:2068.
- VERLEY, F. A. y TOUCHBERRY, R. W. 1961. Effects of crossbreeding on reproductive performance of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 44:2058.
- WADELL, L. H. y MCGILLIARD, L. D. 1959. Influence of artificial breeding on production of Michigan dairy herds. *J. Dairy Sci.* 42:1079.
- WEAVER, E., HORWOOD, R. E. y SMILEY, E. S. 1949. Losses of calves in dairy herds. *Michigan Agric. Exp. Sta. Quart. Bull.* N° 32.
- WILCOX, C. J. y PFAU, K. O. 1958. Effect of two services during estrus on the conception value of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 41:997.
- _____, PFAU, K. O., MATHER, R. E., GABRIEL, R. F. y BARTLETT, J. W. 1962. Phenotypic, genetic and environmental relationships of milk production and type ratings of Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 45:223.
- WILLIAMS, G. 1960. Observations on the fertility of newly established herds. *Vet. Rec.* 72:197.
- YOUNG, C. W., LEGATES, J. E. y LECCE, J. G. 1960. Genetic and phenotypic relationships between clinical mastitis, laboratory criteria, and udder height. *J. Dairy Sci.* 43:54.



Reproducción y selección de suinos

Los cerdos de una explotación moderna son animales sumamente especializados. Esta especialización incluye el manejo, la alimentación y la constitución genética de los individuos. Desde el punto de vista de la selección genética, pocas especies han sufrido tantas transformaciones desde su domesticación, como el cerdo. Han tenido cambios de tamaño, de forma y de aptitud para depositar grasa. La mayoría de estos cambios han ocurrido como reflejo de movimientos en la demanda por diferentes productos del cerdo, y actualmente se conocen razas de cerdos especiales para carne, para tocino y para grasa.

En la producción de estos tipos especiales que demanda el mercado entran tanto factores genéticos como de alimentación y manejo. Por ejemplo el cerdo Tamworth o Yorkshire, ha sido tradicionalmente más apto para tocino, pero además, las raciones a base de cebada son más propias para producir cerdos para tocino que las de maíz; estas últimas son más adecuadas para producir grasa. La intensidad de la ceba, o riqueza de la ración y la edad de sacrificio también son factores de-

terminantes sobre el tipo de cerdo que se produce. En la explotación moderna se requieren las raciones más eficientes para el fin deseado, utilizadas a través de cerdos que posean el tipo final que busca el mercado, y con un alto grado de eficiencia reproductiva. En este capítulo se examinarán ejemplos de explotaciones y experimentos recientes que puedan servir de normas sobre eficiencia reproductiva y sobre métodos de cría y de selección.

En general América Latina se ha mantenido al margen de los cambios de tipos de cerdos comerciales. Esto se debe a que casi sin excepción los países de América Latina no poseen sobreproducción de granos, y el cerdo es un artículo de lujo en el mercado si se compara en precio con el bovino. El mercado actual no discrimina particularmente en contra del cerdo de manteca, como sucede en EE. UU. y Europa. Esto no significa que sea menos importante alcanzar los altos niveles de reproducción y eficiencia de conversión de alimentos para salir adelante en el negocio.

Reproducción

Ciclo estroal

El cerdo es del tipo reproductivo llamado poliestroal continuo durante todo el año. Sin embargo, en la explotación comercial moderna se reconocen solamente dos épocas apropiadas de parición: la de primavera y la de invierno.

En comparación con el enorme volumen de publicaciones recientes sobre la nutrición, manejo y sanidad del cerdo, la información que existe sobre su fisiología y genética es relativamente escasa. Sin embargo, los adelantos que se han hecho en eficiencia reproductiva están evidenciados por el hecho de que el cerdo salvaje rara vez tiene más de cuatro lechones, mientras que las razas modernas con facilidad alcanzan promedios de 12. En la explotación moderna se exige a la marrana de cría que tenga dos partos anuales y se ambicionan promedios de 20 lechones por cerda por año y un número de destetados superiores a 16.

1. Iniciación de ciclos estroales, la pubertad. La edad de aparición del primer celo en la cerda es generalmente de siete meses. Hay evidencia de que la edad de la pubertad puede ser influenciada por la nutrición y por la constitución genética. En cerdas consanguíneas de diferentes líneas, Warnick et al., (1951) encontraron que los promedios de edad del primer celo variaron de 176 a 236 días en una prueba, y de 201 a 251 en otra.

Como para la empresa comercial de cerdos es de gran importancia que la marrana primeriza tenga su primera cría al cumplir un año de edad, los retrasos en la pubertad pueden ser de graves consecuencias económicas. Según unas investigaciones de Wisconsin (Foote et al., 1956), la consanguinidad retrasa la pubertad de la cerda, siendo la edad media del primer celo de 227 días en cerdas consanguíneas y de 193 días en las obtenidas de cruzamiento entre líneas. Estos autores opinan que el efecto de la consanguinidad sobre la pubertad no es consecuencia directa del crecimiento más lento, puesto que en ciertos cruzamientos se obtenía efecto muy

diferente del obtenido en otros. En cerdas obtenidas del cruzamiento entre Poland China y Duroc Jersey, la pubertad se adelantaba 11.5 días sobre la edad media de las dos razas puras. En cambio, en las obtenidas por cruzamiento de Poland China con Yorkshire se adelantaron 31 días y en las de Duroc X Yorkshire 36 días.

Al inicio de la pubertad Robertson et al., (1951), observaron pesos de 100 kgs. para Poland Chinas que mostraron el primer celo a los 201 días y de 96 kgs. para Chester White, cuyo primer celo fue a los 204 días. En estas investigaciones también se concluyó que las cerdas nacidas al final de la primavera llegaban a la pubertad a menor edad que las nacidas al principio de la primavera. Sin embargo, en otra investigación (Sorensen et al., 1961) no hubo influencia estacional sobre la edad de la pubertad.

Hay informes contradictorios sobre el efecto del nivel nutritivo sobre la edad de la pubertad. En un trabajo llevado a cabo en Sur Africa, (Burger, 1952), cuando las cerdas eran alimentadas para que aumentaran solamente la mitad de lo normal, la pubertad se retrasó 46 días. En EE. UU. (Self, et al., 1955) las cerdas criadas con concentrados a voluntad y en estado de excesiva gordura, tuvieron un retraso en la pubertad de alrededor de dos semanas. Ninguno de estos extremos fueron observados por Sorensen et al., (1961) quienes afirman que el nivel nutritivo reducido (raciones con 30 por ciento de cáscara de maní) no retrasó ni adelantó la edad de la pubertad.

El apareamiento de la cerda en el primer celo al aparecer la pubertad parece ser poco recomendable, sobre todo desde el punto de vista del número posible de lechones obtenibles; es preferible esperar que haya habido dos o más celos antes del apareamiento. Sin embargo, el criador puede preferir ahorrar tiempo en la reproducción y no dejar pasar varios celos sin cubrición. En las investigaciones de Wisconsin el número de ovulaciones entre el primero y tercer celo, aumentó de 10.0 a 11.9 y del cuarto al séptimo se mantuvo en 12. En términos de edad, Stewart (1945a) encontró que había una relación positiva entre edad del primer parto y nú-

mero de lechones, al pasar de los 12 a 15 meses de edad. El parto postergado a más de 15 meses no resultó en ningún aumento en el tamaño de la lechigada.

En el macho si se toma la edad de la pubertad cuando cubren una cerda por primera vez, esta fue de 200 días para diferentes grupos genéticos (Wiggins, et al., 1951). En el 75 por ciento de los verracos había espermatozoides al efectuar el primer salto, y en el resto aparecieron en un período de dos semanas más. Los animales más fuertes seleccionados como reproductores, llegaron a la pubertad a los 173 días, mientras que los machos de desecho no exhibieron capacidad para el apareamiento sino hasta los 234 días. Green y Winters (1945), investigaron la aparición de espermatozoides en el semen de verracos y encontraron que en una línea precoz aparecieron a las 21 semanas de vida mientras que en una línea notoria por su falta de libido, la aparición de los espermatozoides ocurrió a las 26 semanas. En todos los casos la excreción de cetosteroides seguía el mismo patrón en las diferentes líneas (Green et al., 1942).

Bane (1959) investigó las características del semen de verracos jóvenes de diferentes edades. Las características de los espermatozoides eran perfectamente normales después de 195 días de edad.

Por lo tanto, no se justifica postergar la cubrición de la cerda varios meses después de la aparición de la pubertad. Existe entre al-

gunos criadores el convencimiento de que la cerda cubierta muy joven es mala productora durante el resto de su vida o que su crecimiento se detiene. Este tema ya fue tratado en sus aspectos generales en el Capítulo 5, pero en el caso de cerdos hay datos específicos de un experimento de Missouri (McKenzie, 1928) que prueba concluyentemente que siempre que la alimentación sea adecuada, la cerda cubierta por primera vez durante la pubertad, es tan buena o mejor productora que la cubierta a mayor edad. Los datos de dicho experimento se resumen en el Cuadro No. 116. Las cerdas del tratamiento I fueron cubiertas por primera vez a los dos años, las del tratamiento II, a los 18 meses, y las del tratamiento III en el primer celo o inmediatamente después. Todas ellas se mantuvieron con un alto nivel nutritivo. Además, el grupo de apareamiento en la pubertad fue dividido después de nueve generaciones en un grupo V, con el mismo manejo que sus antecesoras; un grupo VI cubierto en la pubertad, pero con un nivel medio nutritivo, y un grupo VII también cubierto en la pubertad pero mantenido bajo condiciones de hambre.

Esta investigación demuestra claramente que las cerdas que no fueron cubiertas hasta los dos años fueron pésimas productoras en su primer parto, y si bien mejoraron en los partos subsecuentes para dar un promedio de cuatro lechones solo fue económico conservarlas hasta el sexto parto, en que destete-

CUADRO No. 116

Efecto de la edad de primera cubrición y nivel nutritivo sobre productividad de cerdas en varias generaciones (de McKenzie, 1928).

Grupo	Edad de la cubrición. Días	Edad en el primer parto. Días.	Lechones destetados primer parto.	Número total de partos producidos.	Promedio lechones destetados por parto en toda su vida productiva.	Peso de la cerda a los dos años. Kgs.
I	837	962	2.5	6	4	166
II	478	649	4.5	5	6.4	159
III	212	360	4.2	11	4.9	154
V	220	356	3.9	9	3.5	154
VI	270	438	6.2	9	6.3	107
VII	288	434	5.0	7	3.9	79

taron tres lechones. Por el contrario las del grupo III cubiertas en la pubertad tuvieron una vida productiva muy larga y satisfactoria desde el primero hasta el décimo parto. En el onceavo solo parieron tres cerdos, los cuales murieron antes del destete. El peso a los dos años era casi idéntico para estos tres grupos. Las cubiertas en la pubertad sin embargo, habían producido dos lechigadas cuando llegaron a un peso de 154 kgs., mientras que las del grupo I llegaron a los dos años con 166 kgs. pero sin haber producido más que sus propios aumentos de peso. Las cerdas cubiertas en la pubertad, pero mantenidas bajo régimen nutritivo inferior (grupo VII), dieron un promedio mediocre de lechones destetados, y tenían un peso muy bajo, no habiendo llegado a los 150 kgs. sino hasta cerca de los cinco años.

2. Duración del ciclo estrual. El promedio de la mayor parte de las observaciones sobre la duración del ciclo estrual es de 21 días y las variaciones encontradas son mínimas. Robertson, et al., (1951), observaron una media de 20.5 días para un grupo de Chester Whites nulíparas, y de 21 días para Poland Chinas, Burger (1952) encontró 21.7 días para Large Blacks y 20.9 para Large Whites. La Desviación Estandar osciló entre $2\frac{1}{2}$ y $3\frac{1}{2}$ días. Datos muy similares a los anteriores para las mismas dos razas (en Sur Africa) han sido publicados por Joubert, (1958), quien asegura que los ciclos son más largos a medida que avanza la edad de la cerda. Sin embargo, este aumento es muy pequeño, y apenas pasa de 20.7 en cerdas de menos de un año, a 21.2 en cerdas de 24 a 36 meses. La existencia de ovulaciones sin celo aparente, o celos silenciosos, es poco frecuente en cerdas, con una incidencia de 1.5 por ciento según Burger (1952).

3. Duración del período de celo. En la cerda el celo se caracteriza por manifestaciones psíquicas peculiares, pero el signo más importante es que permite ser montada por machos o por otras hembras.

Las características externas de la cerda en celo se inician con una inflamación de la vulva, notable a simple vista, tres o cuatro días antes de la iniciación del período de aceptación del macho. Según Burger (1952)

este síntoma puede servir para señalar con precisión el día en que las cerdas deben de ser cubiertas. Este autor indica como signos seguros de celo de la cerda, la tendencia al nerviosismo y la atención a toda persona o animal que se mueva en la vecindad del chiquero. En pleno estado de celo la cerda se mantiene inmóvil cuando el macho la monta. Como prueba se puede usar la aplicación de presión con la palma de la mano sobre el lomo. La cerda en celo no objeta este contacto y en algunas ocasiones es imposible moverla por la fuerza de esta posición. Sin embargo, Polge (1956) cree que una de las razones por las que ha fracasado la inseminación artificial en cerdos, en condiciones de campo, se ha debido al servicio de hembras cuando en realidad no estaban en celo. Por esta razón los investigadores franceses han desarrollado un sistema de señales acústicas que emite el macho, reproducidas en cinta magnética para que el inseminador observe las reacciones de la marrana y saber si realmente está en celo o no (Signoret, et al., 1960).

McKenzie y Miller (1930) midieron la duración del celo tomando como criterio la aceptación del verraco, y lo encontraron muy uniforme, entre 40 y 46 horas, lo cual da soporte a la idea popular de que la cerda dura en celo dos días. Sin embargo, en el primer celo después del destete, la duración fue mayor (65 horas). Una situación similar fue encontrada por Burger, (1952) para Large Whites, pero según este autor hay diferencias entre razas, pues la Large Black aún desde el primer celo tiene un celo de mayor duración, con 58.5 horas. La iniciación del celo ocurrió con igual frecuencia durante el día que durante la noche y el servicio por el macho no tuvo influencia sobre la duración del celo.

4. El celo después del parto. Una característica peculiar de la cerda es que entra en celo inmediatamente después del parto en una sorprendente mayoría de los casos. Este celo es completamente infértil. En realidad los ovarios presentan folículos muy pequeños durante ese celo. Por esa razón algunos investigadores han tratado de averiguar si existe una fuente extra ovárica de estrógenos capaz de inducir ese celo. Warnick, et al.,

(1950) encontraron este celo "post-partum" en 18 de 36 cerdas. La media de aparición fue de 60 horas después del parto. Se pensó que la ingestión de las placentas podía ser la fuente de estrógenos capaces de inducir ese celo. En un trabajo posterior (Baker, et al., 1953) se puso a prueba esta idea. Un 57 por ciento de cerdas mostró celo "post-partum" cuando se les permitía comer las secundinas y de 60 por ciento cuando no se les permitía. Por lo tanto esa hipótesis ha sido descartada. Ese celo no fue fértil en ningún caso. Sin embargo, cuando el celo ocurrió posteriormente, durante el período de lactancia (en un promedio de 11 a 12 días después del parto) sí fue fértil. Burger (1952) encontró una incidencia mucho más elevada de celos "post partum" en Sudáfrica (en 85 de 88 cerdas observadas) que los encontrados en EE. UU., pero al igual que en este país, dicho celo fue siempre estéril. Las cerdas sacrificadas inmediatamente después no habían ovulado.

En algunos libros de manejo de cerdos se ha recomendado la interrupción de la lactancia como método para inducir la aparición del celo. Esta práctica da resultados erráticos y en general no se puede decir que esté sostenida por la evidencia experimental. Burger (1952) encontró que el retiro de los lechones durante la noche no indujo la aparición de celo en las madres, pero Baker et al., (1953) interrumpieron la lactancia por completo el primero o segundo día después del parto; con este tipo de manejo el celo ocurrió entre ocho y dos días después del parto en un 76 por ciento de las cerdas, y el porcentaje de óvulos fértiles fue de 92.5. Estos hechos sirven de base a la teoría de que es posible obtener más de dos partos anuales de la cerda si una o más de sus lechigadas no son amamantadas por ella, sino criadas artificialmente. Sin embargo, esta práctica es difícil de aplicar ya que hay que contar con fórmulas muy complicadas para los sustitutos de la leche de cerda. Además sólo un 76 por ciento entraron en celo antes de los 21 días. El intervalo medio de aparición de este celo, en ausencia de lactancia, fue de 11 días después del parto.

En cerdas con lactancia normal, un porcentaje variable de ellas tiene celos durante la lactancia. En los datos de Burger (1952), en 17 cerdas Large Black, Large White y Tamworth, 11 mostraron celo durante la lactancia. Las variaciones individuales fueron muy grandes, con una mínima de 20 días, y una máxima de 36 días después del parto. Cuando el período de lactancia se prolongaba más de 56 días, algunas cerdas mostraban celo en fechas variables de 67 a 128 días después del parto.

Se ha explorado también la posibilidad de obtener una gestación en la cerda antes de que termine la lactancia, mediante la inyección de gonadotropinas. En unas investigaciones hechas en EE. UU. (Heitman y Cole 1956), se inyectaron de 1,120 a 3,400 unidades internacionales de gonadotropina equina (suero de yegua preñada); cuando la inyección se aplicó entre el día 20 y 39 después del parto, se indujo el celo en 76 por ciento de las cerdas. De este celo concibieron y parieron 44 por ciento de las cerdas. Con inyecciones entre el día cuarto y quinto después del parto, entraron en celo 86 por ciento de las cerdas tratadas, y de éstas el 66 por ciento concibieron y parieron. El intervalo medio entre la inyección y la aparición del celo fue de 4.81 días. Estos investigadores indican que en las cerdas testigos no apareció del todo ningún celo fértil durante la lactancia, lo que difiere notablemente de lo encontrado por otros investigadores.

Para la obtención de dos partos anuales de la cerda con una longitud de preñez de 114 días y una lactancia de 56 días, se requiere un máximo de 20 días entre destete y aparición del celo. Este objetivo es relativamente fácil de lograr con cerdas bien alimentadas, pero algunas muestran un anestro prolongado, de más de 40 días, y algunos establecimientos prefieren eliminarlas antes que cambiar las fechas de pariciones.

Una vez terminada la lactancia y retirados los lechones, la aparición del primer celo ocurre en lapsos variables. Los promedios que se mencionan generalmente son de siete a nueve días. Gran parte de la variabilidad se explica por el hecho de que algunas cerdas ya han entrado en celo antes del destete e

iniciado una serie de ciclos normales de 21 días. Otras empiezan sus ciclos por primera vez después del destete. De los datos de Burger se desprende que el intervalo medio entre destete y primer celo fue de seis días en las cerdas que no habían mostrado ningún celo durante la lactancia. En las cerdas que venían mostrando celos durante la lactancia el intervalo medio correspondiente fue de nueve días. En ambos casos el intervalo más frecuente fue de cuatro días entre destete y celo.

Este lapso de cuatro días fue también observado en un estudio norteamericano (Self y Grummer, 1958) en cerdas con una lactancia de 56 días. Sin embargo, cuando se hizo el destete a los 21 días, el primer celo apareció 6.2 días después. Con destete a los 10 días después del parto, el celo tardó 9.4 días para aparecer. Todos estos datos indican que mientras más corta sea la lactancia, mayor número de partos es posible. En el estudio anterior, los cerditos destetados a los 10 días murieron en su totalidad, pero no así los destetados a los 21 días.

Ovulación

En la cerda la ovulación es espontánea al final del período de celo, es decir, no requiere el estímulo del apareamiento para que ocurra. Contando a partir de la iniciación del celo, se ha observado que la ovulación ocurre siempre al final del período de receptividad. De tal manera que si éste dura 62.5 horas, la ovulación tiene lugar entre 42 y 54 horas después de iniciado el celo. En celos de menor duración (47 horas) la ovulación ocurre también al final del celo (18 a 36 horas después de su inicio) (Burger, 1952).

Spalding et al., (1955) y Burger, (1952) han observado en detalle el proceso de ovula-

ción. El proceso de maduración se inicia cinco horas después de la aparición del celo y prosigue hasta la metafase II antes de la ovulación. El óvulo se mantiene estático durante el proceso de la ovulación, con un solo cuerpo polar. El proceso fue idéntico cuando la ovulación se indujo con gonadotropinas.

El número de óvulos liberados por la cerda durante el celo excede en un 20 a 40 por ciento el número de cerdos que nacen posteriormente. Por esta razón la medición de la fertilidad por el número de ovulaciones no es reflejo exacto de productividad. Sin embargo, hay una correlación relativa entre número de ovulaciones y número de cerdos nacidos. A mayor edad es mayor el número de ovulaciones. Self et al., (1955) encontraron siempre mayor número de ovulaciones en el segundo celo después de la pubertad que en el primero, en cerdas Poland China y Chester White. Sin embargo, el aumento fue mayor en estas últimas (de 12 a 15 y hasta de 9 a 15 según el tratamiento alimenticio) que en Poland Chinas, en que los aumentos fueron solo de 11 a 12 ó de 8 a 9 ovulaciones.

El incremento en el número de ovulaciones al aumentar la edad después de la pubertad es muy pequeño. Burger (1952) presenta datos del número de cuerpos amarillos encontrados después del celo en cerdas de diferentes edades. Se ve que hay cambios importantes solamente hasta los 9 ó 10 meses, pero no de allí en adelante (Cuadro No. 117).

El efecto del nivel nutritivo sobre el número de ovulaciones es innegable y se han presentado datos experimentales al respecto en el Capítulo 5. Sin embargo, hay una reabsorción mayor de embriones y fetos en los niveles nutritivos más altos, de tal manera que

CUADRO No. 117

Cambios en el número de cuerpos amarillos contados en los ovarios, después del celo, en cerdas de diferentes edades (de Burger, 1952). (Doce a 26 cerdas por clase).

Raza	Edad en meses					
	7-8	9	10	11-13	14-16	17-57
Large black	11.3	13.0	12.3	14.4	14.2	14.9
Large White	16.4	16.7	16.5	17.4	14.5	18.6

no es fácil de aumentar la productividad, en términos de tamaño de la lechigada al nacer o al destete, con alteraciones del nivel alimenticio. Asimismo se ha comprobado que el nivel alimenticio de la cerda durante su crecimiento no afecta el tamaño de la lechigada, o su peso si las cerdas son alimentadas adecuadamente, después del parto (Self et al., 1960).

Apareamiento

El coito en el cerdo va precedido de una serie de actos exploratorios por parte del verraco, principalmente de juego de la trompa sobre los flancos. Hay otros movimientos por los cuales el macho se cerciora de que la hembra está en estado receptivo. La duración del coito es variable entre 3 y 25 minutos, y Burger (1952) encontró diferencias significativas entre razas. El líquido seminal es de composición diferente a través de la eyaculación. La porción intermedia de la eyaculación es más rica en espermatozoides, y en la inseminación artificial se obtiene mayor éxito diluyendo esta parte y rechazando el eyaculado preliminar y el final. Este eyaculado final es el que forma el tapón vaginal, y está constituido por un material gelatinoso, que para fines de inseminación se separa por filtrado con gaza o algodón.

La descarga del eyaculado bajo inseminación natural es directamente en el cuerpo del útero. La cantidad del eyaculado es de alrededor de 200 cc. (McKenzie et al., 1938) y este volumen se ha supuesto que es necesario para la buena fertilización, si bien resultados recientes de inseminación artificial dan resultados contradictorios sobre el volumen indispensable para la buena fertilidad (Polge, 1956) (Hancock y Hovell, 1961). El tapón vaginal se supone que sirve para evitar retorno del semen a la vagina. Sin embargo, McKenzie et al., (1938) observaron que verracos a los que se les habían extirpado tanto las vesículas seminales como las glándulas de Cowper, conservaban una fertilidad normal.

En el manejo intensivo de cerdos, adquiere importancia ciertas prácticas de manejo,

tales como el intervalo conveniente entre la iniciación del celo y el apareamiento, los posibles aumentos de fertilidad con más de un servicio por un mismo verraco o de dos verracos diferentes en el mismo celo. Hay alguna evidencia experimental para aclarar algunas dudas sobre estos puntos.

Burger (1952) en su extensa monografía sobre reproducción del cerdo, hizo un estudio sobre la fertilidad obtenida cuando se efectuaba el servicio a diferentes lapsos después de iniciado el celo. Haring (1937) y McKenzie y Miller (1930), realizaron estudios similares. Estos últimos aparearon cerdas al primer signo del celo, 30 horas más tarde y al final del celo, con verracos de diferente raza cada vez. En 15 cerdas apareadas en esta forma, cuatro de ellas no parieron lechones del primer apareamiento, por lo que se concluía que el servicio al inicio del celo no es recomendable. Haring usó también la técnica de servicio por verracos de distintas razas a diferentes intervalos y concluyó que el servicio más fértil era el del segundo día del celo. En otro estudio McKenzie (1932) encontró una mayor fertilidad del primer servicio que de los servicios subsecuentes. Estos experimentos han sido criticados por Burger (1952), quien señaló que la fertilidad de los diferentes verracos usados puede ser muy diferente y esto confunde la influencia del lapso del inicio del celo sobre la fertilidad. Este autor usó la técnica de un solo servicio en la primera hora del celo, y 12, 24, 36, 48 y 60 horas después, usando 10 cerdas en cada tratamiento y con un servicio único en la hora indicada.

Los datos de este autor prueban concluyentemente que no hay diferencia demostrable en fertilización de óvulos con apareamientos en cualquier hora después de iniciado el celo. Sin embargo, se demostró una diferencia significativa en aumento de muertes embrionarias o presencia de fetos atróficos cuando el apareamiento ocurría una sola vez en las últimas horas del celo. Estas investigaciones prueban que el factor que más desfavorablemente puede afectar la fertilidad es la edad del óvulo y no el tiempo que permanecen los espermatozoides en el canal genital femenino. El Cuadro No. 118 ilustra estos

CUADRO No. 118

Influencia del intervalo entre la iniciación del celo y el apareamiento, sobre diferentes medidas de fertilidad en la cerda (de Burger, 1952). Cuentas efectuadas a los 26 días de gestación

	Cero		12		24		36		48		60	
	Large Black	Large White	Large Black	Large White	Large Black	Large White	Large Black	Large White	Large Black	Large White	Large Black	Large White
Nº embriones	9.2	12.1	10.9	13.4	8.1	12.3	9.2	11.2	9.6	11.2	8.5	11.2
% embriones atróficos	0.6	0.3	1.2	0.8	0.9	0.5	1.0	1.6	1.4	1.4	2.6	1.4
% fertilidad: total embriones total de cuerpos amarillos	66.4	74.4	78.9	82.3	62.5	78.8	70.3	65.9				

puntos. Se encontró que no había diferencia significativa en el apareamiento en las primeras 48 horas para Large Blacks o en las primeras 24 horas para Large Whites. El apareamiento después de 48 ó de 24 horas en estas dos razas es definitivamente contrario a la fertilidad, no por falta de fertilización sino por falta de viabilidad de los embriones resultantes.

La fertilidad de la piara de cerdos no se mide como en el caso del bovino por el número de servicios requerido para la preñez. La razón es obvia, dado que la cerda puede tener una gestación perfectamente normal con un solo servicio, y en realidad estar en nivel reproductivo muy bajo si solo pare uno o dos lechones. Sin embargo, algunos criadores pueden preguntarse cuál es el porcentaje de servicios fértiles que se pueden obtener de los cerdos, sin tomar en cuenta el tamaño de la lechigada. En las investigaciones de Burger (1952), asumiendo que no hay diferencia en fertilidad en los servicios de las primeras 24 horas después de iniciado el celo, el número de servicios (únicos por celo) que no resultaron en preñez oscilaron entre 8 por ciento y 26 por ciento. En establecimientos comerciales de Wisconsin, Warnick et al., (1949) encontraron que un 20.8 de las cerdas de cría no concebían después de uno o varios servicios. Un número variable de estas cerdas que no conciben en un servicio, son en realidad estériles por defectos anatómicos (ver

Capítulo 6). Wilson et al., (1949) indican que en EE. UU. un 53 por ciento de las cerdas que no han concebido después de tres servicios consecutivos conciben eventualmente con más servicios y con otros verracos. En Brasil, Carneiro (1958a) encontró una media de 1.27 servicios por parto en 435 gestaciones de cerdas nacionales y extranjeras.

En estas circunstancias de aparente baja fertilidad de la cerda, el criador puede preguntarse si existe alguna ventaja en hacer cubrir la cerda por dos o más verracos. Unos investigadores alemanes (Stahl y Triebler, 1957) hicieron una prueba a este respecto y encontraron que en el caso de cerdas que ya habían sido clasificadas como de baja fertilidad, hubo una ventaja en el tamaño de la lechigada con dos servicios usando verracos diferentes, pero en cerdas de fertilidad clasificada como normal, no hubo ninguna ventaja con el servicio doble. En este trabajo tampoco se encontró evidencia de fertilización selectiva por espermatozoides de diferentes verracos.

Gestación

El largo de la gestación en el cerdo se considera generalmente como de 114 días. Este promedio es relativamente constante, aún cuando se han observado ligeras diferencias

entre razas. En el Cuadro No. 119 se presentan algunas medias para diferentes razas de cerdos.

ción. Estos descubrimientos se han repetido varias veces. En el estudio de Burger, por ejemplo, a los 26 días de gestación se en-

CUADRO No. 119

Longitud de gestación en diferentes razas de cerdos (Principalmente de una revisión de Kenneth, 1947 y de otras fuentes indicadas).

Raza	Gestación Días	Raza	Gestación Días
Berkshire	114.8	Chester White	113.0
	115.1		113.9
	115.4	Duroc Jersey	113.1
Landshweine alemán	114.1	Large Black (modal 113)	114.8
	115.2		113.3 (Burger, 1952)
Piau (Brasil)	111.8 (Carneiro, 1958)	Large White	113.7 (Burger, 1952)
Pirapetinga (Brasil)	112.7 (Carneiro, 1958)		
Varias razas americanas (modal 113 y 114)	(McKenzie, 1928)	Wessex Saddleback	114
Poland China	114.6	Large White y Large Black	115 (Joubert, 1958)
	116		

En la mayoría de estos estudios se menciona como duración mínima de la gestación 106 a 107 días, y máxima de 120 a 124. La variabilidad en el largo de la gestación en el cerdo es muy pequeña, y por tal razón hay pocos estudios sobre los factores que puedan influenciar esta constante fisiológica. En un estudio de 426 gestaciones de Large White y Landrace, Joubert y Bonsma (1957) encontraron que el 87.6 por ciento de las gestaciones ocurrían entre 111 y 117 días. No hubo ninguna relación en las variaciones de la gestación con el número de lechones o el número del parto de la madre, pero sí encontraron diferencias significativas entre camadas de dos padres diferentes.

En el cerdo, durante la gestación, la influencia más importante sobre la fertilidad es la pérdida embrionaria. Ya se ha mencionado que siempre hay mayor número de ovulaciones que fetos presentes. Corner (1923) encontró que entre 13 y 21 días de la gestación un 26 por ciento de los óvulos liberados no tenían fetos correspondientes, y de éstos 4.7 por ciento estaban en estado de reabsor-

ción. Estos descubrimientos se han repetido varias veces. En el estudio de Burger, por ejemplo, a los 26 días de gestación se encontró un 30.4 por ciento de óvulos sin fetos correspondientes y de esta fecha al parto hubo todavía reabsorción de algunos fetos, pues al momento del parto, el faltante ascendió a 41 por ciento, lo que se eleva a 47 por ciento si se cuentan únicamente los nacimientos de lechones vivos. Por lo tanto, parece haber una fuerte pérdida por no implantación de óvulos (fecundados o sin fecundar) y una nueva pérdida menor, después de que la implantación ha ocurrido normalmente.

Las causas de estas pérdidas han sido estudiadas por diferentes investigadores. Burger (1952) encontró una pérdida mucho mayor (hasta de 34 a 37 por ciento) a los 26 días de gestación cuando el servicio había sido retardado hasta después de la ovulación. Por ese motivo dicho investigador concluyó que el óvulo liberado y sin fecundar se envejecía pronto y su fecundación tardía resultaba en implantación imperfecta. Otras investigaciones prueban, por otra parte, que el macho (o el espermatozoide) contribuye también a estas diferencias en las pérdidas embrionarias. Baker et al., (1958) contaron el

número de ovulaciones y pérdidas embrionarias en cerdos puros Chester White y Poland China. Encontraron el número de ovulaciones mayor en Chester White (13.3) que en Poland China (11.9), pero cuando el padre era Chester White las diferencias en número de fetos vivos entre el día 25 y 70 de la gestación fue mayor (8.8 a 3.0) que cuando el padre era Poland China (10.0 a 6.0). Por lo tanto, la sobrevivencia de óvulos fecundados aparece como de mayor importancia económica que el número de ovulaciones.

No se conocen bien los factores asociados con las pérdidas embrionarias en los cerdos. El estudio de Self et al., (1955) ya mencionado (Capítulo 5), indica claramente que los factores nutritivos capaces de provocar un aumento en las ovulaciones, no son los mismos que pueden contribuir a reducir las pérdidas embrionarias. Estos autores lograron mayor número de ovulaciones cuando la alimentación era ad libitum hasta el momento de la ovulación. Pero este elevado estado nutritivo resultó en una sobrevivencia mucho menor de embriones que cuando se reducía el nivel nutritivo en el período de implantación, o iniciación de la gestación. Resultados similares han sido encontrados por Gossett y Sorensen (1959), con mayor sobrevivencia de embriones en cerdas de primer parto criadas con raciones bajas en energía, en comparación con lotes que recibieron raciones altas en energía.

El vigor híbrido en la madre o en los lechones, parece no influir en la reducción de las pérdidas embrionarias. Lasley (1957) encontró un promedio mucho más elevado de lechones en cerdas híbridas Landrace y Poland China (en primero y segundo partos 10.9 y 12.1) que en Poland China puras (6.6 y 7.8). Sin embargo, estas mismas cerdas sacrificadas en su tercera gestación mostraron un faltante de fetos vivos a los 80 días de gestación, (con relación al número de ovulaciones en los ovarios) de 35 por ciento para las puras y 45 por ciento para las híbridas.

Con lo que se sabe hasta el momento es difícil dar recomendaciones prácticas sobre la forma de reducir las pérdidas embrionarias,

excepto que parece recomendable una reducción del nivel nutritivo inmediatamente después de la concepción.

El parto

Los factores que contribuyen al número de lechones por cerda en cada parto, son múltiples como se ha demostrado anteriormente. Sin embargo, se reconocen, con cierta facilidad, diferencias entre razas. En una revisión de literatura sobre este tema, Asdell (1946) encontró una variación en los promedios de lechones al nacimiento en diferentes razas, que van de 6.6 en el Imeretian (una raza rusa) hasta 11.2 en el Landrace Noruego. Lush y Molln, (1942) hicieron una recopilación de datos del número de lechones por parto en 2,560 cerdas pertenecientes a 11 estaciones experimentales de EE. UU. Encontraron diferencias reales entre razas como sigue: Poland China, 7.98; Duroc Jersey 9.78; Chester White 9.33; Hampshire 8.66; Yorkshire 10.75; Berkshire 7.74; Tamworth 7.43 y Landrace Danes 9.78.

Entre los factores más constantes que afectan el tamaño de la lechigada se encuentra la edad de la madre. La Figura 42 muestra los cambios en esta medida de acuerdo con la edad de la cerda. Según el trabajo de Lush y Molln, las diferencias más importantes en cuanto a número de cerdos por parto, ocurrían en cerdas de un año y de año y medio de edad. La corrección por edad recomendada por dichos autores, fue la de agregar dos lechones por camada a los partos de cerdas de un año y un lechón por camada a los partos de cerdas de año y medio. Al resto de las edades, desde dos años hasta 8½, se consideró que no diferían significativamente de la media de nueve lechones.

La consanguinidad de la madre afecta desfavorablemente el número de lechones nacidos por camada. Stewart (1945b) calculó que por cada 10 por ciento de aumento en consanguinidad de las madres había un descenso de 0.6 de lechón por camada. Valores ligeramente menores de descenso, fueron encontrados por Comstock y Winters (1944). La consanguinidad de los lechones mismos tam-

bién puede afectar el número de la camada, pero el efecto es errático. Varios estudios han mostrado correlación entre el peso y largo del cuerpo de la cerda y el tamaño de la camada. Sin embargo éstos son únicamente una parte mínima de los factores que afectan el tamaño de la camada. El estudio de Stewart reveló que la edad y peso de la cerda en el momento del apareamiento sólo era causante de 4 por ciento de la variancia entre tamaño de la camada en el primer parto.

1. **Mortalidad de lechones en el momento del parto.** El número de lechones contados en el momento del parto puede dar una idea errónea de productividad si no se cuentan por aparte los lechones vivos y los muertos. Los lechones muertos o momificados en el momento del parto, representan muertes fetales tardías en diferentes fechas y que no alcanzaron a ser reabsorbidos.

Los porcentajes de lechones "natimortos" fueron calculados por Asdell y Willman (1941) de diez informes de la literatura mundial y se encontró que variaban entre 3.2 y 9.6 por ciento.

El número de lechones llevados a término de la gestación pero nacidos muertos es mayor mientras más grande es el tamaño de la camada. Según Pond et al., (1960), esta ley aplica a todas las razas. Estos autores separaron los fetos momificados o de mortalidad embrionaria tardía y los "natimortos" o de gestación completa pero nacidos muertos e hicieron comparaciones entre tres razas (ver Cuadro No. 120).

Una investigación de Gran Bretaña (Braude et al., 1954) indica una mayor incidencia de lechones muertos al nacer en las cer-

das adultas que en las primerizas de la raza Large White. En las primeras el número de lechones vivos y muertos fue de 10.0 y 0.2 o sea un 2.2 por ciento del total de lechones nacidos. En las adultas el número de vivos fue de 11.8 y 0.8 por camada o sea que un 6.4 por ciento de los nacidos estaban muertos.

En el trabajo de Asdell y Willman (1941) se encontró que el porcentaje de natimortos era mayor en partos de más de 13 lechones y con diferencias erráticas en partos menores de 12 lechones. La incidencia era definitivamente mayor en cerdas de más de dos años y aún mayor, con incidencia de 14 por ciento, en cerdas de más de tres años. El peso al nacer de los lechones natimortos fue ligeramente menor que el de los vivos (una diferencia de 225 gms.). Algunos de estos llamados "natimortos" eran en realidad muertes "post partum", pues un 24 por ciento de ellos habían respirado antes de morir y un 46 por ciento tenían los pulmones con evidencia de que algo de aire había entrado en ellos. Esto hizo pensar a dichos autores que gran parte de los natimortos se debían a sofocación en el momento del parto. Esta idea se ve sostenida por el hecho de que es mayor la incidencia de "natimortos" en los lechones que nacen al último o que han estado sujetos a un parto prolongado. Sin embargo, el uso de la pituitrina para acelerar el proceso del parto no dio resultados consistentes. La incidencia de natimortos es mayor en partos de primavera que en partos de otoño.

La adaptabilidad al clima puede ser un factor determinante de las pérdidas neonatales. En Brasil, Carneiro (1958b), encontró porcentajes de fetos momificados y natimortos

CUADRO No. 120

Porcentajes de fetos momificados y natimortos en tres razas de cerdos
(de Pond, et al., 1960).

	Berkshire	Chester White	Yorkshire
Número de camadas	162	138	251
Promedio de lechones vivos por camada	8.41	9.18	10.71
Promedio de peso al nacer de los lechones vivos. Kgs.	1.327	1.209	1.109
de lechones natimortos	6.33	3.28	8.17
de fetos momificados	4.97	1.95	1.08

más elevados en razas importadas de EE.UU. que en las nativas. Los porcentajes correspondientes fueron de 5.3 en Duroc Jersey, 6.0 en Poland China y 6.9 en Berkshire, mientras que en las razas nacionales Pirapetinga y Piau los porcentajes fueron 2.7 por ciento y 0.6 por ciento respectivamente.

2. Mortalidad después del nacimiento y hasta el destete. Según Braude, et al., (1954), después del nacimiento, el mayor número de pérdidas (74.1 por ciento) ocurren en las primeras 48 horas. Del tercero al séptimo día ocurre un 19 por ciento de las pérdidas totales, y del 8º al 56º día un 6.5 por ciento.

Un examen de las causas de muerte después del parto indican que más de la mitad de las muertes se deben a aplastamiento por la propia madre. En el Cuadro No. 121 aparece un estudio de las causas de mortalidad de lechones en una institución experimental de Gran Bretaña. La mortalidad es mayor para cerdas adultas que para primerizas, pero debe tenerse en cuenta que éstas tienen camadas más pequeñas. El aumento en mortalidad por aplastamiento es muy real en cerdas adultas

puesto que son más torpes y pesadas conforme aumenta su edad. Esta es una de las causas principales de que en muchos criaderos modernos sólo se permiten cuatro o a lo sumo cinco partos a cada cerda. Las dificultades de la lactancia y la mastitis también son mayores en cerdas adultas. En la explotación comercial es posible que las muertes por aplastamiento sean mayores que las que aparecen en el Cuadro No. 121, ya que en esa institución se mantenía constantemente una persona al cuidado de todas las cerdas recién paridas. En muchos establecimientos comerciales y granjas las pérdidas por anemia y enfriamiento son mucho mayores que en este ejemplo.

En Inglaterra, (Pomeroy, 1960a) las pérdidas desde el nacimiento al destete en hatos de raza pura Large White fueron de 30 por ciento y en hatos no registrados de 37.6 por ciento. En la raza Essex las cifras fueron 18 y 26 por ciento.

En todos los establecimientos comerciales las pérdidas eran menores mientras más grande era el establecimiento; es decir, los establecimientos especializados en producción de

CUADRO No. 121

Causas de muerte durante el período de amamantamiento (de Braude, et al., 1954).

	Cerdas primerizas		Cerdas adultas	
	Porcentaje de los muertos	Porcentaje de los nacidos vivos	Porcentaje de los muertos	Porcentaje de los nacidos vivos
Aplastados por la madre	52.0	12.0	51.8	16.1
Débiles al nacer	9.3	2.1	11.1	3.4
Lactancia deficiente	5.7	1.3	7.4	2.3
Lechones en exceso de tetas	5.7	1.3	5.0	1.6
Enfriamiento y pulmonía	0.4	0.1	3.8	1.2
Anormalidad anatómica	5.7	1.3	2.7	0.8
Diarrea	5.7	1.3	2.4	0.7
Anemia	0.4	0.1	1.2	0.4
Accidentes	2.6	0.6	2.1	0.7
Mastitis	0.0	0.0	2.0	0.6
Maltratados o comidos por la madre	1.3	0.3	0.5	0.2
Causas desconocidas	11.0	2.5	10.1	3.1
	100.0	23.0	100.0	31.0

Subdivididas estas pérdidas por estaciones, fueron mayores en partos de otoño y de invierno.

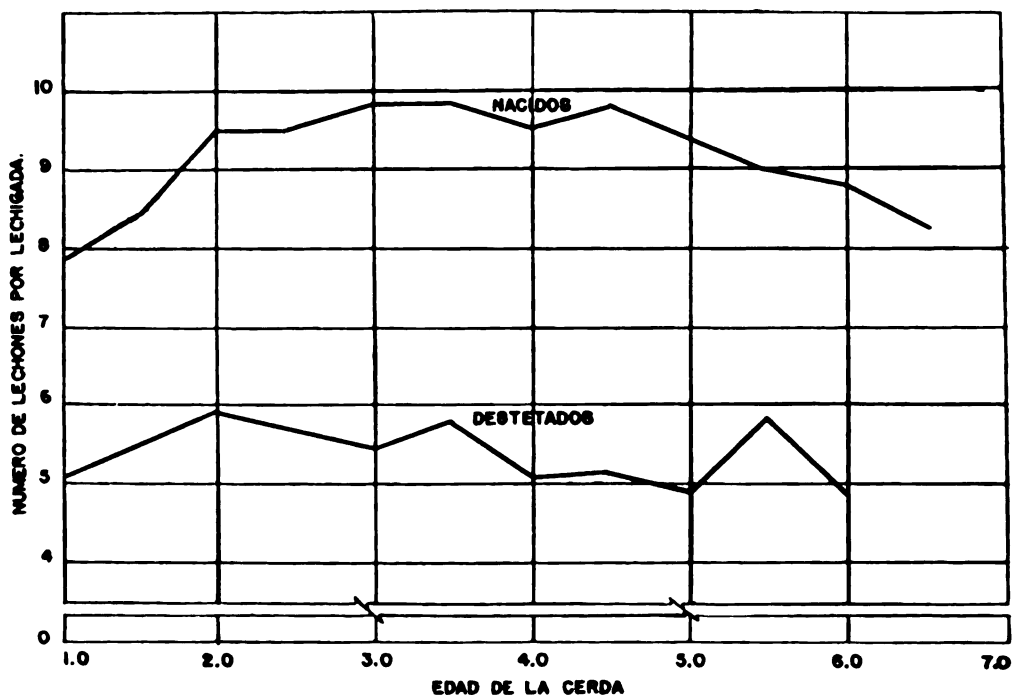


Fig. 42. Influencia de la edad de la cerda sobre el número de lechones nacidos y destetados por parto. El cambio del primero al segundo año de edad es el que está relacionado con mayores aumentos en fertilidad (de Lush y Molln, 1942).

cerdos (con más de 90 cerdas) tenían menos pérdidas que los menos especializados y que las empresas familiares. En estas piaras comerciales, la mortalidad era mayor mientras más grande era el tamaño de la camada. En estos estudios ingleses se encontró que la vida productiva de mil cerdas de cría vendidas para destace fue de 3.75 partos en promedio y la modal fue de dos partos.

En América Latina el único trabajo que se ha localizado sobre mortalidad de lechones es el de Carneiro (1958b), que indica mayores pérdidas de lechones en razas importadas que en las nacionales del Brasil. Es así como Piauí resulta con porcentajes de lechones destetados superiores a los de las razas importadas, a pesar de que el número de lechones nacidos vivos no haya sido particularmente alto (Cuadro No. 122).

Los lechones muy débiles al nacer son generalmente de muy poco peso. En general se considera que cuando el peso al nacer es menor de 900 gramos, casi no hay probabi-

lidades de que el lechón sobreviva. En muchos establecimientos se sacrifican los cerdos que nacen vivos en exceso de 14; si éstos se quedan con la madre morirán por falta de alimento o de tetas disponibles. Este tipo de pérdidas también puede ocurrir en números menores de 14 si la cerda no tiene 14 tetas sanas y productivas.

Las pérdidas son mayores en machos que en hembras. Según una investigación de Gran Bretaña, (Pomeroy, 1960b), en 1,368 lechones nacidos de la raza Large White, ocurrieron 334 muertes de machos y 313 de hembras. El 46.7 por ciento de las muertes tuvo lugar en las 24 horas siguientes al parto en este estudio.

Las pérdidas durante el amamantamiento son mayores en cerdos consanguíneos que en los no consanguíneos. En realidad, una de las mayores ventajas del vigor híbrido en los cerdos estriba en las posibilidades de aumentar los porcentajes de destete. En este respecto es más importante el vigor híbrido en la cer-

da madre que el vigor de los lechones. Pomeroy (1960b) estudió las pérdidas hasta los 56 días de amamantamiento en lechones provenientes de cruzamiento de hermanos con hermanos por 10 generaciones consecutivas. El aumento en las pérdidas es indudable, pero presenta muchas variaciones erráticas. Así, en los cerdos de primera generación F₁ las pérdidas ascendieron a 33 por ciento, en la tercera generación llegaron a 36 por ciento, en la séptima a 67 por ciento y en la novena y décima 52 y 88 por ciento. El caso opuesto, o sea la expresión de vigor híbrido para reducir las pérdidas de lechones durante la lactancia ha sido ilustrado por numerosos experimentos, pero se tomará un ejemplo de la práctica de campo. En Wisconsin (Bradford et. al, 1953) hicieron una encuesta sobre productividad de cerdas de diferentes razas puras y de cerdas híbridas. La diferencia en número de cerdos al nacer fue muy ligera, pero en cambio fue muy marcada en cerdos vendibles en cada parto, tal como se puede ver en el Cuadro No. 123. En este mismo Cuadro se presentan datos experimentales de cerdos consanguíneos y cruza (Winters, et al., 1944).

La lactancia en la cerda

Algunas peculiaridades de la lactancia o de los hábitos de amamantamiento de lechones son importantes para la cría. La mayoría de los estudios indican que los lechones maman al unísono a intervalos de más o menos 60 minutos tanto en el día como en la noche. En una investigación al respecto (Hartman, Ludwick y Wilson, 1962) se encontró que el intervalo era de 43.5 minutos en la primera semana y que éste iba en aumento gradual hasta 58.5 minutos. No se encontraron diferencias en producción entre las glándulas del lado derecho e izquierdo o (según el orden) de adelante hacia atrás. La curva de la lactancia indica un ascenso de la primera a la tercera semana. Estos autores encontraron una correlación entre el peso al nacer y la producción de la glándula, lo que parece indicar que los lechones más vigorosos al escoger una sola teta estimulan una mayor producción de ella que los lechones más débiles. La producción total por cerda está correlacionada hasta cierto punto con el número de lechones que amamanta, pero hay grandes diferencias en la productividad de diferentes cerdas. Así, en el trabajo ya citado, dos cerdas con nueve

CUADRO No. 122

Porcentajes de lechones perdidos y criados en Minas Gerais, Brasil, de cerdas de razas norteamericanas y nacionales, de un total de 3,043 nacidos (de Carneiro, 1958 b).

	Duroc Jersey	Poland China	Berkshire	Pirape- tinga	Piau
Porcentaje de cerdos aplastados por la madre (del total de muertos)	56.6	57.5	51.1	67.0	55.0
Porcentaje de pérdida total hasta 56 días sobre el total nacido	33.4	44.2	21.7	28.2	12.9
Porcentaje de destetados del número nacido vivo	70.4	59.4	84.1	73.8	89.6
Promedio de nacidos vivos por lechigada	8.03	6.23	6.04	6.28	7.51
Promedio de destetados por lechigada	5.65	3.70	5.08	4.63	6.58

CUADRO No. 123

Productividad de cerdas de razas puras y cruces media sangre en granjas de Wisconsin y estaciones experimentales de Minnesota (de Bradford, et al., 1953 y Winters, et al., 1944).

Raza	Número de camadas estudiadas	Número de lechones por camada (vivos)	Número de crías logradas (154 días)	Porcentaje de supervivencia
Spotted Poland China	434	8.52	6.83	80.2
Duroc Jersey	1146	9.20	6.86	74.5
Chester White	693	8.90	6.68	75.0
Poland China	732	7.79	5.70	73.3
Total de madres puras	3005	8.69	6.53	75.2
Total de madres híbridas	836	8.92	7.20	80.8
Poland China (consanguíneas)	157	7.04	5.48	77.8
* Fx = 35				
Cruces entre líneas Poland China	33	7.56	6.76	89.5
Fx = 7				
Cruces entre razas Fx = 0	13	7.20	6.23	86.5
♀ Consanguíneas de varias razas	212	7.12	5.56	78.1
Fx = 47				

* Fx = Coeficiente de consanguinidad de la madre.

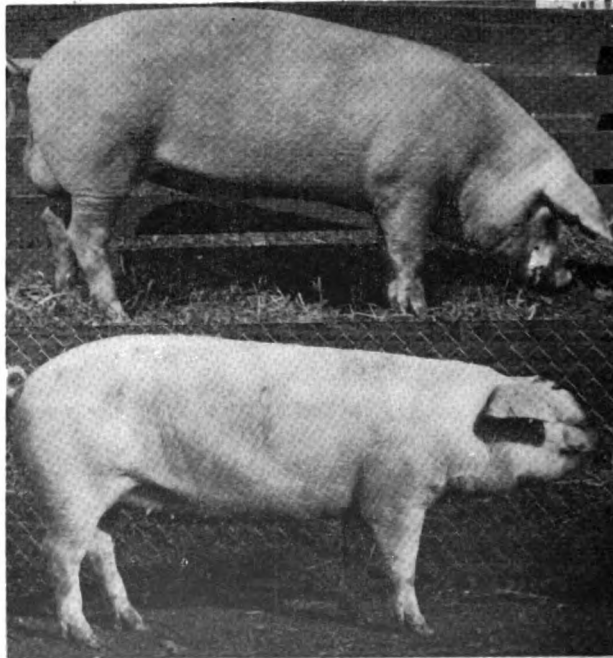


Fig. 43. La nueva raza de cerdos Lacombe, producida en Canadá por los métodos más avanzados de selección y diseñada para producir vigor híbrido al ser cruzada con el Yorkshire de ese país. (Foto cortesía del Dr. Fredeen).

lechones cada una, produjeron en seis semanas 303 kgs. y 153 kgs.

Pond et al., (1962) estudió la composición de la leche de la cerda durante toda la lactancia y en general encontró variaciones muy pequeñas en materia seca total; alrededor de 20 por ciento durante las seis semanas de lactancia normal. Muchas cerdas son capaces de una lactancia mucho mayor de 56 días, y la terminación del amamantamiento a los 56 días se hace únicamente con el objeto de lograr dos partos por cerda por año.

Normas para juzgar la eficiencia reproductiva en la explotación de suinos

El siguiente resumen (Cuadro No. 124) sobre los promedios de productividad que se pueden considerar como adecuados o inadecuados en la explotación, están basados en informes de la literatura, la mayoría de los cuales provienen de piaras de estaciones experimentales. Hay suficientes datos de fincas europeas y americanas que indican que esa eficiencia es posible en la práctica. Sin embargo solo se han considerado, las posibilidades de producción con un máximo de dos partos por año por cerda, con amamantamiento por la madre y destete a los 56 días.

Selección de suinos

La cría de cerdos ha alcanzado niveles de tecnificación muy elevados en muchos países de Europa, Canadá y EE. UU. Desde el punto de vista genético la selección de suinos utiliza actualmente las pruebas de comportamiento para fines de cría en forma mucho más extensiva de lo que sucede en la cría de bovinos u ovinos. En dichos países las exposiciones de cerdos casi han desaparecido y la información para fines selectivos es de orden objetivo, con base en pesos y rendimientos.

Para examinar el uso que se da a estas medidas objetivas conviene estudiar en primera instancia la forma en que ellas se heredan. Este aspecto se dividirá en cuatro partes: medidas de prolificidad, de crecimiento, de conformación en vivo, y de características de la canal.

Indices de herencia en ganado porcino

Ya se ha hecho referencia a las características fisiológicas de prolificidad. La mayoría de estas medidas tienen índices bajos de herencia. Los genetistas que se han dedicado a estudiar este tema son de opinión que la prolificidad ha estado sujeta a presión de selección muy fuerte desde la domesticación del

CUADRO No. 124

Normas para juzgar la eficiencia reproductiva de una explotación de suinos. (Se refiere a promedios de toda la explotación y no a cerdas individuales).

	Excelente	Buena	Mediana	Mala
Porcentaje de cerdas que no conciben de un máximo de tres servicios	menos de 7%	7.1 a 15%	15.1 a 25%	más de 25%
Número de lechones vivos, por parto (con un 25% de cerdas primerizas, en la piara.	10 ó más	8 a 9	7 a 8	menos de 7
Porcentaje de lechones 'nativimortos'	menos de 3%	3.1 a 5%	5.1 a 8%	más de 8%
Porcentaje de pérdidas del nacimiento al destete	10 a 15 %	15.1 a 20%	20.1 a 30%	más de 30%
Número de lechones al destete, por parto	8 ó más	6.5 a 7.9	5 a 6.4	menos de 5

cerdo. Esto se explica por el simple hecho de que los animales más fértiles son siempre los que dejan más crías. Sin embargo, no obstante que los índices son bajos, hay evidencia de que la prolificidad puede elevarse aunque lentamente, a niveles más productivos.

1. Índice de herencia para prolificidad. Si se recapacita un poco sobre los diferentes factores fisiológicos que intervienen para determinar el número de cerdos que se obtiene por camada, quizás no deben sorprender las formas divergentes y quizás no correlacionadas en que contribuyen, por ejemplo, el número de ovulaciones, los porcentajes de fertilización, los porcentajes de implantación, la reabsorción de fetos y la mortalidad neonatal. El único intento de encontrar índices de herencia para algunas de estas fracciones, ha sido el de Lasley (1957), quien encontró un valor de 0.38 para la mortalidad intrauterina. Si bien hace falta confirmar ese valor, sorprende que sea más alto que el de las otras medidas de prolificidad. Si las causas de mortalidad intrauterina son marcadamente hereditarias, se puede esperar

buen progreso en el aumento de la prolificidad si en el futuro se encuentran formas de seleccionar en favor de menor mortalidad intrauterina.

También hace falta saber si ciertas medidas fáciles de obtener como longitud del cuerpo, o más específicamente longitud del útero, están correlacionadas con la prolificidad. Lo que se sabe hasta el momento indica que a mayor largo del cuerpo, mayor es el número de lechones que se obtiene por parto. Merece que se exploren las probabilidades de modificar el largo del útero, pues se cree que una de las causas de la mortalidad intrauterina es la falta de espacio para todos los fetos que se implantan. La mortalidad neonatal es mayor en las lechigadas más grandes.

Los índices de constancia para partos subsiguientes de la misma cerda no son muy elevados (0.15 entre primer y segundo parto, y 0.10 entre segundo y tercero), como era de esperarse. De tal manera que el número de lechones por parto puede variar grandemente en una misma cerda. Dickerson et al., (1954),

CUADRO No. 125

Índices de herencia para medidas de prolificidad en ganado porcino.

Carácter medido	Valor de h^2	Autor y observaciones
Total de lechones por parto	0.08 a 0.18	Stewart, 1945a (en razas Minnesota)
Total de lechones por parto	-0.04 a 0.17	Boylan, et al., 1961 (en tres razas Minnesota)
Total de lechones por parto	media 0.03	
Total de lechones por parto	0.24	Blunn y Baker, 1949
Total de lechones por parto	0.17	Lush y Molln, 1942
Total de lechones por 2do. parto	0.08	Lasley, 1957
Total de lechones por 3er. parto	0.05	Lasley, 1957
Total de lechones por parto (media de varias estimaciones)	0.15	Craft, 1958
Número de lechones vivos por parto	0.14	Stewart, 1945
Número de lechones vivos por parto	0.22	Blunn y Baker, 1949
Número de cuerpos lúteos en ovario de cerdas preñadas	0.10	Lasley, 1957
Número de lechones destetados por parto	0.22	Blunn y Baker, 1949
Número de lechones destetados (media de varias estimaciones)	0.12	Craft, 1958
Número de lechones por camada, a los 168 días de vida	0.37	Blunn y Baker, 1949

encontraron que por medio de selección de madres se puede ejercer una mayor presión en favor del número de lechones por parto, pero esta selección era casi exclusivamente del tipo "automático", o sea la simple consecuencia de que las camadas más grandes tenían más probabilidades de contribuir animales seleccionados para la próxima generación. En todo el trabajo de E.E. U.U. revisado por estos autores, había diferencial de selección de 0.64 de lechón por camada en padres seleccionados y 0.62 de este valor era del tipo automático. Todo esto hace pensar que hay muy poca ventaja en seleccionar reproductoras por el número de lechones de la camada de que provienen y quizás sea mejor poner el énfasis en otros caracteres que respondan mejor a la selección deliberada. Sin embargo, en Dinamarca (Clausen y Gerwig, 1958) se ha logrado lenta pero efectivamente un aumento en el número de lechones por camada al nacer y al destete, por medios puramente selectivos, de 10.6 a 11.6 y de 8.3 a 9.4 en 50 años de pruebas de progenie con Landrace Danés.

2. Índices de herencia para caracteres de crecimiento. En el cerdo la productividad se mide principalmente a través del crecimiento, no solo del individuo sino de la camada total a la que pertenece. También se pueden tomar medidas de peso absoluto o rapidez de crecimiento. El Cuadro No. 126 presenta algunos valores de las medidas más comunes de crecimiento en el cerdo.

Del examen de los valores del Cuadro N° 126 se desprende que la medición de caracteres al destete no representa un buen reflejo de variación de origen genético. La influencia genética se manifiesta con mayor magnitud del destete a los 112 días ya sea que se trate de pesos individuales o de rapidez de aumento de peso. Según Blunn et al., (1953) los aumentos de peso entre los 56 y los 112 días de edad son los que se deben de usar preferentemente en programas de selección, no solo por ser los de índices de herencia más elevados, sino por constituir ese el período de mayor desarrollo de hueso y carne y menos grasa. Este mismo período ha sido recomendado por Hazel, et al., (1943) para la selección de machos en esta-

blecimientos de cría. La castración no se efectuaría sino hasta los 112 días en los individuos que no hubieran llenado los requisitos mínimos de aumento del destete a esa edad.

En algunos trabajos experimentales se ha llevado a cabo la selección hasta el peso final de 180 días (Craig et al., 1956). Estos autores en un experimento de selección positiva y negativa para peso a esa edad llegaron a la conclusión de que la selección efectuada con los pesos al nacer tendría apenas 20 por ciento, y a los 56 días solo un 50 por ciento de la efectividad obtenible con pesos a los 180 días.

Los valores de h^2 para crecimiento en diferentes edades presenta el problema de cuándo es más conveniente efectuar la selección. Junto con este problema se encuentra también el de las proporciones de los animales jóvenes y adultos que deben mantenerse en la piara. La selección de animales con mayor edad es más exacta puesto que tanto los índices de constancia como los de herencia para productividad de las hembras son mayores mientras más partos se conocen de la cerda. Esta exactitud que se gana con demorar la selección hasta conocer varios partos de la cerda, a su vez opera en contra del progreso de la selección porque alarga los intervalos entre las generaciones. Dickerson y Hazel (1944) han examinado el progreso teórico posible con selección a distintas edades y diferentes proporciones de hembras adultas dedicadas a la cría, y algunas de sus conclusiones son importantes. En primer lugar aparece como muy poco ventajoso efectuar selección al destete. Se podrían eliminar algunos animales al destete, pero dejando suficientes hasta los 180 días de tal modo que queden de 8 a 10 animales machos por cada uno que se va a retener para cría. De las hembras, según la prolificidad de la piara, se requieren para reproducción de 1/6 a 1/3 de las cerdas destetadas. Para el mejor progreso debe contarse a los 180 días de edad con tres o más cerdas con registros de pesos por cada cerda que se va a retener para cría. Esto en lo que concierne a información sobre pesos o crecimiento del individuo la selección posterior de cerdas se debe hacer por su actuación como madres.

CUADRO No. 126
 Índices de herencia para caracteres de crecimiento en cerdos.

Carácter	Valor h ²	Autor y comentarios
Peso al nacer	0.0	Baker, et al., 1943
Peso a los 21 días	0.04	" " " "
Peso a los 56 días	0.15	" " " " (Mismo valor de Dickerson y Hazel 1944)
Peso a los 84 días	0.26	" " " "
Peso a los 112 días	0.28	" " " "
Peso a los 168 días	0.25	" " " "
Peso a los 180 días	0.16	Craig, et al., 1956
Peso al nacer	0.16	Hetzer, 1942
Peso a los 21 días	0.10	" "
Peso a los 56 días	0.00	" "
Peso a los 98 días	0.33	" "
Peso a los 140 días	0.39	" "
Peso a los 182 días	0.24	" "
Peso a los 180 días	0.30	Dickerson y Hazel, 1944
Peso al nacer	0.05	Krider, et al., 1946 (experimento de selección negativa
Peso a los 21 días	0.24	" y positiva simultáneamente)
Peso a los 56 días	0.14	" "
Peso a los 150 días	0.14	" "
Peso a los 180 días	0.24	" "
RAPIDEZ DE CRECIMIENTO		
Del nacimiento al destete	0.13	Blunn, et al., 1953 (por medios hermanos paternos)
Del nacimiento al destete	0.11	" " " " (regresión de crías sobre madres)
De los 56 a los 112 días	0.38	" " " " (medios hermanos paternos)
De los 56 a los 112 días	0.28	" " " " (regresión de crías sobre madres)
De los 112 a los 154 días	0.25	" " " " (medios hermanos paternos)
De los 112 a los 154 días	0.08	" " " " (regresión de crías sobre madres)
Del nacimiento al destete	0.15	Hazel, et al., 1943 (coeficientes de correlación genotípica elevados al cuadrado)
De los 56 a los 112 días	0.28	" " " "
De los 112 a los 154 días	0.17	" " " "
De los 56 a los 154 días	0.28	El-Isaawi y Rempel, 1961. (Estimación con el menor error 0.06 seleccionada como la más exacta entre varias)
De los 72 días de 100 kgs. de peso (aumentos diarios)	0.43	Dickerson y Grimes, 1947. (Experimento de selección para eficiencia de conversión de alimentos)
Peso de la camada a los 56 días	0.37	Blunn y Baker, 1949
Peso de la camada a los 168 días	0.18	" " " "
Peso de la camada a los 154 días	0.11	Bernard, et al., 1954
Peso de la camada a los 56 días	0.17	promedio según Craft, 1958
Eficiencia de conversión de alimentos	0.26	Dickerson y Grimes, 1947. (Exp. de selección negativa y positiva con alimentación individual)
No. de días requeridos para llegar de edad de 72 días a un peso de mercado de 100 kgs.	0.47	Dickerson y Grimes, 1947. (Mismo experimento)

Según el mismo trabajo de Dickerson y Hazel (1944), el progreso en peso a los 180 días no sería muy diferente si se eliminan las cerdas malas productoras después de su primer parto (entonces se mantiene un máximo de 70 por ciento de cerdas primerizas).

Si se espera a tener información sobre dos partos, se mantiene un máximo de 80 a 85 por ciento de cerdas primerizas. Todo esto cuando se obtienen dos partos por cerda por año. El progreso es muy inferior en piaras en que solo se obtiene un parto por año. En las mejores circunstancias se puede esperar un adelanto anual en peso de 6 kgs. por camada a los 180 días de edad.

De igual o mayor interés que la rapidez de aumentos de peso es la eficiencia de dichos aumentos, es decir el número de kilogramos de alimento necesarios para obtener un kilogramo de aumento de peso. Las dos medidas están correlacionadas ($r=0.7$) de tal manera que los incrementos en rapidez de aumento se supone que conllevan adelantos automáticos en eficiencia. La selección directa por eficiencia es costosa por la necesidad de

llevar registros de consumo de alimentos. Dickerson y Grimes (1947), efectuaron un experimento de selección durante seis años en el cual observaban para reproducción el cerdo y la cerda más y menos eficientes de cada camada y formaron dos líneas independientes, una eficiente y la otra ineficiente, partiendo de un origen común. Al final del trabajo la línea eficiente requería 3.52 kgs. de alimento por kilo de aumento y la ineficiente requería 3.77. Ocurrió simultáneamente un adelanto en aumentos diarios, en el período de ceba a partir de los 72 días y hasta llegar a 100 kgs. También la línea eficiente necesitó 142 días para llegar a ese peso y la ineficiente 159. Sin embargo, ocurrió una cosa inesperada e indeseable en la línea eficiente: redujo los pesos de la camada al destete. Los autores creyeron que las cerdas más eficientes en ceba son también menos capaces de producir leche y camadas pesadas al destete. Los autores concluyeron que la selección para aumentos de peso a los 72 días a los 100 kgs. era tan efectiva en reducir la cantidad de alimento necesaria, como

CUADRO No. 127

Indices de herencia para características de conformación en vivo del cerdo.

Carácter	Valor h ²	Autor y comentarios
Tipo	0.38	Hetzer, et al., 1944 (estimaciones en Poland Chinas dentro de una piara)
Tipo	0.92	Heltzer, et al., 1944 (estimaciones tomando en cuenta piaras con tipos muy diferentes)
Conformación (5 jueces)	0.24	Stonaker, y Lush, 1942 (calificación efectuada a los 100 kgs. de peso)
LARGO (medida objetiva)		
Largo del cuerpo	0.59	Craft, 1958 (promedio de varias estimaciones)
Largo de las patas	0.65	Craft, 1958 (promedio de varias estimaciones)
Número de vértebras	0.74	Berge, 1948.
SISTEMA MAMARIO		
Número de tetas	0.10	Enfield y Rempel, 1961 (regresión de crías sobre madres)
Número de tetas	0.23	Enfield y Rempel, 1961 (correlación medios hermanos paternos)
Número de tetas	0.39	Allen, et al., 1959
DEFECTOS		
Hernia del escroto	0.07 y	
	0.15	Magee, 1951 (efecto materno, no aditivo, fue también 0.15)

la selección directa para eficiencia de conversión.

3. Índice de herencia para caracteres de conformación en vivo. En esta sección se agruparán características de importancia sobre la conformación del cerdo, ya sea que se trate de medidas objetivas o subjetivas, la mayoría de ellas se caracterizan por valores elevados. Esto indica que el tipo del cerdo se puede cambiar con relativa facilidad y la experiencia indica ciertamente que es más fácil modificar la conformación del cerdo que su eficiencia reproductiva o de crecimiento.

Algunos de los índices de conformación en vivo son sorprendentemente altos. Quizás por esta razón las razas de cerdos han pasado por tantas metamorfosis en cuanto al tipo, y explican como puede un criador cambiar en pocas generaciones las proporciones de sus animales. De particular importancia es la facilidad con que se puede alargar el cuerpo del cerdo, no solo en medidas subjetivas, sino aun hasta aumentar el número de vértebras. Berge (1948) indica que el número de cos-

tillas aumenta con el número de vértebras costales y lumbares. Sin embargo al aumentar el número de costillas disminuye el número de vértebras lumbares. Desde el punto de vista genético, las costillas rudimentarias son tan heredables como las costillas completas. Dicho autor cita el hecho de que en una piara de Landrace Noruego se elevó el promedio de vértebras por una unidad en ocho años de selección estricta para mayor número presacral.

A pesar de la disparidad entre las estimaciones de h^2 para el número de tetas, los genetistas de cerdos consideran que este carácter posee índices bajos. Además (Allen et al., 1959) no se ha encontrado correlación entre el número de tetas y los pesos de la camada. Es decir, que al seleccionar para mayor número de tetas no se adelanta nada en fertilidad o sobrevivencia de los cerdos.

En dicho trabajo se encontró que el 27 por ciento de las cerdas poseían menos tetas funcionales que el número de cerdos vivos por parto. La correlación entre la cantidad de te-

CUADRO No. 128

Índices de herencia para algunas características de la canal del cerdo.

Característica	Valor de h^2	Autor y comentarios
Largo de la canal	0.50, 0.54, 0.52	Enfield y Whatley, 1961 (medios hermanos, paterno y maternos y hermanos completos respectivamente)
Espesor de la grasa del lomo	0.42, 0.84, 0.63	Idem
Area del músculo del lomo	0.79, 0.10, 0.44	Idem
Largo de la canal	0.59	Craft, 1958 (promedio de varias estimaciones)
Area del músculo del lomo	0.48	Idem
Espesor de la grasa del lomo	0.49	Idem
Largo de la canal	0.65	Revisión de Rendel, 1950
Espesor de la grasa del lomo	0.55	Idem
Espesor de la grasa del lomo	0.71	Jonhsson, 1958
Contenido de grasa en el músculo	0.50	Duniec, et al., 1961 (por análisis químico)
Contenido grasa de la canal entera	0.69	Idem
Porcentaje de jamón	0.58	Según Craft, (promedio)
Calificación de la canal	0.46	Idem
Porcentaje de tocino	0.44	Jonsson, 1958
Forma y tamaño del jamón	0.70	Revisión de Rendel, 1950
Firmeza de la grasa	0.45	Idem

tas al nacimiento y el número de tetas funcionales en el primer parto no es muy alta (0.44). Por estas razones se cree que el énfasis en la selección de cerdas de repuesto por su número de tetas no debe de ser muy fuerte y es preferible poner este énfasis en los caracteres de crecimiento.

4. Índices de herencia para características de la canal. Los países más adelantados en producción de cerdos se han especializado en aspectos particulares de su explotación, tal como producción de tocino, jamón, carnes saladas, y antiguamente manteca. La calidad de estos productos depende no solo de la manufactura, sino de la materia prima inicial. Por lo tanto, el tipo y calidad de la canal del cerdo han recibido muy especial atención. La mayoría de las características de la canal (Cuadro No. 128) poseen índices de herencia sumamente elevados y por lo tanto son de utilidad en programas selectivos prometedores.

Algunas correlaciones entre estas características merecen ser mencionadas. Según Jonsson (1958) hay una fuerte correlación negativa (-0.92) entre espesor de la grasa del lomo y cantidad de carne en el lomo. Se han obtenido valores negativos igualmente altos por investigadores americanos (Holland y Hazel, 1958) por lo que en el trabajo de cría, al seleccionar cerdos productores de carne se han considerado como muy valiosos aquellos que presentan la menor cantidad de grasa en el lomo. La utilización de medidas de espesor de la grasa en vivo han sido descritas por dichos autores, y también se han descrito técnicas para medir en vivo el área de la musculatura directamente (por ejemplo, Price et al., 1960) y estas predicciones sobre la canal han sido incorporadas a índices de selección que combinan pesos con carácter previsto de la canal (Robinson et al., 1960).

Se considera que los cerdos más largos dan una correlación negativa bastante fuerte en cuanto a espesor de la grasa del lomo ($r = -0.29$ a -0.80 según Clausen y Gerwig, 1958). Por lo tanto, es casi automático que si lo que el criador desea es reducir la cantidad de grasa, debe seleccionar estos cerdos. La medida de la calidad y tipo de la

canal forma parte muy importante del trabajo de pruebas de progenie en Europa (Clausen y Gerwig, 1958). Dichos autores informan que en Dinamarca se ha logrado un progreso considerable con estos métodos de pruebas oficiales, elevando el largo del cuerpo de 89 cm. a 94, de 1907 a 1955 y reducido el espesor de la grasa de 4.1 cm. a 3.2 en ese mismo período. En Holanda de 1935 a 1955 el porcentaje de carne magra se ha elevado de 45.5 a 55.9.

Programas nacionales de cría

En la cría de cerdos, más que en otras especies, es donde mayor ingerencia han tenido las técnicas introducidas por los servicios gubernamentales. La mayoría de los países europeos están unidos con sistemas de mejoramiento de sus cerdos de cría por medio de pruebas de progenie. Los EE. UU. y Canadá no han seguido este patrón, sino el de producción de líneas relativamente consanguíneas. Estas se conservan puras y tienen requisitos muy elevados de registro por comportamiento (sobre todo en la nueva Lacombe del Canadá), pero una de sus principales finalidades es utilizarlas en cruzamientos. En América Latina no existe ninguna política nacional ni regional para mejoramiento de la cría de cerdos, y el criador práctico o el estudiante de estas cosas puede sentirse desorientado ante ideas tan divergentes en países de producción eficiente de cerdos. Las teorías genéticas involucradas ya han sido explicadas en el Capítulo 13, con algunos ejemplos con cerdos, pero aquí se hará una breve exposición de los dos tipos de programa, y se espera que el conocimiento de lo que ocurre en esos países sea de utilidad al productor de América Latina.

1. Pruebas de progenie en cerdos. El país que ha llevado el liderazgo en estos métodos ha sido Dinamarca, y se encuentra bajo su influencia desde 1907 (con las interrupciones impuestas por las dos guerras). Este país, como exportador de tocino, principalmente a Inglaterra, efectuó adelantos en selección y perfeccionamiento de la piara nacional antes que ningún otro país. Por tocino

se entiende en Dinamarca la media canal preparada en el estilo "Wiltshire" o sea desprovista de la cabeza, las patas, los huesos de la paleta y pelvis, así como de la espina dorsal. Las especificaciones "tocino" para que obtenga los mejores precios en el mercado inglés han sido muy estrictas, y desde antes de la iniciación de los programas de cría, las cooperativas de Dinamarca (que efectúan casi toda la matanza y exportación) pagaban precios más altos por los cerdos que mejor satisfacían las especificaciones del mercado de exportación. Estas mismas cooperativas han sido las que en gran parte respaldan económicamente los esfuerzos de los centros de pruebas de progenie.

Por pruebas de progenie se entiende un sistema de cría en el cual la información relativa a comportamiento no proviene del animal que se piensa seleccionar, sino de sus hijos o parientes. El sistema ha avanzado actualmente en Dinamarca a un nivel en que todos los animales registrados deben pertenecer a establecimientos de cría que envían anualmente representantes de todas las camadas a los centros de prueba. Cosa similar ocurre en Finlandia, Noruega y Suecia. El resto de los países de Europa que usan pruebas de progenie no tienen todavía el requisito de prueba total para los criaderos de animales registrados. En Dinamarca, de toda camada de animales registrados se deben enviar cuatro lechones a los centros de prueba. La magnitud de estas pruebas se desprende del informe de Clausen y Gerwig (1958), que dice se prueban en cada estación 3.488 cer-

dos; Dinamarca contribuye con 29 por ciento del total de cerdos probados en Europa, estando en segundo lugar la República Federal Alemana con 21 por ciento.

Al inicio de la prueba el peso es de 20 kgs., y de 90 kgs. al final. Las medidas que se toman corresponden al crecimiento y eficiencia, y posteriormente, en la canal se mide el rendimiento, el espesor de la grasa, la longitud de la canal y el rendimiento en canal exportable.

Lush, en 1934, examinó críticamente la efectividad de estos métodos de selección y sus observaciones, junto con las bases genéticas sobre el trabajo efectuado, fueron publicadas en 1936. El Cuadro No. 129 muestra la intensidad de selección resultante de las pruebas de progenie, de este autor.

Los resultados obtenidos desde entonces y en varios países, son muy halagüeños. En el Cuadro No. 130 se presentan algunos promedios de producción total en razas de tres países.

2. Sistemas de formación de razas consanguíneas para cruzamientos. Los resultados de las pruebas de progenie en Europa indican un progreso indudable en la eficiencia de la producción. ¿Podría decirse que el sistema está probado y que lo deben de adoptar los países del resto del mundo?

Hay varios detalles que deben de examinarse antes de contestar esta pregunta. En primer lugar, algunos de los caracteres han sido mejorados con mucho más celeridad que otros. Por ejemplo, en Dinamarca el largo del cuerpo del cerdo pasó de 89 cm. en 1907

CUADRO No. 129

Promedios obtenidos en pruebas de progenie de verracos seleccionados en comparación con las pruebas de todos los verracos cuyas progenies fueron sometidas a prueba (Lush, 1936).

Característica	Crías de verracos seleccionados	Promedio de todas las progenies
Aumento diario gms.	0.665	0.643
Unidades de alimento por unidad de aumento	3.32	3.37
Rendimiento de canal exportable	60.17%	59.77%
Espesor de la grasa del lomo, cm.	3.74	3.83
Espesor de la grasa en el vientre, cm.	3.19	3.17
Largo del cuerpo	91.08	89.73

CUADRO No. 130

Cambios en productividad en países de Europa en donde se han extendido las pruebas de progenie para los cerdos reproductores (de Clausen y Gerwig, 1958).

País y raza	Años	No. de camadas estudiadas	No. de lechones por cerda por año	No. de lechones destetados por cerda por año	Peso de la camada a las 4 semanas kgs.	Porcentaje de pérdidas hasta las 3 ó 4 semanas
Alemania, Edelschwein						
	1951	3,001	21.1	17.8	64.7	14.5
	1952	1,871	21.4	18.3	67.2	14.1
	1953	2,156	22.0	18.6	68.8	15.5
	1954	2,107	21.6	18.4	69.0	14.5
	1955	1,993	21.4	18.5	70.5	15.9
Alemania, Schweish-Hällisches						
	1951	4,000	21.1	18.2	70.7	13.6
	1952	4,503	21.8	18.7	73.0	14.2
	1953	4,256	22.6	19.2	75.5	15.1
	1954	4,366	23.3	19.6	78.1	15.1
	1955	4,936	23.3	19.2	78.7	15.1
Suecia, Landrace						
			por parto, a las tres semanas			
	1935	1,205	10.6	8.3	46.8	21.0
	1940	1,166	10.6	8.3	47.1	22.0
	1945	1,216	10.9	8.6	51.0	22.0
	1953	1,074	11.1	9.0	54.1	20.0

a 94 cm. en 1956, pero parece imposible elevar el número de cerdos destetados más allá de 9.6. En Alemania y Suecia se ve que las pérdidas de lechones antes del destete no han cambiado en lo más mínimo durante los últimos años.

Además, los sistemas de pruebas de progenie son muy costosos y poco adaptados a países muy extensos en que existen grandes diferencias de clima de una región a otra, pues estas influencias locales hacen muy difícil la interpretación de resultados obtenidos en diferentes estaciones.

En tercer lugar, se puede creer que el progreso genético que se puede alcanzar con sistemas de pruebas de progenie está limitado a aquellos caracteres cuya excelencia depende en gran parte de genética aditiva. Los caracteres que por medio de heterosis se pueden mejorar en mayor escala, o con mayor rapidez responderán con mayor eficacia a

sistemas de cruzamientos. Después de que el mundo entero se dio cuenta de los progresos alcanzados por el Landrace Danés, éste adquirió fama y fue llevado a EE. UU. (llegó a Iowa en 1934). Se comprobó su superioridad en ciertos caracteres, pero en otros, el propio Landrace se veía superado si era cruzado con otra raza. Tal aparece en los primeros estudios del Landrace en Iowa (Lush et al., 1939) en que produjo 10.1 lechones por parto, cuando el Poland China produjo 9. La sobrevivencia de los lechones hasta el destete fue de 54 por ciento en los Poland China y de 65 por ciento en los Landrace. Sin embargo, en los híbridos de estas dos razas la sobrevivencia subió inmediatamente a 70 por ciento. También se descubrió que las cerdas híbridas eran magníficas madres y que los sistemas de cría podían mantener este vigor en forma constante por medio de cruzamientos alternados entre dos razas o por cruzamientos rotativos entre varias razas (ver

Capítulo 13), de tal manera que solo se necesitaban algunas cepas superiores productoras de verracos de razas puras para poder perpetuar los sistemas de hibridación.

Los primeros intentos fueron de producir líneas muy consanguíneas que al ser cruzadas entre sí dieran un vigor comparable al que se obtiene en el maíz. Esto no dio resultado, pues la consanguinidad reducía el vigor de las líneas a tal grado que era imposible mantenerlas económicamente (una descripción de todos estos trabajos y sus implicaciones genéticas se encuentra en Dickerson et al., 1954). Otros métodos de consanguinidad más moderada (principalmente puesta en práctica en la formación de las nuevas razas Minnesota, Maryland, Montana, etc.) han dado extraordinarios resultados en adelanto en productividad muy rápido en caracteres sujetos a selección aditiva, y al mismo tiempo

estas nuevas razas han sido diseñadas para ser cruzadas con otras, y en esa forma se obtiene el beneficio del vigor híbrido como una ganancia inmediata sin tener que recurrir al costo y a los años de espera de los sistemas de pruebas de progenie. Además, el beneficio de la hibridación lo pueden obtener los productores comerciales con poca habilidad como criadores, y dejar el perfeccionamiento de las razas puras a los criadores más hábiles y a quienes se especialicen en llevar registros y apuntes para su selección. También se ha expresado la idea, con buena evidencia experimental, de que los cerdos híbridos son más adaptables a grandes variaciones de clima y de manejo. Por lo tanto, estos sistemas son más apropiados a países muy extensos y de climas variables dentro de sus fronteras (ver England y Winters, 1953 y Cuadro No. 131).

CUADRO No. 131

Comparaciones entre diferentes tipos de cruzamientos expresados en forma de porcentajes de superioridad o inferioridad con relación a las medias de las líneas progenitoras puras (de England y Winters, 1953). Basado en no menos de 24 camadas por cruzamiento).

Tipo de cruzamiento	Porcentaje de lechones nacidos vivos	Porcentaje de sobrevivencia	Peso al destete	Aumentos diarios después del destete	Eficiencia de conversión de alimentos
Hibridación sencilla					
Estrecha *	0.97	8.88	11.29	8.33	—2.47
Mediana	25.18	1.24	15.58	10.00	—6.17
Divergente	5.33	20.40	33.51	20.32	—1.40
Cruzamientos alternos "cris-cross"					
Estrechos	6.15	15.45	19.00	16.67	—0.93
Medianos	9.41	7.41	21.79	8.73	0.31
Divergentes	30.16	18.94	22.36	10.82	—8.38
Cruzamientos rotacionales					
Estrechos	11.96	15.65	14.16	7.30	—5.88
Divergentes	31.71	14.57	15.98	11.11	—7.43

Todos los padres pertenecían a líneas consanguíneas.

* Estrecho, mediano, o divergente, se refiere a la disparidad genética entre los progenitores. Los números representan porcentaje de superioridad excepto cuando van precedidos de (—) en cuyo caso el cruzamiento fue inferior.

En estas pruebas de England y Winters se usaron siempre verracos consanguíneos y se puede ver con facilidad que casi sin excepción la productividad fue superior en los cruzamientos en comparación con la media de los padres, y que la superioridad aumenta conforme los progenitores son más distantes o divergentes en cuanto a su origen genético.

Algunos aspectos sobre la hibridación de cerdos están todavía en discusión. Principalmente si hay diferencias en las líneas o razas en su habilidad combinatoria. Parece que la habilidad combinatoria es general y no específica (Magee y Hazel, 1959). Esta preocupación es importante en EE. UU. donde hay gran diversidad de razas y aun tipos de cerdos.

En el Canadá, especializado casi exclusivamente en producción de cerdos Yorkshire, en los últimos años se han observado las tendencias europeas y americanas y se han decidido a seguir el patrón americano. Para ese fin entrenaron a uno de sus mejores genetistas (H. T. Fredeen) y le encomendaron la labor de crear una raza nueva superior, y diseñada especialmente para ser cruzada con el Yorkshire canadiense. Esta raza es Lacombe (Koch 1963) formada de 55 por ciento Landrace, 23 por ciento Berkshire y 22 por ciento Chester White. Por otra parte en esta raza se siguen muchas ideas danesas de permitir registro de cada camada únicamente después de que un macho y una hembra han sido sometidos a prueba que incluye calificación de la canal y edad para llegar al sacrificio. Las pruebas se pueden hacer en el establecimiento del propio criador, pero no así el sacrificio.

3. ¿Qué tipo de programa conviene adoptar a América Latina? En realidad en América Latina la producción de suinos está sumamente atrasada y por varias razones es muy difícil que se puedan adoptar patrones de selección europeos o americanos con buen éxito. En primer lugar faltan ideales bien delineados del tipo de cerdo que conviene producir. Debe de recordarse que el buen resultado de los sistemas daneses radica en la exactitud de los requisitos del cerdo de exportación que exige el mercado in-

glés. El comercio de cerdos en América Latina es muy local y casi no existen normas sobre tipos y rendimientos que afecten el precio de los animales. En Canadá las especificaciones del Yorkshire y del Lacombe giran alrededor de la producción de canales de un tipo ideal bien definido también, no para exportación. También es factor importante en algunos países de América Latina la gran fluctuación que ocurre en las existencias de granos, debido a las sequías y a la inseguridad de las cosechas.

Estos mismos factores que operan adversamente sirven de base para predecir un futuro importante para la industria del cerdo. Precisamente porque los granos son escasos la carne de cerdo es mucho más cara que la de res. Los mercados internos son por lo tanto muy importantes. Un programa nacional de mejoramiento de suinos debe de tomar en cuenta estos factores y pensar en la necesidad de sistemas eficientes de conservación de granos por periodos prolongados de tiempo y que dichos granos estén en primer lugar a la disposición de los criadores que pueden producir los cerdos que necesitan los engordadores en años de abundancia.

Todo esto resulta quimérico debido a la virtual inexistencia de una política nacional sobre adelanto genético de los cerdos.

También debe pensarse que los mayores adelantos que se logran en el mundo entero son en cerdos de tocino y de carne. En muchos países de América Latina todavía no hay ninguna discriminación en precios contra el cerdo mantecoso. Es indudable que la definición de los tipos ideales para cada país no ha llegado en América Latina ni siquiera a su infancia.

Sin embargo los criadores individuales más adelantados tendrán que hacer sus propios programas de selección. Es indudable que se pueden beneficiar de los conocimientos existentes en el mundo y sólo se pueden apuntar algunos principios que deben serles útiles, tales como: 1) Los beneficios de la selección aditiva con pruebas de progenie y de comportamiento, solo pueden dar buenos resultados cuando varios criadores se asocian para llevar a cabo las pruebas. De lo contrario, en piaras pequeñas el aumento en consanguini-

nidad puede estropear todos los progresos de la selección; 2) Los beneficios de los cruzamientos pueden ser explotados por productores de ciertas regiones, si en ellas existen criaderos de razas puras que los mantengan suplidos de sementales. Si no existen estos criaderos de verracos puros en la misma región, y tienen que recurrir a la importación para obtener sus verracos, éstos serán

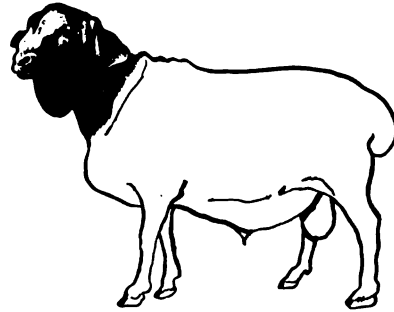
tan costosos que casi nulificarán los beneficios económicos de la hibridación; 3) En vista de la escasez recurrente de granos en muchas regiones, es posible que las razas más económicas deban ser más pequeñas que las de EE. UU. o Europa, no sólo por su mayor adaptabilidad a empresas caseras, sino por el menor costo de mantenimiento en épocas de escasez.

Referencias

- ALLEN, A. D., TRIBBLE, L. F. y LASLEY, J. F. 1959. Inheritance of nipple numbers in swine and the relationship to performance. Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull. No. 694.
- ASDELL, S. A. 1946. Patterns of mammalian reproduction. Ithaca, New York, Comstock.
- _____ y WILLMAN, J. P. 1941. The causes of stillbirth in swine and an attempt to control it. J. Agric. Res. 63:345.
- BAKER, M. L., HAZEL, L. N. y REINMILLER, C. F. 1943. The relative importance of heredity and environment in the growth of pigs at different ages. J. Anim. Sci. 2:3.
- BAKER, L. N., WOEHLING, H. L., CASIDA, L. E. y GRUMMER, R. H. 1953. Occurrence of estrus in sows following parturition. J. Anim. Sci. 12:33.
- _____, CHAPMAN, A. B., GRUMMER, R. H. y CASIDA, L. E. 1958. Some factors affecting litter size and fetal weight in purebred and reciprocal-cross matings of Chester White and Poland China swine. J. Anim. Sci. 17:612.
- BANE, A. 1959. Some results of studies on the semen of young boars and on artificial insemination in pigs. Ann. Zootech. (Suppl.) 8:15.
- BERGE, S. 1948. Genetical researches on the number of vertebrae in the pig. J. Anim. Sci. 8:233.
- BERNARD, C. S., CHAPMAN, A. B. y GRUMMER, R. H. 1954. Selection of pigs under farm conditions: kind and amount practiced and a recommended selection index. J. Anim. Sci. 13:389.
- BLUNN, C. T. y BAKER, M. L. 1949. Heritability estimates of sow productivity and litter performance. J. Anim. Sci. 8:89.
- _____, BAKER, G. N. y HANSON, L. E. 1953. Heritability of gain in different growth periods in swine. J. Anim. Sci. 12:39.
- BOYLAN, W. J., REMPEL, W. E. y COMSTOCK, R. E. 1961. Heritability of litter size in swine. J. Anim. Sci. 20:566.
- BRADFORD, G. E., CHAPMAN, A. B. y GRUMMER, R. H. 1953. Performance of hogs of different breeds and from straightbred and crossbred dams on Wisconsin farms. J. Anim. Sci. 12:582.
- BRAUDE, R., CLARKE, P. M. y MITCHELL, K. G. 1954. Analysis of the breeding records of a herd of pigs. J. Agric. Sci. 45:19.
- BURGER, J. F. 1952. Sex physiology of pigs. Onderstepoort J. Vet. Res. Suppl. No. 2.
- CARNEIRO, G. G. 1958a. Eficiencia reproductiva en suínos. Arch. Esc. Sup. Vet., Minas Gerais 77:125.
- _____. 1958b. Fertilidade de porcas e mortalidade de leitões do nascimento a 12a. Semana de idade, em cinco raças de suínos. Arch. Esc. Sup. Vet., Minas Gerais 77:153.
- CORNER, G. W. 1923. The problem of embryonic pathology in mammals with observations on intra-uterine mortality in the pig. Amer. J. Anat. 32:342.
- CLAUSEN, H. y GERWIG, C. 1958. Pig breeding, recording and progeny testing in European countries. FAO Agric. Studies No. 44.
- COMSTOCK, R. E. y WINTERS, L. M. 1944. A comparison of the effects of inbreeding and selection on performance in swine. J. Anim. Sci. 3:380.
- CRAIG, J. V., NORTON, H. W. y TERRIL, S. W. 1956. A genetic study of weight at five ages in Hampshire swine. J. Anim. Sci. 15:242.
- CRAFT, W. A. 1958. Fifty years of progress in swine breeding. J. Anim. Sci. 17:960.
- DICKERSON, G. E. y HAZEL, L. N. 1944. Selection for growth rate of pigs and productivity of sows. J. Anim. Sci. 3:201.
- _____, y GRIMES, J. C. 1947. Effectiveness of selection for efficiency of gain in Duroc swine. J. Anim. Sci. 6:265.
- _____, BLUNN, C. T., CHAPMAN, A. B., KOTTMAN, R. M., KRIDER, J., WARWICK, E. J. y WHATLEY, J. A. 1954. Evaluation of selection in developing inbred lines of swine. Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull. No. 551.

- DUNIEC, H., KIELANOWSKY, J. y OSINSKA, Z. 1961. Heritability of chemical fat content in the loin muscle of baconers. *Anim. Prod.* 3:195.
- ENFIELD, F. C. y WHATLEY, J. A. 1961. Heritability of carcass length, carcass backfat thickness and loin lean area in swine. *J. Anim. Sci.* 20:631.
- _____ y REMPEL, W. E. 1961. Inheritance of teat number and relationship of teat number to various maternal traits in swine. *J. Anim. Sci.* 20:876.
- ENGLAND, D. C. y WINTERS, L. M. 1953. The effects of genetic diversity and performance of inbred lines per se on hybrid vigor in swine. *J. Anim. Sci.* 12:836.
- EL-ISSAWI, H. F. y REMPEL, W. E. 1961. Heritability of growth rate in inbred swine based on crossbred foundation. *J. Anim. Sci.* 20:593.
- FOOTE, W. C., WALDORF, D. P., CHAPMAN, A. B., SELF, H. L., GRUMMER, R. H. y CASIDA, L. E. 1956. Age at puberty of gilts produced by different systems of mating. *J. Anim. Sci.* 15:959.
- GOSSETT, J. W. y SORENSEN, A. M. 1959. The effects of two levels of energy and seasons on reproductive phenomena of gilts. *J. Anim. Sci.* 18:40.
- GREEN, W. W. y WINTERS, L. M. 1945. The effect of sex on the development of the pig. *J. Anim. Sci.* 4:55.
- _____, WINTERS, L. M., RASH Jr., J. R. y DAILEY, D. F. 1942. The effect of sex on the development of the pig. II. Urinary excretion of androgens by boars of different lines of breeding. *J. Anim. Sci.* 1:111.
- HANCOCK, J. L. y HOVELL, G. J. R. 1961. The effect of semen volume and number of spermatozoa on the fertility of intra-uterine inseminations of pigs. *Anim. Prod.* 3:153.
- HARING, F. 1937. Der Einfluss des Begattungszeitpunktes während des Rauchtages beim Schwein auf dem Befruchtungserfolg und das Geschlechtsverhältnis des Ferkel. *Züchtungskunde*, Bd. 12 Heft I.
- HARTMAN, D. A., LUDWICK, T. M. y WILSON, R. F. 1962. Certain aspects of lactation performance in sow. *J. Anim. Sci.* 21:883.
- HAZEL, L. N., BAKER, M. L. y REINMILLER, C. F. 1943. Genetic and environmental correlations between the growth rates of pigs at different ages. *J. Anim. Sci.* 2:118.
- HEITMAN, H. y COLE, H. H. 1956. Further studies in the induction of estrus in lactating sows with equine gonadotrophin. *J. Anim. Sci.* 15:970.
- HETZER, H. O. 1942. Differences in mothering and nursing ability of sows as causes of differences in some weights of their pigs. *J. Anim. Sci.* 1:71. (Abstract).
- _____, DICKERSON, G. E. y ZELLER, J. H. 1944. Heritability of type in Poland China swine as evaluated by scoring. *J. Anim. Sci.* 3:390.
- HOLLAND, L. A. y HAZEL, L. N. 1958. Relationship of live measurements and carcass characteristics of swine. *J. Anim. Sci.* 17:823.
- JONSSON, P. 1958. Estimates of heritabilities and genetic and phenotypic correlations on certain production characters in the Danish Landrace pig. *Acta Agric. Scand.* 8:88.
- JOUBERT, D. M. 1958. Duration of pregnancy and length of dioestrous cycle in the domestic pig. *S. Afr. J. Sci.* 54:183.
- _____ y BONSMAN, J. C. 1957. Duration of pregnancy in the domestic pig. *S. Afr. J. Sci.* 53:340.
- KENNETH, J. H. 1947. Gestation periods, a table and bibliography. 2d. ed. Edinburg, Imp. Bureau Anim. Breed. Genet. Tech. Com. No. 5.
- KOCH, C. H. 1963. Lacombe: hogs built to specifications. *Fm. Quart.* 18:74.
- KRIDER, J. L., FAIRBANKS, B. W., CARROLL, W. E. y ROBERTS, E. 1946. Effectiveness of selecting for rapid and for slow growth rate in Hampshire swine. *J. Anim. Sci.* 5:3.
- LASLEY, E. L. 1957. Ovulation, prenatal mortality and litter size in swine. *J. Anim. Sci.* 16:335.
- LUSH, J. L. 1936. Genetic aspects of the Danish system of progeny-testing swine. *Iowa Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 204.
- _____ y MOLLN, A. G. 1942. Litter size and weight as permanent characteristics of sows. *U. S. Dep. Agric. Tech. Bull.* N° 836.
- _____, SHEARER, P. S. y CULBERTSON, C. C. 1939. Crossbreeding hogs for pork production. *Iowa Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 380.
- MAGEE, W. T. 1951. Inheritance of scrotal hernia in swine. *J. Anim. Sci.* 10:516.
- _____ y HAZEL, L. N. 1959. General and specific combining ability for 154-day weight among three-line crosses in swine. *J. Anim. Sci.* 18:790.
- McKENZIE, F. F. 1928. Growth and reproduction in swine. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 118.
- _____ 1932. Optimum time to breed gilts. *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 310:15.
- _____ y MILLER, J. C. 1930. Optimum time to breed swine. *Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.* N° 285:43.
- _____ y MILLER, J. C. y BAUGUESS, L. C. 1938. The reproductive organs and semen of the boar. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 279.
- POLGE, C. 1956. The development of an artificial insemination service for pigs. *Anim. Breed. Abs.* 24:209.
- POMEROY, R. W. 1960a. Infertility and neonatal mortality in the sow. I. Lifetime performance and reasons for disposal of sows. *J. Agric. Sci.* 54:1.
- _____ 1960b. Infertility and neo-natal mortality in the sow. III. Neonatal mortality and foetal development. *J. Agric. Sci.* 54:31.

- POND, W. G., ROBERTS, S. J., DUNN, J. A. y WILLMAN, J. P. 1960. Late embryonic mortality and stillbirths in three breeds of swine. *J. Anim. Indus.* 19:881.
- _____, VAN VLECK, L. D. y HARTMAN, D. A. 1962. Parameters for milk yield and for percent of ash, dry matter, fat and protein in sows. *J. Anim. Sci.* 21:293.
- PRICE, J. F., PEARSON, A. M. y EMERSON, J. A. 1960. Measurement of the cross sectional area of the loin eye muscle in live swine by ultrasonic reflections. *J. Anim. Sci.* 19:786.
- RENDEL, J. M. 1950. Experimental analysis of the inheritance of productivity and growth in pigs. *Anim. Breed. Abs.* 18:235.
- ROBERTSON, G. L., GRÜMMER, R. H., CASIDA L. E. y CHAPMAN, A. B. 1951. Age at puberty and related phenomena in outbred Chester White and Poland China gilts. *J. Anim. Sci.* 10:647.
- ROBINSON, O. W., CHAPMAN, A. B. y SELF, H. L. 1960. Swine selection indexes including live animal measurements as indicator of carcass merit. *J. Anim. Indust.* 19:1024.
- SELF, H. L. y GRÜMMER, R. H. 1958. The rate and economy of pig gains and the reproductive behavior of sows when litters are weaned at 10 days, 21 days or 56 days of age. *J. Anim. Sci.* 17:862.
- _____, GRÜMMER, R. H. y CASIDA, L. E. 1955. The effects of various sequences of full and limited feeding on the reproductive phenomena in Chester White and Poland China gilts. *J. Anim. Sci.* 14:573.
- _____, GRÜMMER, R. H., HAYS, O. E. y SPIES, H. C. 1960. Influence of 3 different feeding levels during growth and gestation on reproduction, weight gains and carcass quality in swine. *J. Anim. Sci.* 19:274.
- SIGNORET, J. P., MESNIL DU BUISSON, F. y BUSNEL, R. G. 1960. Role d'un signal acoustique de verrat dans le comportement réactionnel de la truie en oestrus. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 250:1355.
- SORENSEN, A. M., THOMAS, W. B. y GOSSETT, J. W. 1961. A further study of the influence of level of energy intake and season on reproductive performance in gilts. *J. Anim. Sci.* 20:347.
- SPALDING, J. F., BERRY, R. O. y MOFFIT, J. G. 1955. The maturation process of the ovum of swine during normal and induced ovulations. *J. Anim. Sci.* 14:609.
- STAHL, W. y TRIEBLER, G. 1957. Einfach-und Doppelpaarung bei Zuchtsauen in ihrem Einfluss auf Fruchtbarkeit und Aufzuchtleistung. (The effect of single and double mating of breeding sows on fertility and rearing performance). *Tierzucht.* 11:340.
- STEWART, H. A. 1945a. The inheritance of prolificacy in swine. *J. Anim. Sci.* 4:359.
- _____. 1945b. An appraisal of factors affecting prolificacy in swine. *J. Anim. Sci.* 4:250.
- STONAKER, H. H. y LUSH, J. L. 1942. Heritability of conformation in Poland China swine as evaluated by scoring. *J. Anim. Sci.* 1:99.
- WARNICK, A. C., GRÜMMER, R. H. y CASIDA, L. E. 1949. The nature of reproductive failures in repeat-breeder sows. *J. Anim. Sci.* 8:569.
- _____, CASIDA, L. E. y GRÜMMER, R. H. 1950. The occurrence of estrus and ovulation in postpartum sows. *J. Anim. Sci.* 9:66.
- _____, WIGGINS, E. L., CASIDA, L. E., GRÜMMER, R. H. y CHAPMAN, A. B. 1951. Variation in puberty phenomena in inbred gilts. *J. Anim. Sci.* 10:479.
- WIGGINS, E. L., WARNICK, A. C., GRÜMMER, R. H., CASIDA, L. E. y CHAPMAN, A. B. 1951. Variation in puberty phenomena in inbred boars. *J. Anim. Sci.* 10:494.
- WILSON, R. F., NALBANDOV, A. V. y KRIDER, J. L. 1949. A study of impaired fertility in female swine. *J. Anim. Sci.* 8:558.
- WINTERS, L. M. JORDAN, P. S., HODGSON, R. E., KISER, O. M. y GREEN, W. W. 1944. Preliminary report on crossing of inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.* 3:371.



Reproducción y selección de ovinos

La información que existe sobre reproducción genética de caprinos es sumamente escasa y por eso se ha considerado conveniente no intentar un capítulo aparte sobre esa materia, sino incluir algunos datos comparativos sobre su cría conjuntamente con el tema de los ovinos. La cría de ovinos (y de caprinos Angora) se caracteriza por la obtención de dos productos del mismo animal, lana y carne. Un tercer producto, la leche, es muy común en ciertas explotaciones de cabras y también de ovejas en Europa. La fisiología de la lactancia de cabras y ovejas es muy similar a la de la vaca. La eficiencia de producción de leche en cabras y vacas se ha considerado casi idéntica, de tal modo que muchas investigaciones fundamentales sobre fisiología de la lactancia se han efectuado en cabras. En este capítulo se considera a la oveja y a la cabra como productoras de carne y lana exclusivamente. La mejor guía sobre selección para fines de lechería con estas especies se puede obtener de las ideas expuestas sobre selección de vacas lecheras.

Reproducción

El ciclo estrual

La oveja y la cabra tienen ciclos estruales múltiples pero estacionales. Difieren por lo tanto de la vaca, ya que el número de ciclos que se suceden cuando no hay preñez, es limitado y sobreviene después de un período de anestro. Esta fertilidad estacional es mucho más marcada en ciertas razas que en otras. Estas diferencias se consideran como resultado de selección natural. En los climas nórdicos muy severos, las ovejas solo tienen una estación muy restringida de dos o tres ciclos estruales. En esta forma se benefician las crías, pues nacen en el período más favorable de primavera. Tal ocurre con la oveja escocesa Cara Negra que raramente tiene más de dos ciclos estruales en el otoño. Las ovejas y cabras de zonas más templadas o ecuatoriales tienen una estacionalidad reproductiva menos restringida, o sea muchos ciclos estruales en cada estación. Tal ocurre

con el Merino, que en condiciones favorables tiene una estacionalidad muy extendida de ciclos estruales desde mediados del verano hasta la primavera, sobre todo bajo buena alimentación.

En Sud Africa (Joubert, 1962) el número de ciclos por año fue de 8.13 en Merinos, 10.9 en Dorset Horn X Merino y 16.1 en el Persa Cara Negra. Hafez (1952) había encontrado en Gran Bretaña una duración media de períodos de celo de 34 días para Escocés Cara Negra, 38 días para Romney-Marsh, y 70 días para Suffolk.

En el capítulo 5 se hizo referencia a la influencia de la luz sobre este ritmo sexual estacional, y también se demostró que en zonas tropicales la estacionalidad es casi independiente de la luz y obedece solamente a factores nutritivos. En este capítulo se presentan datos cuantitativos sobre épocas de reproducción en diferentes razas.

1. Iniciación de los ciclos estruales, la pubertad. La aparición del primer celo en ovinos y caprinos está condicionada no solo a la edad y peso como en los bovinos, sino desde luego a las influencias estacionales. Por lo tanto, las ovejas de reproducción estacional marcada nacidas en primavera tienen posibilidades de entrar en celo por primera vez en el otoño del mismo año. Si no ocurre el celo en ese otoño las posibilidades son de que no ocurra hasta el otoño siguiente, es decir, cuando las ovejas tienen un año y medio de edad.

En el Merino Australiano, que tiene una estacionalidad reproductiva muy poco marcada, se ha efectuado un estudio sobre la pubertad de acuerdo con la estación de na-

cimiento de las ovejas bajo estudio (Watson y Gamble, 1961). En ovejas nacidas en primavera, verano e invierno el primer celo ocurrió entre el verano, otoño e invierno siguientes, o sea antes de que las ovejas llegaran al primer año de vida. Las nacidas en primavera fueron las que exhibieron menos celos en el primer año de vida tal como puede verse en el Cuadro No. 132.

La infertilidad de ovejas nacidas en primavera que no entran en celo en el siguiente otoño, se debe a ausencia de celos. Hafez (1952), encontró que el 20 por ciento de las ovejas escocesas Cara Negra no mostraban celos en su primer otoño, ni el 30 por ciento de las Romney Marsh, ni el 20 por ciento de las Suffolk. En Sudáfrica, para Merinos nacidos del final del verano al final del invierno Joubert (1962), señala una edad media en la pubertad de 399.7 días con extremos de 195 a 872.

Con ovejas Hampshire (una raza que muestra mayor estacionalidad que la Merino) en el hemisferio norte se encontró que las ovejas que entraban en celo en el otoño del mismo año en que habían nacido, tenían en promedio 9 a 10 meses. Esto quiere decir que entraban en celo ya avanzada la estación de monta, o sea en diciembre. En cambio las que no entraban en celo en ese otoño lo hacían al principio de la estación de monta del año subsecuente o sea cuando tenían 18 a 19 meses de edad. Sin embargo, otra investigación en el hemisferio norte (Williams et al., 1956) indica que las ovejas de año y medio empiezan sus ciclos estruales al final del verano (julio 8), las ovejas de dos años inician los ciclos más tarde (agosto 27), y las de

CUADRO No. 132

Porcentajes de ovejas que mostraron celos o concibieron en el primer año de vida, según la estación en que nacieron (de Watson y Gamble, 1961).

	Estación de nacimiento		
	Primavera	Verano	Invierno
Peso al primer celo, kgs.	33.6	42.7	36.8
Porcentaje de ovejas que mostraron ciclos estruales antes del primer año de vida	78	100	95
Edad al primer celo (días)	162 a 167	369	268
Porcentaje que concibió	63	95	80

tres años aún más tarde (sept. 10). Esta diferencia debida a edad no fue encontrada por De Baca et al., (1954), pero sí encontraron que las ovejas que no habían parido en la primavera anterior entraban en celo más tarde que las que habían criado corderos. En las investigaciones de Williams (1954), el 67.5 por ciento de 2,321 ciclos observados tuvieron una duración que caía entre los 14 y los 19 días, o sea que 32.5 por ciento de los ciclos eran mayores de 19 ó menores de 14 días. La frecuencia de esta duración anormal era mayor en las ovejas con mayor número de ciclos por estación de cría, o sea las que extendían su período reproductivo desde muy temprano del otoño hasta entrada la primavera. (La duración del período de monta varió entre 174 y 228 días). En el Cuadro No. 133 se presentan duraciones típicas de ciclos estuales de ovejas y cabras.

Se puede usar con certeza una frecuencia modal de ciclos estuales de 16 y 17 días para ovinos de todas las razas y de 20 días para caprinos. Sin embargo, el estudio de Williams et al., (1956), indica muy clara-

mente que esta modal no es aplicable a ciclos estuales que ocurren fuera del otoño en climas templados y fríos. En el mes de junio ellos obtuvieron una media de 60 y 56 días en dos años consecutivos y en marzo ocurrieron también ciclos excesivamente cortos o excesivamente largos.

2. Longitud del período de celo. El período de receptividad de la oveja se considera generalmente mayor que el de la vaca. Las observaciones más frecuentes son de alrededor de 28 horas. Sin embargo, la variabilidad es muy grande. En las observaciones de McKenzie y Terril (1937), de 1,235 períodos de celo en ovejas Hampshire, y encastadas de Rambouillet, se notó una modal bien marcada entre 21 y 27 horas, pero con una distribución normal que va desde 3 a 9 horas, hasta 68 a 75. La media fue de 29.33 horas. El 92 por ciento de los celos tuvieron una duración incluida entre el lapso de 15 a 45 horas. No se notó ninguna diferencia entre los dos grupos raciales. No existió tampoco ninguna correlación entre duración del ciclo estival y del celo. En una investigación más

CUADRO No. 133

Duración del ciclo estival de ovejas y cabras de diferentes razas. Según recopilación de Asdell (1946), excepto otras indicaciones.

Raza	Longitud modal días	Longitud media días	Variabilidad máxima
Ovinos:			
Escocesa	16.5	16.4	15 a 18.5
Navajo		14.4	
Romney Marsh	16-17	16.5	(Wallace, 1954) 0.5 día más corto en
Shropshire y Hampshire	17	16.7	ovejas sometidas a "flush"
Romney Marsh	17	16.7	
Merino	16.5	16.5	
Rambouillet		17.5	13 a 21
Merino	17	17.4	6 a 27
Rambouillet X Razas Down		16.0 y	17.5. Esta media solo aplicable en otoño.
			(Williams, et al., 1956).
Karakul	16		Nel et al., 1960
Caprinos:			
Angora		19.4	
Razas lecheras (Toggenburg			
Saanen, Nubian)	20	17.8	
Angora	19, 20, 21	19.5	(Shelton, 1961)

reciente (Hulet et al., 1962b) la duración del celo se midió con tres criterios diferentes y mediante observaciones continuas. Se encontró una duración media entre 27.6 horas desde el primer interés del macho hasta el último intento de monta, pero sólo 18.9 horas si se consideraba desde la primera monta hasta la última, y aún menor tiempo 15.7 horas, contando desde el primer salto efectivo hasta el último. En Karakuls, Nel et al., (1960) indican que el celo dura 35 horas en adultos y 29 horas en añojas.

En Sur Africa, Joubert (1962) señala una duración media de 29.2 horas de 4.290 celos observados e indica que ésta era más corta en Merinos puros que en éstos cruzados con Dorset Horn o Persa Cara Negra.

En caprinos la duración del celo había sido determinada únicamente en cabras de Angora, según Asdell (1946), y se indicaba una media de 39.2 horas. Según las investigaciones de Hulet et al., (1962 a, b,) en ovinos el servicio ocurre en promedio seis veces durante un celo y es más frecuente al principio que al final del estro. El morueco efectuaba más servicios mientras más ovejas había en celo. Ocurrieron apareamientos con eyaculación cada hora cuando había tres ovejas en celo, cada dos horas cuando había dos ovejas en celo y cada tres horas con una sola oveja en celo. Esto indica que en el morueco, aún recién introducido con un lote de ovejas, no ocurre el fenómeno de servicios consecutivos que efectúa el toro sino que hay un lapso variable entre tres y una hora entre servicios.

En rebaños en que había varios moruecos el apareamiento se caracterizó siempre por la presencia de un macho dominante sobre los demás, y éste efectuaba mayor número de servicios. Es evidente que para fines de selección y fertilidad los moruecos dominantes son los que obtienen el mayor número de crías.

3. Ovulación. En el ovino la ovulación sólo se puede determinar por medio de la parotomía, o con el sacrificio del animal. Estas técnicas pueden acarrear un error inherente por interferir con la fisiología normal de la oveja. Quinlan y Mare (1931) sacrificaron seis ovejas a diferentes horas después

de iniciado el celo y concluyeron que la ovulación ocurría entre 36 y 40 horas después de iniciado éste. Resultados similares (con pocas ovejas) fueron encontrados por otros investigadores hasta llegar a los trabajos extensivos de McKenzie y Terril (1937). Estos dan una media de ovulación entre 21 y 31 horas después de iniciado el celo. Los promedios más bajos corresponden a ovejas Rambouillet y los más altos a razas Down. Estas investigaciones concuerdan en indicar que la ovulación ocurre hacia el final del celo y algunos autores incluso afirman que la terminación del celo es fijada por la ovulación y ocurre seis horas después de ésta.

El número de ovulaciones por celo es muy variable según la raza, y la susceptibilidad de la oveja a madurar más de un óvulo durante un celo da ocasión a los partos múltiples. En casos de ovulación múltiple, las ovulaciones no ocurren sino con diferencias de $1\frac{1}{2}$ a $7\frac{1}{2}$ horas y una media de 1.73 horas (McKenzie y Terril, 1937). En esta investigación la ovulación múltiple ocurrió con más frecuencia en el mismo ovario (46 casos) que en los dos ovarios (40 casos). El ovario derecho ovuló en 230 ocasiones por 179 del izquierdo. No hubo tampoco tendencia a alternar ovulaciones entre un ovario y otro. Los factores que operan sobre las ovulaciones múltiples serán tratados más adelante en "fertilidad de la oveja".

El número de ovulaciones es mayor a mitad de otoño que al principio. Así en Nueva Zelandia (McDonald, 1958) se encontró en Romney Marsh que en marzo el número de ovulaciones en cien ovejas observadas en celo, fue de 110, mientras que en abril se encontraron 160 óvulos por 100 ovejas en celo. Desde el punto de vista de la oveja individual, el primer celo que aparece en la estación de cría da un promedio de 1.16 ovulaciones por oveja, el segundo 1.80 y el tercero 1.70. Esto pareciera indicar, en teoría, que si se desean partos múltiples es mejor efectuar los apareamientos ya avanzada la estación de cría y no al principio de ella. Exactamente lo mismo fue observado por Shelton en cabras de Angora en Texas (Shelton, 1961), donde el segundo celo de

la estación dio en promedio un 20 por ciento más alto de ovulaciones que el primer ciclo.

Estas investigaciones sobre frecuencia de ovulaciones dobles no se ven confirmadas por el hecho de que los partos múltiples son más frecuentes al principio de la época de cría o sea en los primeros partos y no en los intermedios o los últimos. Esto fue anotado por Marshall y Potts (1921), y confirmado muchas veces en diferentes ovejas de Europa (Reeve y Robertson, 1953) y en el Ossimi de Egipto (Ragab y Asker, 1954).

4. Localización de ovejas en celo. La inseminación artificial en ovejas ha avanzado en algunos países de mayor producción. El método más usual de localizar ovejas en celo es mediante el uso de carneros "retajados" con pintura o un arnés con tiza en el pecho para que marquen las ovejas en celo. Estos carneros pueden ser vasectomizados, o llevar un delantal que evite el servicio. Poco se ha experimentado con carneros castrados e inyectados o implantados con testosterona, pero esta técnica ofrece posibilidades. Desde cualquier punto de vista el servicio natural con carneros estériles, presenta problemas de higiene. Precisamente una de las ventajas de la inseminación artificial es la reducción o eliminación de enfermedades venéreas. Se ha sugerido una técnica: operar sobre el prepucio del carnero para desviar el pene de tal forma que no pueda efectuar servicio natural pero si se pueda obtener semen con vagina artificial.

En Uruguay, Durán del Campo (1961) ha investigado el número mínimo de carneros retajados que se requieren para encontrar todas las ovejas en celo de grandes rebaños. En una de sus pruebas soltó 45 ovejas en celo entre 7,524 en una gran pradera; los retajos también fueron soltados, y al día siguiente esas 45 ovejas estaban marcadas así como un buen número de las del gran rebaño. Este autor concluyó que de acuerdo con el terreno, de 100 a 200 retajos eran suficientes para marcar 6,000 ovejas.

En investigaciones más precisas realizadas en Australia (Lindsay y Robinson, 1961, a, b) se encontró que el número de ovejas marcadas era mucho menor si éstas tenían que acudir al macho (amarrando a éste dentro

del potrero), que cuando éste estaba libre para buscar las hembras. También se encontró que a los carneros les era más fácil descubrir ovejas primerizas en celo que las ovejas adultas, y que un solo carnero localizaba menos ovejas en celo que tres carneros trabajando simultáneamente.

¿Hay gemelos idénticos en ovinos?

La frecuencia de partos múltiples en ovinos daría gran utilidad a los gemelos idénticos en investigaciones genéticas. Sin embargo, los números derivados de proporciones entre los sexos de mellizos no indica ninguna superioridad en número de los mellizos de un solo sexo con relación a los de sexo diferente. Es decir no existe una desviación sobre la distribución al azar. Sin embargo no se puede decir que no existan los gemelos idénticos en ovinos, sino que su frecuencia debe de ser excesivamente baja. Henning, (1937) ha informado de un caso de mellizos cuando existía un solo cuerpo amarillo en los ovarios.

Por otra parte es de interés también averiguar si existen casos de esterilidad de origen intrauterino en hembras que nacen gemelas de machos. Esto desde luego es lo que en bovinos se denomina "free-martin" y las hembras son estériles salvo raras excepciones. Se creía que esta condición no ocurría jamás en ovinos, hasta que en 1953 Stormont y colaboradores (1953) por medio de tipificación de sangre descubrieron un caso de mosaicismismo o tipos sanguíneos con mezcla de dos genotipos diferentes en una oveja que era gemela de un macho. La oveja en cuestión resultó estéril y en su apariencia comparable al "free-martin" de los bovinos. No se ha calculado la frecuencia de este fenómeno, pero en apariencia es lo suficientemente baja para no causar mayor problema en la fertilidad.

Gestación

Con frecuencia se dice que la duración de la gestación en ovinos y caprinos es de

144 días. Sin embargo existen pequeñas variaciones alrededor de este número según en las diferentes razas tal como lo muestra el Cuadro No. 134.

En cabras Pacheco Jordao y Caldas (1952) encontraron diferencias significativas en la gestación según la raza, y también según el número de crías. Para partos sencillos la media fue de 150.2 días, para mellizos 149.3 y para trillizos 149.2 días. También encontraron diferencia significativa entre gestaciones iniciadas en el período normal de cría otoñal, con 149.4 días, y una duración mayor de 150.2 días para gestaciones iniciadas en primavera y verano. Sin embargo, Asdell (1929) encontró precisamente lo contrario en el hemisferio norte, por lo que es probable que no se trate de un efecto de luz solar.

Manejo del rebaño de cría

1. **Número de ovejas por morueco.** Este problema, que es de gran importancia práctica en la oveja se ha investigado en muy pocas ocasiones desde el punto de vista experimental y nunca en la cabra. En Nueva Zelandia, Haughey (1959), encontró que en condiciones de topografía favorable del área dedicada a producción de corderos gordos, un morueco era capaz de cubrir hasta cien ovejas sin ninguna pérdida de fertilidad, en una superficie no mayor de 15 hectáreas. Con base en éstas y otras investigaciones similares se ha sugerido la presencia de dos moruecos, por cada 100 ovejas, como suficiente para las condiciones de Nueva Zelandia. Este número parece adecuado también

CUADRO No. 134

Duración de la gestación en ovinos y caprinos (según recopilación de Asdell, 1946) excepto en los casos en que se indica diferente.

Raza	Duración en días media	
Ovinos		
Dorset Horn	144.1	
Hampshire	145.0	
Shropshire	145.6	
Columbia	148	
Merino	148.5	
Rambouillet	150.5	
Rambouillet con servicio de moruecos Hampshire	148.6	
Navajo	149.4	
Corriedale	149.5	
Targhee	149.5	
Karakul	148.5	(Nel, et al., 1960)
Persa Cara Negra y cruza con Merino	146.6	(Starke, et al., 1958)
Caprinos		
Anglo Nubias	150.0	
Toggenburg y nativos de Nuevo México	151.0	Modal (Addington y Cunningham, 1935)
Toggenburg (en Sao Paulo Brasil)	151.2	(Pacheco Jordao y Caldas, 1952).
Saanen (en Sao Paulo)	150.8	(Pacheco Jordao y Caldas, 1952).
Angora (en Sao Paulo)	148.8	(Pacheco Jordao y Caldas, 1952).
Anglo Nubias (en Sao Paulo)	148.3	(Pacheco Jordao y Caldas, 1952).
Angora (en Texas)	149.2	(Shelton, 1961, extremos de 139 a 156)

para rebaños manejados con pastores. Las investigaciones recientes de Hulet et al., (1962a) indican que ocho servicios diarios no afectan desfavorablemente la fertilidad del morueco, y que éste puede cubrir perfectamente tres ovejas en celo el mismo día casi con el mismo número de servicios como si hubiera tres moruecos. El instinto gregario de las ovejas hace que esto sea perfectamente factible, aún en rebaños grandes. De 50 ovejas el número máximo que puede entrar en celo en promedio en un día, es 2.9 ovejas. La carga, desde luego, sólo sería máxima durante los primeros 17 días de iniciado el empadre, o sea la duración de un ciclo estrual; después de ese lapso el número de ovejas en celo en un día sería mucho menor de 2.9, según el número de ovejas que vuelvan a entrar en celo después del primer servicio.

Según una investigación que abarca carneros de dos a cuatro años la edad del morueco tiene poca influencia con la fertilidad (Wiggins, et al., 1954). Se midió también la fertilidad en rebaños de 5 a 65 ovejas. Entre 5 y 50 ovejas por carnero no hubo ninguna diferencia en fertilidad. De 50 a 65 hubo reducción en fertilidad para algunos carneros solamente. Aún los corderos de un año fueron capaces de cargar 40 ovejas y obtener buena concepción cuando se había tenido la precaución de probar la calidad de su semen y la habilidad para cubrir ovejas antes de que se les soltara en el rebaño.

Se considera como buena práctica de cría trasquilar los moruecos antes de iniciar el período de monta, sobre todo cuando éste se quiere al final del verano. El carnero trasquilado se mantiene más activo y resiste mejor el calor. Una investigación reciente prueba que si se mantienen los moruecos en clima refrigerado artificialmente durante el día y se sueltan con ovejas durante la noche, se obtiene una mayor fertilidad al final de la primavera que si se exponen al calor normal (Whiteman y Brown, 1959).

La identificación de fechas de servicio mediante pintura o arnés con tiza es una práctica recomendable en pequeños rebaños, pero no es útil para identificar paternidad en rebaños con moruecos múltiples, ya que las

ovejas son servidas con frecuencia por más de un carnero.

2. Modificaciones a la época de cría.

La producción de crías fuera de la estación más usual, tiene ventajas económicas por el mayor precio que alcanzan los corderos en épocas de escasez. Tal es el origen de los corderos llamados "hot house" en EE. UU. Estos son corderos que se sacrifican con pesos entre 20 y 25 kilos y a edades variables entre 60 y 90 días. El mejor mercado es el de Navidad y durante los meses de invierno y primavera, por lo que se requiere que los corderos nazcan en otoño. La raza Dorset Horn es la más especializada en este tipo de producción, pero también se usa la Merino.

La producción de dos cosechas anuales de corderos sólo es posible mediante un destete a muy corta edad. Para la producción de corderos gordos se requiere un período de amamantamiento mínimo de 100 días y si la gestación dura 144, se tiene un total de 244 días para producir un cordero gordo en muy buenos pastizales o con ayuda de concentrados. Con un destete a menor edad, existe (en teoría) la posibilidad de producir dos cosechas al año. Tal situación ocurre en la de corderos Karakul de piel de "astracán" que son sacrificados al nacer. La oveja Karakul tiene una estación de cría muy extendida, pero aún así, la práctica más común es obtener solamente una cría al año. En Beltsville, EE. UU. Phillips et al., (1946), dejaron los machos junto con las hembras por cuatro años consecutivos. Observaron que efectivamente podían ocurrir concepciones en casi todos los meses pero la gran mayoría se concentraba de julio a diciembre tanto en las ovejas que no habían criado corderos en el parto previo como en aquellas que sí habían criado. Sólo el 20 por ciento de las ovejas a las que se les había sacrificado los corderos y 3 por ciento de las que habían criado llegaron a dar dos crías anuales. En ovejas Rahmani de Egipto (Karam, 1957) se encontró un 9 por ciento de ovejas con dos partos por año. Ninguna investigación se ha efectuado sobre las posibilidades de dos partos por año en cabras que se dedican a la producción de "cabritos"

que se sacrifican al mes de edad, como se practica en México.

Sin embargo, persiste el interés de los criadores en restringir o cambiar la época de cría para lograr ventajas en los mercados o facilitar la utilización de los mejores pastos. Se mencionarán algunos de los factores más importantes que influyen en la época de cría.

La presencia del macho precipita la iniciación de la época de cría en el otoño. Esto ocurre tanto en ovejas (Hafez 1952, Eyal 1958), como en cabras (Shelton, 1960a). Papadopoulos y Robinson (1957) demostraron que este efecto no era idéntico en todas las razas.

En ovejas con sangre Border Leicester el mayor número de servicios ocurrió alrededor de 20 días después de introducir los moruecos pero en Romney Marsh que ya habían tenido algunos celos espontáneos antes de la introducción de los machos no ocurrió ningún efecto similar.

El primer celo de la estación de cría puede ser "silencioso", es decir, de ovulación sin celo aparente y la fertilidad es generalmente menor que en los celos subsecuentes. Se ha sugerido la conveniencia de soltar carneros vasectomizados con las ovejas para acelerar la época de cría y no poner carneros fértiles sino hasta el segundo ciclo estival de la estación en que la fertilidad es mayor, pero no se ha probado esta idea en el campo.

La estación de cría se puede provocar mediante la inyección de hormonas gonadotrópicas. Se obtiene mayor éxito si antes de usar 800 a 1.000 unidades internacionales de suero de Yegua Preñada se usan 6 a 12 inyecciones de 6 a 10 mgs. de progesterona. La fertilidad que se obtiene puede ser satisfactoria cuando el tratamiento se hace unos cuantos días antes de la iniciación normal de los ciclos estruales y éstos se suceden después normalmente. El tratamiento en franco estado de anestro resulta en una fertilidad muy baja y no se establecen ciclos subsecuentes.

Como la estación de cría en ovinos y caprinos está regida por la disminución de horas de luz (ver Capítulo 5) y revisión de Hafez, (1952), se ha propuesto como méto-

dos de inducción de ciclos estruales el encierro de ovejas en cuartos oscuros (Yeates, 1949). Aunque si bien con esta práctica es posible inducir ciclos estruales, debe de tomarse en cuenta que las probabilidades de obtener buena fertilidad en el verano están limitadas no solamente por la ausencia de ciclos estruales en la oveja, sino por la mala calidad del semen producido por los moruecos (Dutt y Bush, 1955, Dutt y Simpson, 1957). En ambiente cálido ocurren dificultades de implantación y desarrollo normal de embriones cuando las ovejas están expuestas a temperaturas mayores de 32°C. (Alliston y Ullberg, 1961, Wilson, et al., 1961, Ryle, 1961).

De las consideraciones anteriores se puede concluir que hay una extensa literatura sobre posibilidades de modificar la época de cría de ovejas y cabras por medio de hormonas y de manejo de luz y temperatura. Estos conocimientos no son fáciles de usar por el criador comercial. La producción de cordeiros fuera de estación sigue siendo practicada en pequeña escala por algunos criadores con el uso de razas adecuadas, y la máxima fertilidad sólo se puede esperar mediante el apareamiento en la mitad del otoño en climas templados y en las épocas de nutrición más favorables en climas o regiones ecuatoriales.

3. Modificaciones del número de ovulaciones. En la mayoría de las explotaciones extensivas la aparición de mellizos no es deseable pues requieren más trabajo para su cría. En explotaciones más intensivas los partos múltiples pueden determinar la diferencia entre ganancia y pérdida en la explotación ovina y caprina. Ya se ha mencionado que la tendencia a partos múltiples es característica de la raza. También se pueden aumentar las ovulaciones mediante la práctica denominada "flushing" o vigorización nutritiva de las ovejas antes de la época de cría.

Se menciona en general un aumento de un 20 por ciento de cordeiros nacidos cuando se aumenta el nivel nutritivo de las ovejas por unos 15 a 20 días antes de iniciar la época de empadre. Esto se puede lograr con alimentación de concentrados o rotaciones en

praderas de buena calidad, de tal manera que las ovejas aumenten de peso.

La evidencia experimental con respecto a los beneficios de la práctica de "vigorización" indica sin embargo que éstos en algunas ocasiones son muy pequeños. Por lo menos en una investigación (Briggs et al., 1942) el efecto sobre fertilidad fue nulo. Una de las primeras pruebas experimentales fue realizada con ovejas Southdown (Marshall y Potts, 1921) y la alimentación se efectuó por 10 días antes de la entrada de los moruecos y fue continuada hasta la fecha aproximada de concepción. La suplementación consistía en 220 gms. diarios de grano o acceso a potreros de excelente calidad. Se comprobó desde entonces que la alimentación suplementaria previa al servicio no adelantaba la fecha de éste ni la fecha de concepción. El número de corderos nacidos por 100 ovejas fue de 147, en las ovejas suplementadas y 128 en las testigo.

Debido a la mayor mortalidad de los mellizos y trillizos sobre los sencillos, no es suficiente comprobar que se obtienen más corderos al nacimiento sino saber los resultados de destete y los pesos medios al destete obtenidos por oveja. Varias investigaciones posteriores han puesto de manifiesto que el beneficio es real al destete, si se presta atención adecuada a los recién nacidos, pero los resultados son variables según el año, la condición física de las ovejas, y francamente no hay efecto en ovejas primerizas. El número de ovejas secas u horras durante el año no se modifica con la alimentación suplementaria aún usando exclusivamente ovejas adultas (trabajo de Nueva Zelandia con ovejas Romney Marsh, Gerring, 1954).

Los datos del Cuadro No. 135 ilustran perfectamente las irregularidades que se observan en la práctica de "vigorización" o "flushing". Los datos de ovejas Clun Forest

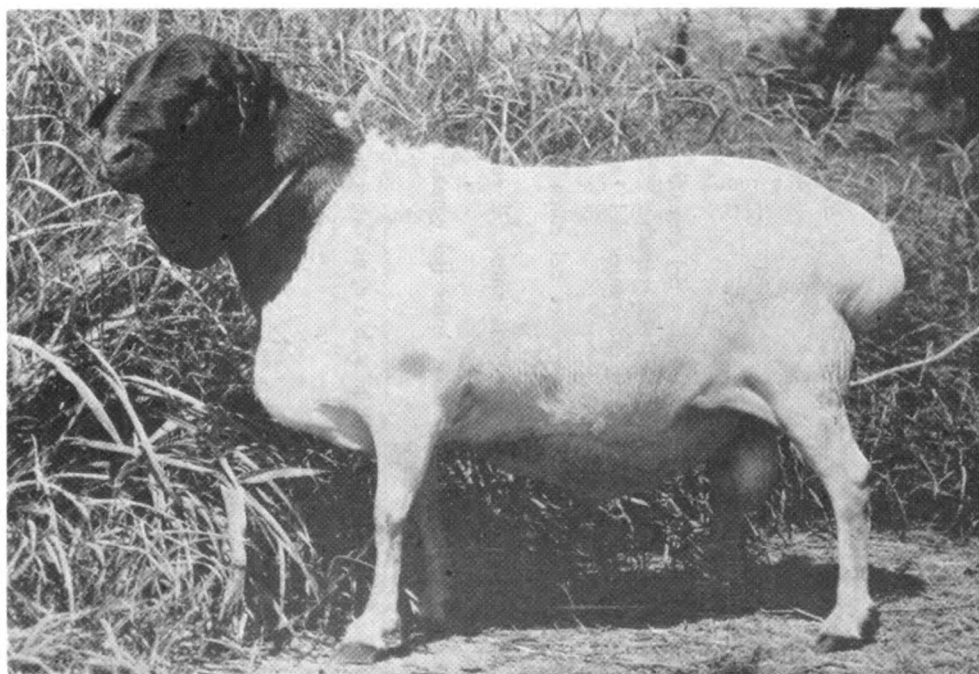


Fig. 44. Macho de la raza ovina Persa Cabeza Negra. Esta raza está dotada de pelo en vez de lana. Se adapta a climas tropicales secos. (Foto cortesía del Centro de Investigaciones Agronómicas, Maracay, Venezuela).

CUADRO No. 135

Resultados de suplementación nutritiva inmediatamente antes del período de monta en ovejas (según Hulet et al., 1962b y Williams, 1954).

Tratamiento	Número de corderos nacidos por oveja viva en época de parición	Kgs. de cordero nacido por oveja	Kgs. de cordero destetado por oveja	Suplementadas		Sin Suplementar	
				1950	1951	1950	1951
1. Testigos en pastoreo	1.28 b c	6.15 b	40.3 b a				
2. Testigo comiendo heno	1.25 c	5.67 b	36.5 b				
3. Suplementado en pastoreo 17 días antes del empadre	1.46 a b	6.81 a	44.9 a	3,266	2,740	5,411	5,517
4. Suplementado en heno 17 días antes del empadre	1.41 a b c	6.68 a	43.3 a	3.1	3.2	3.5	3.3
5. Suplementado en pastoreo por 17 días antes del empadre y primeros 17 días con moruecos	1.49 a	6.71 a	43.2 a	57.3	65.7	49.5	55.8
6. Suplementado en heno por 17 días antes del empadre y primeros 17 días con moruecos	1.40 a b c	6.58 a	40.6 b a	4.3	9.0	4.1	5.6
7. Suplementado en pastoreo por 17 días antes del empadre y primeros 34 días con moruecos	1.42 a b c	6.60 a	42.3 a	163.3	152.2	139.5	141.1
8. Suplementado en heno por 17 días antes del empadre y 34 primeros días con moruecos	1.28 b c	6.03 b	40.0 b a	146.2	146.5	134.7	136.7
Las medias que llevan la misma inicial a, b o c, no difieren significativamente entre sí. El número de ovejas en cada tratamiento fue de 100.							
Número de ovejas expuestas a morueco							
Porcentaje de ovejas sin cría							
Porcentaje de mellizos							
Porcentaje de trillizos							
Porcentaje corderos vivos al nacer por 100 ovejas paridas							
Porcentaje corderos vivos al nacer por 100 ovejas expuestas a morueco							
Porcentaje de corderos muertos al nacer							
Porcentaje de corderos muertos del nacimiento a la castración							

proviene de recopilaciones hechas en la región de Gales en Gran Bretaña, en explotaciones prácticas que llevan buenos apuntes de cría. En Inglaterra las ovejas Clun Forest se consideran muy propensas a los partos múltiples. Los datos de Hulet et al., (1962a), son de EE. UU. y fueron obtenidos de ovejas Columbia y Targhee. En ambas publicaciones no se obtuvieron resultados de estimulación en las ovejas primerizas, por lo que se presentan solamente los datos de ovejas adultas. Estos datos indican claramente que una suplementación prolongada es francamente desfavorable a la prolificidad, quizás porque la oveja que está aumentando rápidamente de peso tiene mayores pérdidas embrionarias, como se ha comprobado que ocurre en cerdos. Los datos de Williams (1954), demuestran claramente que la suplementación puede aumentar la fertilidad con grados muy diferentes en dos años distintos.

En América Latina Cardozo y sus colaboradores (Cardozo, 1961, Riera, 1962) han probado los efectos de la "vigorización" antes de la monta sobre la fertilidad de ovejas Corriedale en el altiplano de Bolivia. Como en los casos anteriores, el efecto fue mayor en un año que en otro. Se nota una tendencia a mayor efectividad en el año en que los porcentajes de crías eran más bajos (para testigos y suplementados por igual) y a mayor efectividad cuando las ovejas aumentaron

más de peso en el período bajo régimen de suplementación, ver Cuadro No. 136.

Las posibilidades de aumentar el número de ovulaciones por medios hormonales también han sido investigadas en forma extensiva, y se considera que la estimulación hormonal ejerce sus efectos independientemente del estado nutricional en que se encuentren las ovejas (Wallace, 1954). En el campo los mejores resultados se han conseguido mediante el uso de Suero de Yegua Preñada (Gonadotropina serica) en el quinceavo día después de un celo natural. La dosis que mejor resultado ha dado oscila entre 500 y 750 U.I. (Robinson, 1959), pero en algunas ovejas esa dosis provoca superovulación hasta de nueve óvulos. La reabsorción embrionaria reduce este número al máximo característico de la raza de tal modo que al vigésimo día de preñez no existen sino tres a cuatro embriones como máximo. Estos conocimientos no se han llevado a una práctica extensiva aún.

4. La fertilidad en el rebaño de cría. En ovejas y cabras la variabilidad en el número de crías por oveja presenta una multiplicidad de formas de medir los rendimientos de crías por 100 ovejas en explotación. En Nueva Zelanda se han propuesto siete medidas de fertilidad anuales calculadas en la siguiente forma: los números del ejemplo se refieren a promedios de cinco años de 7,585 ovejas Romney Marsh en Nueva Zelanda (Goot 1951).

CUADRO No. 136

Efecto del alto nivel nutritivo en ovejas Corriedale en el Altiplano de Bolivia (de Cardozo, 1961 y Riera, 1962).

	Aumento diario por oveja en gramos		Porcentaje de corderos nacidos vivos por No. de ovejas expuestas a morueco	
	1960	1961	1960	1961
Alto nivel nutritivo (99 y 56 ovejas respectivamente)	37	88	92.8	84.4
Testigo (99 y 160 ovejas respectivamente)	21	29	88.4	71.2

1.—Ovejas paridas por ovejas expuestas a carnero:	$\frac{100 \times \text{No. ovejas paridas}}{\text{No. ovejas expuestas a carnero.}}$	87.3%
2.—Corderos nacidos por ovejas expuestas a carnero:	$\frac{100 \times \text{No. corderos nacidos}}{\text{No. de ovejas expuestas a carnero.}}$	121.1%
3.—Corderos nacidos por ovejas paridas:	$\frac{100 \times \text{No. corderos nacidos}}{\text{No. de ovejas paridas}}$	138.8%
4.—Corderos descolados por ovejas expuestas a carnero:	$\frac{100 \times \text{No. corderos descolados}}{\text{No. ovejas expuestas a carnero}}$	106.7%
5.—Corderos descolados por ovejas paridas:	$\frac{100 \times \text{No. corderos descolados}}{\text{No. de ovejas paridas.}}$	122.3%
6.—Partos múltiples por ovejas expuestas a carnero:	$\frac{100 \times \text{No. de partos múltiples}}{\text{No. de ovejas expuestas a carnero}}$	32.5%
7.—Partos múltiples por ovejas paridas:	$\frac{100 \times \text{No. de partos múltiples}}{\text{No. de ovejas paridas.}}$	37.2%

Los porcentajes correspondientes a 4 y 5 pueden ser calculados en diferentes fechas. Representan esencialmente la cuenta de corderos criados o logrados por encima de los nacidos. Por lo tanto, dicha cuenta se puede hacer al destete o al momento de castración. En los grandes establecimientos tiene ventaja contar por colas, pero no representa el éxito completo de la cría si se descola mucho antes del destete. En ciertos establecimientos, sobre todo los experimentales, se lleva cuenta separada de corderos nacidos vivos y corderos nacidos muertos al término de la gestación, que murieron 24 horas después del parto.

De las medidas de fertilidad expuestas anteriormente, sólo la primera no está influenciada por la presencia de partos múltiples. Como éstos son peculiares de la raza, no es posible comparar fertilidad en términos de corderos obtenidos cuando se trata de diferentes grupos raciales. Sin embargo es comparable el número de partos obtenidos por oveja expuesta a macho o bien los porcentajes de ovejas que quedan horras en el período de parición. La edad de las ovejas y su influencia sobre la fertilidad es importante para el criador, para saber en qué edad conviene eliminar las ovejas de cría.

Ya se ha visto qué gran número de ovejas nacidas en primavera entran en celo en el

otoño siguiente, pero su fertilidad es baja. De tal manera que aún en las que tienen ciclos estruales la fertilidad esperada es menor que en las adultas. En los estudios de Williams (1954) en ovejas Clun Forest, los porcentajes de ovejas adultas horras fueron de alrededor de 3.1 a 3.5 por ciento pero en ovejas de año los porcentajes oscilaron entre 31 y 42 por ciento. Este número no se vio mejorado en rebaños en que se practicaba la selección por tamaño antes de empadrear las ovejas de año. La fertilidad general en rebaños en que se practicaba el empadre de corderos de un año y en el que no se practicaba fue similar. En las ovejas de mayor edad la fertilidad del Clun Forest es notablemente alta, con sólo 2.5 a 3 por ciento de ovejas horras de dos y tres años. En EE. UU. los porcentajes de ovejas horras oscilan entre 4 y 23 por ciento (Spencer et al., 1942) en estudios que confirman que la fertilidad de corderos de un año es inferior, pero ese parto temprano no afecta desfavorablemente la actuación posterior de la oveja. Las ovejas primerizas de un año y medio tenían una fertilidad de 15 a 20 por ciento menos. Goot, (1951) ha estudiado la fertilidad de Romney Marsh de Nueva Zelanda usando las siete medidas propuestas, pero dividiendo las ovejas por edades al mo-

mento del parto. Sus resultados se presentan en el Cuadro No. 137 y en ellos se ve que una vez sobrepasada la infertilidad del primer parto, la edad no tiene mayor influencia sobre el porcentaje de ovejas horras o los partos múltiples, hasta llegar a los cinco años. El número de horras aumenta ligeramente después.

En Suecia se ha hecho un buen estudio del efecto de la edad (citado por Reeve y

Robertson, 1953), que incluye cuatro razas de ovejas, entre ellas Landrace Sueco. Esta raza es una de las que presentan mayor fertilidad en ovejas preñadas a los siete meses de edad, sobre todo las de la isla de Gothland (Cuadro No. 138).

En Escocia se llevó a cabo una prueba interesante sobre el efecto de la edad en la fertilidad con ovejas de cruce Wiltshirex Es-

CUADRO No. 137

Efecto de la edad sobre la fertilidad de ovejas, Romney Marsh de Nueva Zelandia (según Goot, 1951).

Edad	Medidas de Fertilidad						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
2 dientes	82.1	101.3	123.5	84.9	103.4	19.0	23.2
4 dientes	87.6	120.2	137.2	107.7	122.9	31.6	36.1
6 dientes	91.3	132.9	145.6	119.3	130.6	39.9	43.7
8 dientes	91.4	135.4	148.2	120.8	132.2	41.7	45.6
más de 5½ años	88.2	132.3	150.0	118.4	134.2	41.7	47.3

CUADRO No. 138

Efecto de la edad sobre el número de corderos por oveja parida (de Johansson y Hansson, 1943, citado por Reeve y Robertson, 1953). El número de partos osciló entre 25.000 para Cheviots y 1722 para Landrace en Gothland.

Edad de la oveja en el momento del parto (años)	Oxford Down	Shropshire Down	Cheviot	Landrace sueco en Suecia Continental	Landrace sueco en isla de Gothland
1	1.23	1.20	1.04	1.21	1.08
2	1.44	1.37	1.28	1.55	1.23
3	1.52	1.47	1.43	1.73	1.49
4	1.60	1.54	1.55	1.85	1.55
5	1.58	1.57	1.60	1.87	1.68
6	1.61	1.50	1.61	1.85	1.64
7	1.60	1.54	1.60	1.81	1.58
8	1.57	1.52	1.58	1.79	1.63
9	1.55	1.55	1.66	1.68	1.46
10	1.35	1.57	1.74	1.59	1.27
Porcentaje de las ovejas de 2 años que habían tenido parto cuando tenían 1 año de edad	16.9%	15.9%	6.3%	55.5%	87.2%

cosés. Todas las hembras eran expuestas a morueco a la edad de siete meses; las que no concibieron variaron entre 14 y 34 por ciento con un promedio de 20 por ciento en cinco años consecutivos, éstas eran automáticamente eliminadas del rebaño. Las que parían eran usadas para cría en los años subsiguientes. Los datos prueban que el parto temprano no tuvo efecto deprimente sobre la fertilidad futura como puede verse en el Cuadro No. 139.

tró porcentajes de corderos nacidos muertos o muertos inmediatamente después del parto variables entre 5 y 10 por ciento en ovejas de dos o más partos. En ovejas primerizas estos porcentajes variaron entre 12 y 18 por ciento. Esto ocurría en rebaños de menos de 100 a poco más de 200 ovejas. En Australia en explotación más extensiva, las pérdidas neonatales son de 17.3 por ciento en ovejas inseminadas fuera de estación (en primavera) y apenas de 8.3 por ciento con

CUADRO No. 139

Fertilidad de ovejas apareadas a los siete meses de edad y su comportamiento subsiguiente (de Donald, 1962).

	Porcentajes basados en número de ovejas expuestas a morueco					
	Número	Hurras	Abortos	Partos Sencillos	Mellizos	Triples
Empadre de siete meses	187	20	2	60	18	5
Empadre al año siguiente (19 meses)	107	1	1	15	78	5
Empadre al tercer año	59	0	0	8	70	22

Debe advertirse que estos resultados fueron obtenidos con corderos con un destete medio de alrededor de 40 kgs. en machos y 37 kgs. en hembras. Dicho autor concluye que no existió ningún efecto desfavorable de la cría a temprana edad en la fertilidad subsiguiente del rebaño, más bien hubo un adelanto con la eliminación total de todas las borregas de año que no tuvieron parto.

5. Mortalidad en el rebaño de cría.

El número de corderos que nacen muertos o mueren inmediatamente después del parto es muy variable de acuerdo con el clima. El cordero recién nacido tiene una resistencia muy limitada al frío, sobre todo si no alcanza a mamar por varias horas. Por esta razón es una buena práctica reunir las ovejas próximas al parto en pequeños potreros e instalar protecciones temporales para la oveja recién parida. Es posible que los porcentajes de corderos que nacen muertos no disminuyan con esta práctica, pero sí se reducen notablemente las pérdidas de las primeras 24 horas con sólo ayudar al cordero a que mame la primera vez. En un estudio en Gales sobre fertilidad, Williams (1954) encon-

inseminaciones en otoño. En estudios más detallados y con autopsias individuales se desprende que la mayoría de estas pérdidas son de corderos que nacieron vivos, pero murieron inmediatamente después por frío, debilidad y hambre. Esos estudios muestran alrededor de 2 por ciento de "Atelectasis" o expulsión de fetos muertos de término, como puede verse en el Cuadro No. 140 en que se resumen datos de porcentajes de pérdidas en un rebaño extensivo del oeste de EE. UU. y en rebaños pequeños del medio oeste.

Algunos comentarios de los trabajos anteriores son de interés práctico y científico. En el estudio de Safford y Hoversland, el promedio de edad en que ocurrió la muerte fue de 5.9 días. En el de Venkatachalam, et al., (1949), se indica que el 71 por ciento de las muertes anotadas para menos de dos meses de vida ocurrieron en las primeras dos semanas. En esta investigación se indica que el 30 por ciento de las muertes por pulmonía estaban acompañadas de un defecto en la cerradura del "foramen ovale" (comunicación fetal entre las dos aurículas del cora-

zón) que normalmente debe cerrar en el momento del parto. Muchos corderos con este defecto no morían de pulmonía sino de otras causas, y este foramen se encontró abierto hasta 55 días después del nacimiento. Las ovejas del estudio en el medio oeste pertenecían a varias razas y hubo diferencias sig-

nificativas entre razas en porcentajes de corderos muertos del nacimiento a los tres meses. En el Cuadro No. 141 aparece el mismo 28.6 por ciento de muertes, clasificados por raza y pesos al nacer. La mortalidad fue mayor en los machos que en las hembras (34 y 24 por ciento) y la proporción entre

CUADRO No. 140

Mortalidad de corderos en explotación extensiva e intensiva en EE. UU. (datos de Safford y Hoversland, 1960, y de Venkatachalam, et al., 1949).

	Porcentajes de pérdidas sobre número de corderos nacidos	
	Datos de 1,051 corderos del oeste	Datos de 483 corderos del medio oeste
Pulmonía	2.35	8.7
Parto prematuro	0.54	3.7
Debilidad y hambre	2.03	2.9
Nacimientos de término pero muertos	2.09	2.3
Parto difícil o retrasado	0.73	
Enterotoxemia	0.66	
Disentería	1.73	
Ruptura del hígado	0.40	
Sin lesión visible o indet.	2.32	1.7
Anormalidades anatómicas	0.37	
Hemorragia umbilical	0.16	
Infección umbilical	0.16	
Enteritis hemorrágica	0.13	
Anormalidades externas		2.1
Anormalidades internas		1.4
Infecciones		1.9
Causas menores (misceláneas)	0.86	3.9
Total	14.5	28.6

CUADRO No. 141

Mortalidad en corderos del nacimiento a los dos meses, clasificados por raza (de Venkatachalam, et al., 1949).

Raza	Peso al nacer	No. de preñeces	No. de nacimientos	No. de muertos	Porcentaje de mortalidad
Cotswold	4.8	22	33	14	42.2
Oxford	4.1	46	75	29	38.6
Hampshire	4.6	76	120	46	38.3
Southdown	3.2	20	34	7	20.6
Shropshire	3.6	110	160	31	19.4
Rambouillet	4.0	38	61	11	18.0
Total		312	483	138	28.6

los sexos fue de 56 machos por 44 hembras en 100 nacimientos. La mortalidad de mellizos fue de 35 por ciento y en sencillos de 20 por ciento.

Si bien la comparación entre razas parece indicar que a mayor peso al nacer hay menor mortalidad ocurrió precisamente lo contrario dentro de una raza dada. Los corderos más pesados eran menos propensos a la muerte en las primeras dos semanas.

Una investigación similar en Illinois, EE. UU. (Veeter et al., 1960) arroja una pérdida total de 18.8 por ciento del parto al destete y las pérdidas fueron menores en Rambouillet que en razas Down de carne.

En un ambiente totalmente distinto las ovejas Rahmani de Egipto (Karam, 1959) sufrieron pérdidas de 26.9 por ciento hasta los cuatro meses de edad.

La mortalidad en ovejas adultas o en el rebaño se puede considerar como pérdida anual después de destetar a los corderos. Existen pocos trabajos con este tipo de investigaciones, uno de ellos proveniente de Australia (Turner et al., 1958) sobre Merino Australiano, indica una pérdida anual de 2.2 por ciento de las ovejas inventariadas hasta los $7\frac{1}{2}$ años de edad. Las pérdidas son mayores si se conservan animales mayores de esa edad. En el Cuadro No. 142 se presentan los datos correspondientes a seis años de observaciones en términos de pérdidas anuales en las diferentes edades con respecto al número total de ovejas en cada edad.

Estas investigaciones indican que si bien en años normales la mortalidad de ovejas

mayores de seis años no es excesiva, en años de condiciones más difíciles esas ovejas son las que más sufren. Por lo tanto es recomendable en la práctica de cría vender anualmente todas las que lleguen a los seis años. Las pérdidas registradas en carneros enteros fueron muy similares a las de ovejas.

6. Número de hembras de repuesto.

Una población de ovejas necesitará repuestos anuales variables según la longitud de vida productiva de las ovejas y según las pérdidas anuales. Las proporciones de estos repuestos con relación a la cosecha anual dependerán de la magnitud de la cosecha y ésta a su vez no sólo dependerá de la fertilidad sino también de las pérdidas de corderos. En estas condiciones solo es posible hacer recomendaciones en términos de porcentajes. Si la longitud de vida productiva de la oveja es de cinco partos, las que pasen de esta edad deben de ser eliminadas. Es decir un quinto del rebaño debe estar formado por ovejas primerizas. Puesto que la oveja primeriza es menos fértil que la adulta, conviene por lo tanto que no se sobrepase esta proporción de un quinto, para no reducir la fertilidad. En el estudio anterior de Donald, (1962), se calculó que por cada cordero hembra retenido para cría en preferencia a una oveja de cinco años, se reducía el porcentaje de corderos en 1 por ciento. El solo hecho de eliminar las ovejas de un año, que no concibieron, fue suficiente para permitir aumentos de población. Es obvio que el número de repuestos anuales teóricos de un quinto de la población de hembras de vientre deberá

CUADRO No. 142

Pérdidas anuales de ovejas en Merino Australiano en años consecutivos y destacando un año de excesiva sequía (según Turner et al., 1958).

	Edades (cubren un año después de cada indicación)								
	1½	2½	3½	4½	5½	6½	7½	8½	9½ ó más
Pérdida media anual en porcentaje	2.4	2.6	1.5	2.1	2.6	2.6	7.3	7.3	1.7
Pérdida en año de mayor sequía, en porcentaje	5.8	2.7	4.5	0.7	4.7	11.7	18.6	21.2	45.6

ser aumentado en la proporción en que las pérdidas anuales sean mayores del 2 por ciento y donde el número de partos útiles por oveja sea menor de cinco. En condiciones muy favorables puede ocurrir lo inverso.

La fertilidad de ovejas y cabras está determinada en gran parte por las características de frecuencia de ovulación múltiple, según la raza. Las grandes diferencias entre razas indican que hay una base hereditaria. Los métodos de selección para aumentar la fertilidad, serán tratados más adelante, así como el efecto del vigor híbrido sobre dicha característica. Antes de tratar esos métodos selectivos deben tomarse en cuenta las pérdidas o mortalidad que ocurre en rebaños comerciales y experimentales. Es obvio que la producción final de corderos para carne o para repuesto se ve afectada igualmente por la fertilidad inicial como por las pérdidas que ocurren antes de que dichos corderos sean productivos.

7. Normas para juzgar fertilidad y manejo del rebaño ovino. La prolificidad en términos de partos múltiples es prácticamente imposible de reducir a un juicio aceptable a diferentes razas y bajo diferentes manejos. Pero se pueden indicar algunas normas de fertilidad relativas al número de ovejas que dejan de parir anualmente (Cuadro No. 143), exceptuando las primerizas de un año, cuyas peculiaridades ya se han discutido en el texto.

Selección de ovinos

Medidas de producción de carne

Los medios reproductivos y de selección tendientes a aumentar la cantidad de carne vendida por oveja y por hectárea necesitan de una serie de medidas cuantitativas para valorar objetivamente los resultados que se obtienen. Puesto que los animales salen en vivo de la explotación agrícola, el peso vivo de venta es de suma importancia. El peso final está relacionado con el peso de nacimiento y el peso al inicio de la ceba, así como con el aumento diario. Además del peso total tienen importancia para el criador los rendimientos en canal y los precios diferenciales según la calidad del producto final, la carne. A continuación se presentarán algunos de los conocimientos existentes sobre estas medidas y su efecto sobre la producción de carne en ovinos, principalmente desde el punto de vista de la selección.

1. Peso al nacer. Esta medida, usada casi exclusivamente por estaciones experimentales, es de escasa utilidad para el productor práctico. Adquiere importancia teórica solamente en aquellas circunstancias en que se venden los corderos a muy pequeña edad, pues el peso al nacer aumenta considerablemente el valor del cordero. En Pennsylvania en una investigación sobre pesos al nacer y al momento de la venta de corderos "Hot House" de fuera de estación (Kean y Henning, 1949) encontraron que los corderos

CUADRO No. 143

Algunas normas sobre fertilidad y pérdidas anuales en ovinos.

	Buena	Mediana	Mala
Porcentaje de ovejas expuestas a morueco que no paren (horras después del apareamiento)	3 ó menos	3.1 a 5%	5.1% ó más
Porcentaje de partos prematuros	0.5 ó menos	0.6 a 2	2.1 ó más
Mortalidad en corderos en la primera semana. Incluye natimortos de término	7% ó menos	7.1 a 15	15.1 ó más
Mortalidad después de la primera semana y hasta destete	3% ó menos	3.1 a 12%	12.1% ó más
Mortalidad anual en adultos	2% ó menos	2.1 a 5%	5.1% ó más

que estaban listos para el sacrificio a los 50 días de edad habían nacido con un peso de 4.3 kgs. y habían aumentado diariamente 270 gramos. En cambio los que requirieron 70 y 90 días para llegar a la gordura y peso requeridos por el mercado, nacieron con pesos respectivos de 3.7 y 3.1 kgs. y tuvieron aumentos diarios de 220 y 190 gramos.

Kinkaid (1961) investigó la influencia de la raza del morueco sobre los pesos al nacer, habiendo encontrado diferencias significativas entre padres Hampshire y Southdown. También se encontró un aumento de pesos al nacer constante de 280 gramos por año al pasar las ovejas madres de dos a seis años de edad. Los corderos más pesados dentro de un grupo racial, son generalmente menos susceptibles a la muerte a temprana edad y tienen mayores aumentos de peso hasta el destete. Por lo tanto es una característica deseable, aunque con índices de herencia reducidos. El Cuadro No. 144 presenta algunos valores para índices de herencia de peso al nacer.

Si bien la selección para mayor peso al nacer podría ser benéfica para el criador, por representar ventajas de sobrevivencia en los corderos, sería complicada debido a la necesidad de aplicar diferentes criterios para corderos mellizos y trillizos que para sencillos. Por otra parte el progreso sería lento debido a la poca magnitud de los índices de herencia. La selección por peso se hace con más eficiencia al destete o posteriormente.

Harrington et al., (1962) han presentado evidencia en el sentido de que se obtiene el mismo progreso en selección por peso cuando se toma éste al nacer como covariable, que cuando no se toma en cuenta.

2. Peso al destete. Esta es una medida de gran utilidad y fácil de ser tomada en cuenta para la selección. Conviene sin embargo darle un grado de importancia conmesurado con las prácticas de venta del establecimiento. Si no se venden corderos de destete o cebados inmediatamente después del destete, esta medida carece de importancia. El peso al destete está fuertemente influenciado por el sexo, el número de corderos que cría una oveja y su producción de leche, así como el número de partos que ha tenido la madre. Son indispensables algunas correcciones en este sentido para aplicar eficientemente una selección al destete. El peso al destete también tiene un sentido genético muy diferente cuando éste se efectúa temprano (antes de los 100 días) que cuando se efectúa a pesos de 45 kgs. o más de 120 días. En el primer caso el peso representa en mayor proporción la producción de leche de la madre en vez del genotipo del cordero.

El destete temprano se puede utilizar como arma para seleccionar la capacidad lechera de las madres, más que la capacidad de aumentos de peso de los corderos. Los índices de herencia para pesos al destete, salvo algunas excepciones, son moderadamente al-

CUADRO No. 144

Algunos índices de herencia para peso al nacer en ovinos.

Raza	Valor de h^2	Autor
Rahmani	0.16	Karam, 1959
Hampshire	0.30	Chapman y Lush, 1932
Karakul	0.17 a 0.34	Yao, et al., 1953
Welsh Mountain	0.21	Dalton, 1962
Southdown	0.34 - 0.40	Ensminger, et al., 1943
Shropshire	0.08 - 0.10	Ensminger, et al., 1943
Varias razas	0.61	Nelson y Ventakachalam 1949
Ossimi	0.34	Ragab, et al., 1953
Razas inglesas de carne	0.33	Blackwell y Henderson, 1955

tos, tal como puede verse en el Cuadro No. 145. Esto se debe a que la mayoría de las ovejas están secas al llegar los 120 días de lactancia.

Para hacer selección en el momento del destete es necesario tomar en cuenta las influencias constantes sobre este peso, ajenas al genotipo del cordero. Las mayores influencias según Hazel y Terril (1945) son las siguientes: Sexo, (en Rambouillets de EE. UU. los machos pesaron 3.8 kgs. más que las hembras), número de corderos por oveja, (los sencillos pesaron 4 kgs. más que los mellizos), y edad de la madre (los destetados de ovejas de dos años pesaron 2.7 kgs. menos que los de ovejas adultas). Esto ocurría en destetes de ovejas de agostadero y el peso medio de todos los corderos fue de 31 kgs. Según dichos autores para obviar la necesidad de hacer correcciones aritméticas sobre los pesos al destete se podrían hacer comparaciones, para fines de selección, dividiendo los corderos en lotes del mismo sexo, separar los sencillos de los mellizos y los de ovejas primerizas de las multiparas y efec-

tuar dentro de cada lote la selección por peso al destete.

Otra investigación sobre selección de corderos Rambouillet al tiempo del destete fue efectuada en Texas en tierras semi desérticas (Shelton y Campbell, 1962). La edad del destete fue de 157.4 días y corrigieron todos los pesos a una edad uniforme de 160 días. El peso medio de 3,440 corderos hijos de 110 moruecos fue de 29 kgs. Efectuaron 12 tipos de ajustes de los pesos de los corderos, (sexo, edad de la madre, tipo de parto, edad del cordero y combinaciones entre estos factores). Las tres correcciones que eran capaces de avanzar más la exactitud de selección genotípica (índices de herencia) fueron tres: tipo de parto, edad de la madre y edad del cordero. Ocurrió una elevación de 13.8 por ciento en índices de herencia para peso al destete sin ninguna corrección, a 24.8 por ciento usando esas tres correcciones. Parece indispensable por lo tanto para efectuar una eficiente selección al destete, tener disponibles apuntes de fecha de nacimiento, edad de la madre, sexo, y si se trata de pesos de mellizos o sencillos. En vez de

CUADRO No. 145
Índices de herencia para peso al destete de ovinos.

Raza	Valor de h^2	Autor
Welsh Mountain	0.51	Dalton, 1962
Rahmani	0.18	Karam, 1959
	0.07	Givens, et al., 1960 (a los 120 días)
Rambouillet	0.14	Shelton y Campbell, 1962 (peso al destete sin ningún ajuste, ver texto)
Rambouillet (moruecos)	0.22	Shelton, 1959
Razas inglesas de carne	0.07	Blackwell y Henderson, 1955 (como característica fenotípica del cordero)
Razas inglesas de carne	0.18	Blackwell y Henderson, 1955 (como característica de la madre)
Romnelet (Canadá)	0.28	Vesely y Slen, 1961
Rambouillet	0.30	Hazel y Terril, 1945 (pesos ajustados para varios factores y promedio de dos métodos de cálculo)
Columbia, Corriedale y Targhee	0.17	Hazel y Terril, 1946
Shropshire	0.08 - 0.12	Ensminger, et al., 1943
Southdown	0.04 - 0.06	Ensminger, et al., 1943
Varias razas	0.33	Nelson y Venkatachalam, 1949 (promedio ponderado de dos métodos de cálculo)

correcciones para edad se pueden utilizar los aumentos diarios del nacimiento al destete. Esta sola medida, tomando por separado machos y hembras y mellizos de sencillos ha sido recomendada por Givens y colaboradores (1960) como el arma de selección más práctica para aplicar al destete, en vez de índices complejos que pretendan tomar en cuenta otras cosas como calificación para el mercado, peso y calidad de la lana, etc.

3. **Selección al año de edad.** El Cuadro No. 146 presenta algunos índices de herencia para rapidez de crecimiento, peso al

año y conformación exterior en ovinos. Resalta inmediatamente la presencia de índices elevados para pesos al año. Esto sugiere posibles caminos de selección para obtener rápidamente progreso en pesos. Sin embargo, el peso al año como arma selectiva es algo objetable para los establecimientos que venden corderos gordos, pues al llegar la edad de un año o 18 meses ya han efectuado muchas ventas y tienen que haber tomado decisiones sobre cuáles animales vender y cuáles conservar. La selección al año es más adoptada con hembras que con machos por

CUADRO No. 146

Índices de herencia para aumentos diarios de peso al año y conformación en ovinos.

Raza	Valor de h^2	Autor
Aumentos diarios		
Varias razas	0.18	Givens, et al., 1960 (nacimiento al destete)
Welsh Mountain	0.22	Dalton 1962 (nacimiento a los 24 días)
Madres Rambouillet, Padres Suffolk	0.11,0.38,0.36	Harrington et al., 1962 (nacimiento a los 22 kgs., 22 a 40 kgs. y nacim. a 40 kgs. respectivamente)
Rambouillet (machos)	0.58	Shelton, 1954 (224 días de prueba)
Peso al año		
Rahmani	0.19	Karam, 1959
Romnelet	0.37	Vesely y Slen, 1961
Welsh Mountain	0.39	Dalton, 1962 (peso a los 18 meses)
Rambouillets	0.40	Terril y Hazel, 1943
Merino Australiano	0.39	Morley, 1955
Merino Australiano	0.64 y 0.57	Young, et al., 1960 (en hembras y machos respectivamente)
Conformación		
Calificación al destete y al año		
Shropshire	0.08, 0.14	Ensminger, et al., 1943
Southdown	0.22, 0.40	Ensminger, et al., 1943
Rambouillet	0.13	Hazel y Terril, 1946a
Columbia, Corriedale y Targhee	0.07	Hazel y Terril, 1946b
Mismas razas	0.21	Hazel y Terril, 1946b (para gordura o condición al destete)
Varias cruzas	0.12	Givens et al., 1960
Rambouillet	0.04	Shelton, 1959
Merino Australiano	0.28, 0.10	Taneja, 1958 (calificación para matanza en dos grupos diferentes)
Romney Marsh	0.14	Rae, 1956 (al año)
Romney Marsh	0.15	McMahon, 1943 (citado por Rae, al año)

lo impráctico de dejar sin vender o sin castrar los machos hasta esa edad.

Las posibilidades de mejoramiento del rebaño mediante selección de ovejas para reproducción basándose en los pesos al año, han sido exploradas por Terril y Stoer (1942). Estos investigadores estudiaron la capacidad reproductiva de ovejas de tres razas, clasificadas según el peso que habían alcanzado al año de edad. En el Cuadro No. 147 se presenta un resumen de sus resultados. Se nota una ventaja en productividad para las ovejas más desarrolladas, sobre todo en razas pequeñas. Sin embargo el exceso de tamaño en la raza de gran peso Columbia, no dio ventajas sobre el tamaño medio de dicha raza.

Selección de ovinos para producción de carne

El ovino adquiere cada día más importancia como productor de carne. Esto es particularmente notorio en áreas que antiguamente producían la mayor parte de la lana del mundo con razas de origen Merino o derivadas de ésta. El negocio lanero se ha mantenido estático en los últimos años. El aumento en demanda mundial por artículos de vestir ha sido llenado en gran parte por las telas sintéticas. Los costos de producción han aumentado, de tal manera que el productor de ovejas se ve obligado a aumentar la renta de su capital invertido. Esto se ha traducido en una mayor importancia en la venta de

CUADRO No. 147

Actuación reproductiva de tres razas de ovejas, según el peso que tuvieron al año de edad.

Raza	Peso de otoño, año y medio de edad (de la madre)	Porcentaje de corderos destetados	Peso medio de corderos destetados kgs.	Porcentaje de corderos destetados por 100 corderos vivos nacidos
Columbia	51 kgs. o menos	85	33.6	82
	52 a 59 kgs.	99	35.0	90
	60 ó más kgs.	95	37.3	86
Corriedale	45 kgs. o menos	92	31.9	93
	46 a 52 kgs.	97	32.3	92
	53 ó más kgs.	107	32.7	93
Rambouillet	47 kgs. o menos	79	31.4	82
	48 a 53 kgs.	85	32.3	81
	54 ó más kgs.	97	32.7	81

Los índices de herencia para conformación son sumamente erráticos, y los autores que han intentado usar puntuación por tipo como arma de selección no han encontrado ninguna ventaja en su uso sobre el simple peso vivo del animal o el peso de su lana. Shelton, (1959) concluyó que en Rombouillets los animales que recibían mayor puntuación eran simplemente los más gordos y utilizaban la energía para producir grasa en vez de lana. En Merino Australiano, Taneja (1961) también encontró que la calificación de carnicería descendía al intensificar la selección para calidad de la lana.

carne. La eficiencia se refleja en producción de animales con mayor a menor edad y la evolución más rápida del capital invertido.

La importancia de la venta de corderos en el negocio de ovinos se refleja en el hecho de que Nueva Zelandia con 40 millones de ovinos, exporta anualmente el 55 por ciento de todos los corderos nacidos anualmente. El peso medio de éstos es apenas de 15 kgs. En Gran Bretaña se calcula que hay una demanda estable anual de 500,000 toneladas de carne de cordero y carnero. La Isla sólo supe un máximo de 50 por ciento de esta demanda con una población de cerca

de 12 millones de ovinos. El valor de venta de carne es tres veces mayor que el de la lana (Zuckerman, 1958). En EE. UU. el valor de venta de la lana producida por una oveja Rambouillet por año es de alrededor de 27 unidades monetarias, cuando el valor de venta de un cordero media sangre Leicester X Rambouillet producido por esa misma oveja y vendido a los 140 días es de 33 unidades monetarias (Miller y Dailey, 1951). Los países de mayor población ovina de América Latina (Argentina, Uruguay, Perú, México) no san sabido adaptar aún sus prácticas de producción para beneficiarse con el rápido retorno económico de la venta de corderos gordos. Algunos datos experimentales que se presentan más adelante pueden ser útiles a quien desee experimentar con estas técnicas.

Varios métodos se han seguido en la cría de ovinos que van esencialmente desde la transformación del antiguo Merino Español hacia el Rambouillet y Merino Australiano, ambos de más peso y rendimiento de carne, hasta los cruzamientos de éstos con razas estrictamente de carne (Leicester, Down), y la formación de nuevas razas que combinan nuevas cualidades de producción de carne con mayor o menor especialización en la producción de lana (Corriedale, Columbia, Tar-

ghee, Romnelet). Las variaciones en razas y formas de cría son innumerables y adaptadas a diferencias geográficas y de mercados locales. Todas tienden sin embargo a producir más carne por año, por el capital invertido en el negocio lanero. Esto se puede lograr mediante la venta de mayor número de animales anualmente y que estos animales tengan mayor peso individual. No sólo se requiere el mayor número posible de individuos para la venta sino la mayor calidad y peso individual de éstos. El número de individuos vendibles depende de la tasa de reproducción anual que alcance el rebaño. Dentro de los métodos selectivos se tratará en primer lugar lo relacionado a las medidas más importantes sobre el peso de los ovinos.

Un paso para obtener mayor producción anual de animales vendibles en ovejas es el aumento de los partos múltiples. Esto se logra de inmediato con la selección de una raza con una tendencia elevada en este sentido, como la Texel (ver Cuadro No. 148), pero esa raza puede tener algunas desventajas o ser difícil de adquirir en algunos países o regiones. La selección de las razas existentes para pronunciar sus tendencias a partos múltiples depende desde luego del índice de herencia para dicho carácter. El Cuadro No. 148 pre-

CUADRO No. 148

Índices de herencia para partos múltiples en diferentes razas.

Raza	Valor h^2	Múltiples en el estudio	Autor
Texel (de Holanda estudio realizado en Egipto)	0.27	1.91 corderos por parto	Karam y Ragab, 1958
Navajo	0.12	41.4% de las ovejas tenían mellizos	Sidwell, 1956
Cruzas con Navajo	0.22	31.4% de las ovejas tenían mellizos	Sidwell, 1956
Chaviot (estudiado en Suecia)	0.22	49.1% de ovejas con múltiples	Rendel 1956
Shropshire (estud. en Suecia)	0.04	46.6% de múltiples	Rendel 1956
Landrace Sueco	0.08	69.1% de múltiples	Rendel 1956
Oxford Down (Estud. en Suecia)	0.08	51.0% de múltiples	Rendel 1956
Promedio del estudio sueco	0.11		
Assimi de Egipto	0.03	111 y 118% de corderos por oveja parida en primeros dos partos	Ragab y Asker, 1954
Romney Marsh	0.18, 0.03		Rae y Chang, 1955.

senta algunos valores para esta constante genética.

Los índices de herencia para prolificidad son sumamente bajos, y esta pequeña magnitud de los factores genéticos es uniforme en todos los estudios. Cuando se ha intentado mejorar la prolificidad mediante selección para reproducción de ovejas y moruecos provenientes de partos múltiples, el progreso alcanzado ha sido generalmente muy lento. Sin embargo, una investigación que se lleva a cabo en Australia (Turner, et al., 1962) parece indicar mayor progreso. El trabajo se ha efectuado por seis años en Merino Australiano, y las ovejas de segunda generación seleccionadas para partos múltiples dieron 20.2 por ciento de éstos, mientras que las seleccionadas para partos sencillos dieron solamente 2.7 por ciento de mellizos.

Desde luego que esta selección dentro de una raza tiene que usar fracciones aditivas de la variación genética ya existente dentro de ella. También debe recalarse que la mayor producción de individuos vendibles se puede lograr sin recurrir a partos múltiples con solamente reducir las pérdidas de corderos recién nacidos. Los medios nutritivos y de manejo para lograr este fin no competen a

esta obra, pero además de la selección dentro de razas se pueden obtener aumentos de producción de individuos vendibles mediante cruzamientos, o por medios genéticos no aditivos.

Las posibilidades de aumentar la producción de ovinos por medio de cruzamientos entre razas ha sido presentada en un magnífico trabajo por Sidwell y colaboradores, (1962). En estas investigaciones utilizaron razas Hampshire, Southdown, Merino y Columbia X Southdale. Obtuvieron producción contemporánea de las razas puras, sus cruzamientos entre sí para producir híbridos, el apareamiento de hembras híbridas con una tercera raza para obtener cruzamientos rotativos de tres razas y posteriormente de cuatro razas. Los resultados indican que si bien la fertilidad en términos de números de partos múltiples obtenidos no se vio grandemente afectada, en cambio la producción en términos de corderos destetados por número de ovejas expuestas a morueco fue considerablemente mayor cuando las madres de los corderos eran híbridas o combinaban tres razas. En el Cuadro No. 149 se presenta un resumen de estos resultados.

CUADRO No. 149

Productividad de ovejas puras de cinco razas y la de sus híbridos y combinaciones entre ellas (según Sidwell, et al., 1962).

Tipo de apareamiento	Fertilidad porcentaje de ovejas paridas por ovejas expuestas a morueco	Prolificidad porcentaje de corderos nacidos por ovejas paridas	Sobrevivencia		Cosecha neta porcentaje de corderos destetados por ovejas expuestas a morueco
			porcentaje de corderos nacidos vivos del total nacido	porcentaje de corderos destetados del número nacido	
Puro x puro	88.0 a	137.3 b	93.2 a	80.4 a	89.5 a
Madre y padre de razas diferentes	88.6 a	128.4 a	94.9 a b	84.1 a b	91.4 a
Madre híbrida padre de una tercera raza	90.0 a	147.6 c	95.4 a b	84.0 a b	103.5 b
Madre producto del cruce anterior padre de una cuarta raza	92.3 a	149.0 c	97.0 b	89.4 b	117.2 c

Los promedios que llevan las mismas letras (a, b, o c) no fueron significativamente diferentes entre ellos.

Estas investigaciones muestran claramente que la combinación de pequeños aumentos en fertilidad individual de las ovejas expuestas a morueco y la mayor sobrevivencia de los corderos nacidos dan una considerable ventaja económica a los cruzamientos rotativos. Estos estudios fueron realizados por pequeños rebaños y aún no se ha efectuado la adaptabilidad de estos sistemas a explotación extensiva. En la explotación extensiva se ha practicado el cruzamiento de parte del ganado de cría lanero (Rambouillet, Merino, etc.) con moruecos estrictamente de carne (Suffolk, Hampshire, Leicester, etc.) con muy buenos resultados en cuanto a la obtención de mayor peso y conformación de carne en los corderos de venta. En estos tipos de cruzamiento el objetivo principal no es el número de corderos vendibles sino su mayor peso individual. La decisión principal

en este tipo de cría se refiere a qué tipo de macho de carne usar con las ovejas laneras para obtener los mayores retornos. La mayoría de estas investigaciones provienen de EE. UU. donde la raza lanera más extendida por muchos años ha sido la Rambouillet. Miller y Dailey (1951) han hecho una revisión de trabajos que prueban la mayor producción de carne obtenible de esas ovejas con machos de razas inglesas; en ese trabajo se comparan las productividades totales de las razas Shropshire, Hampshire, la nueva raza Columbia, sus cruzamientos y los de razas de carne con las de ovejas Rambouillet. Puesto que algunas de estas razas o combinaciones tenían más valor por su peso y mayor número de corderos producidos y otras por el valor de la lana, optaron por juzgarlas por medio de un índice de productividad propuesto por Winters et al., (1946) y que es el siguiente:

$$\text{Productividad por 100 kgs. de oveja viva:} = \frac{(100 \text{ por kgs. de cordero) producido de 20 semanas}}{\text{Peso de las ovejas}} + \frac{(\text{kgs. de lana sucia X 3.4})}{\text{Peso de las ovejas}}$$

CUADRO No. 150

Productividad de razas puras de carne y cruzamientos de razas laneras con razas de carne con el puro Shropshire como testigo (según Miller y Dailey, 1951)

Raza de los corderos padre X madre	Kgs. de lana por oveja Madre	Corderos nacidos por oveja	Corderos por oveja a 20 semanas de vida	Kgs. por cordero a 20 semanas de vida	Kgs. de lana por 100 kgs. de oveja viva	Kgs. de cordero por 100 kgs. de oveja viva	Índice de productividad
Shropshire X Shropshire	3.2	1.5	1.18	26.8	5.4	51	70
Columbia X Rambouillet	3.9	1.16	1.13	32.7	7.5	70	96
Oxford X Rambouillet	4.4	1.20	0.80	30.0	7.2	41	66
Shropshire X Rambouillet	4.0	1.04	0.94	28.6	8.6	57	86
Hampshire X Rambouillet	4.0	1.03	0.94	32.7	8.7	67	97
Cheaviot X Rambouillet	4.3	1.31	1.19	26.8	8.3	62	90
Leicester X Rambouillet	4.4	1.24	1.12	32.7	8.5	71	100
Columbia X Columbia	6.0	1.66	1.31	37.2	8.3	68	96

El factor 3.4 está derivado del número de veces que un kg. de lana sucia vale más que un kg. de cordero de 20 semanas. Es obvio que este factor variará según el país. En el caso anterior se trataba del precio de la lana sucia en Boston con relación al precio de los corderos en el mercado local de Minnesota. Los resultados de esta investigación se presentan en el Cuadro No. 150, y demuestran una marcada ventaja en la producción de corderos gordos provenientes de

provenientes de Southdown. Por lo tanto, si se desea vender corderos gordos al destete, es preferible el Southdown, pero si la ceba se va a continuar después del destete son mejores los Suffolk. Una investigación hecha en California (Bradford et al., 1960) ilustra estos puntos. El promedio de tres años de cruzamientos de moruecos Suffolk y Southdown en comparación con el de ovejas laneras de montañas y agostaderos dio los siguientes resultados:

	Padre Suffolk	Padre Southdown
Corderos destetados por oveja parida	0.85	0.91
Peso de corderos a los 120 días, kgs.	32.4	27.0
Porcentaje de corderos gordos al destete	24 %	30 %
Aumentos diarios en praderas irrigadas, gms.	140	104
Utilidad económica por oveja parida, Dls.	13.15	11.38

la raza lanera (Rambouillet) como madre y la raza más pesada (Leicester) como padre.

En estas investigaciones se demuestra la gran ventaja de la oveja lanera de las razas aliadas al Merino, que es muy resistente a la vida en tierras áridas de pastoreo extensivo y puede producir corderos de carne de muy buen peso cuando se padrea con moruecos de razas de carne. Hacen falta comparaciones con razas como Corriedale, Targhee, que combinan cualidades carniceras sin perder del todo su calidad y peso de lana. La comparación con Columbia no es exactamente válida, pues las ovejas Columbia se mantenían en un ambiente diferente a las Rambouillet y Shropshire, pero es notable su gran peso en corderos y lana. Sin embargo, en productividad por unidad de peso, son ligeramente inferiores a las Rambouillet cruzadas con carneros Leicester. Esto se debe principalmente al gran peso de la oveja Columbia (75 kgs.), mientras las Rambouillet pesaban 50 kgs. Este gran peso de la Columbia la hace muy productiva en condiciones favorables y de abundancia de forrajes, pero tienen mayores exigencias de mantenimiento y es poco adaptada a condiciones muy adversas.

Otras razas populares para cruzar con ovejas laneras son Suffolk y Southdown. Los corderos de cruce Suffolk son grandes y bien construidos pero de ceba más tardía que los

En Gran Bretaña el sistema de cruzamientos comerciales es más especializado o estratificado. La base de ovejas para cruzamiento son de razas montañesas. Estas son desechadas generalmente a los cinco años, pero pueden producir perfectamente uno o dos partos más si se les pone en condiciones más favorables de las tierras laborables de meseta (upland); ahí son cruzadas con moruecos de carne. Los corderos son vendidos en el mercado en casi su totalidad, pero las hembras son compradas por establecimientos de tierras más fértiles (lowland) y explotadas como ovejas de vientre mediante otro cruzamiento con razas de carne.

Selección de ovinos para producción de lana

La selección de la oveja lanera debe de ser determinada por el valor de su lana en el mercado. Este valor depende no sólo de la cantidad de lana sino también de su calidad. Los precios de la lana en el mercado están determinados por la demanda de los fabricantes industriales. En los precios de la lana ha habido y sigue habiendo mucho empirismo, ya que la mayoría de las compras se hacen a ojo, sin aplicar ninguna prueba objetiva a las muestras, excepto en algunas ocasiones en que se hace la determinación de

pérdidas por lavado. En Australia, por ejemplo, Turner (1956) menciona que los compradores de lana discriminan en contra de lana de fibra larga por suponer que ello es indicación de mayor grosor de la fibra. No existe sin embargo ninguna prueba experimental de que esto sea cierto. Pero aún admitiendo que las normas de precios merecen ser revisadas, el hecho es que ya existen una serie de características del vellón que son juzgadas a ojo por los compradores antes de ofrecer un precio. Las principales características son:

a) Largo de la mecha, b) Uniformidad del largo en todo el vellón, c) Largo medio de la fibra individual, d) Diámetro medio de la fibra, e) Uniformidad del diámetro, y f) Número de ondulaciones.

Además de las características que el industrial busca, al productor le interesa el peso del vellón por oveja esquilada, el cual depende de: a) Pérdidas en el lavado, b) Superficie del cuerpo de la oveja, c) Arrugas en la piel, d) Largo de la fibra, e) Área transversal de la fibra y número de fibras por unidad de área de la piel.

Al criador le interesa averiguar la forma en que se heredan estas características. También le interesan las correlaciones entre ellas y la evidencia experimental que indique los métodos de cría y selección por medio de los cuales se puedan mejorar las características de mayor importancia económica.

1. Selección por peso del vellón. El peso de la esquila individual, o vellón, ha dado índices de herencia consistentemente altos. Esto significa que las posibilidades de mejorar la producción por métodos selectivos son prometedoras. Sin embargo, no hay muchos experimentos que prueban directamente el adelanto genético que se logra en peso del vellón por métodos selectivos. Esto se debe en parte a que la mayoría de los experimentos de selección no han sido hechos con el criterio exclusivo de peso del vellón. En el Cuadro No. 151 se presenta un resumen de índices de herencia para peso del vellón.

El peso de la esquila a edades variables de un año a 18 meses se puede utilizar como criterio de selección antes de reproducir las

ovejas madres o seleccionar los moruecos. Según Young et al., (1960) no se pierde ninguna exactitud tomando estas decisiones al año o a los 18 meses en machos, y se expresa el genotipo por igual en hembras y machos. Al criador en gran escala le interesa saber la exactitud de la selección masal al tiempo de la primera esquila sin identificación individual de las ovejas. Según la Señorita Turner (1961) los errores en que se incurriría al hacer selección masal por peso de la primera esquila sin tomar en cuenta si los añojos habían sido criados como sencillos o mellizos serían de poca consideración. El único efecto indeseable sería que muchos pesos inferiores de esquila se deberían a mellizos y al ser desechados éstos de la cría se efectuaría una selección en contra de partos múltiples. Es relativamente innecesario volver a pesar el vellón en años subsecuentes al primero, pues según Blackwell y Henderson, (1955) los índices de constancia para peso del vellón son elevados (0.61) en razas británicas, y según Turner (1956) de 0.6 a 0.8 en Merinos y la selección basada en la primera esquila debe dar mejoramientos satisfactorios y aumentar la productividad del rebaño.

En el galpón de esquila la selección debe hacerse necesariamente por el peso del vellón sucio. Este vellón sucio lleva suarda o secreciones de la oveja y cantidades variables de materia extraña, pero para fines experimentales se han ideado pruebas rápidas para calcular el rendimiento de lana limpia de todo el vellón sin lavar, Neale et al., (1956). Los rendimientos de lana limpia con respecto al peso sucio son sumamente variables, no sólo por el peso diferente de la suarda, sino por las condiciones ambientales de tierra o viento. En Australia son comunes los rendimientos de 64 por ciento. En EE. UU. sin embargo, el Rambouillet rara vez da rendimientos limpios mayores de 55 por ciento. Poco se ha averiguado sobre la forma en que se hereda la suarda y los efectos sobre el rendimiento en limpio. Por el momento el criador puede seleccionar por peso en sucio, en la confianza de que las correlaciones con el rendimiento en limpio (correlación genética de 0.65 según Morley, 1955) son suficien-

CUADRO No. 151

Indíces de herencia para peso del vellón (de una revisión de Rae, 1956 salvo otras indicaciones).

Raza	Valor de h ²	Autor y comentarios
Peso de lana sucia		
Primera esquila (12 a 18 meses)		
Rambouillet	0.28,0.40,0.66	
Merino Australiano	0.39,0.67,0.40,0.44	
Corriedale	0.24,0.52	
Romney Marsh	0.14,0.10,0.15,0.10,0.15,0.17	
Merino Australiano	0.45	en hembras de 15 a 16 meses, Young, et al., 1960
Merino Australiano	0.32,0.43	en machos de 10-12 y 15-16 meses respectivamente, Young, et al., 1960
Welsh Mountain	0.58	Dalton, 1962 (primera esquila)
Varias razas de carne	0.41	Blackwell y Henderson, 1955 (varias esquilas)
Peso de lana limpia		
Primera esquila (12 a 18 meses)		
Rambouillet	0.38,0.61	
Merino Australiano	0.26,0.47,0.62	
Rambouillet	0.22	Shelton, 1959
Romnelet	0.48	Veseley y Slen, 1961
Merino Australiano	0.45	en hembras 15-16 meses. Young et al., 1960
Merino Australiano	0.37,0.29	en machos a 15-16 y 10-12 meses respectivamente. Young et al., 1960
Porcentaje de pérdida de peso en lavado o rendimiento		
Merino Australiano	0.49	en hembras 15-16 meses. Young et al., 1960
Merino Australiano	0.44,0.50	en machos 15-16 y 10-12 meses respectivamente. Young et al., 1960
Rambouillet	0.43	Shelton, 1954

temente elevadas para darle una mejoría en rendimiento neto de lana.

2. Selección para calidad de la lana.

La preocupación principal de los investigadores y productores de lana respecto a la selección intensiva por peso del vellón individual, es si ésta selección no acarrea un deterioro de algunos de los factores de calidad. El número de correlaciones estudiadas es muy numeroso, pero en algunas de ellas no hay ninguna concordancia entre investigadores. Se citará aquí muy brevemente las que parecen más importantes, según revisiones de Turner (1956) y de Rae (1956).

Peso del vellón y características de la fibra: Todas las correlaciones han sido posi-

vas y oscilan entre 0.4 y 0.6 entre peso del vellón y largo de la mecha, en lana sucia. Las correlaciones son menores en lana limpia. Las correlaciones entre peso del vellón lavado y diámetro de la fibra han sido prácticamente inexistentes (en Merinos). Hay indicaciones de que en Romney Marsh a mayor peso bruto del vellón hay más fibras de pelo y descenso en calidad total por puntuación.

Peso del vellón y peso vivo de la oveja: Resultados muy variables. El peso de la oveja sólo es responsable de un 20 por ciento de la variación en peso de la esquila individual. En experimentos de selección intensa para peso del vellón no ha ocurrido un aumento

de peso vivo de los animales. Sin embargo en pruebas de comportamiento de moruecos, Shelton, et al., (1954) indicaron que los machos con mayores aumentos de peso diarios también correspondían a los animales que tuvieron los mayores pesos de esquila.

Peso del animal y otras características de la lana: Entre peso y arrugas de la piel o largo de la mecha, correlaciones muy erráticas, pero casi todas positivas. Entre peso del animal y diámetro de la fibra, muy variables y de poca magnitud. Estas bajas correlaciones han sido confirmadas en América Latina, por Joustra (1961) en Chile, quien no encontró correlaciones entre peso del animal y peso del vellón, diámetro de fibras, largo de mecha, rizado o rendimiento.

Largo de la mecha y diámetro, o densidad de las fibras por área de piel: Los valores han sido muy variables, de negativo a positivo, y siempre con pequeña magnitud de correlación.

Diámetro de la fibra y densidad de fibras: Las correlaciones han sido consistentemente negativas. Es lógico suponer que las fibras

más gruesas ocupan más superficie de la piel.

Si bien hay antagonismo y faltan conclusiones claras acerca de estas correlaciones, la recomendación más importante es que en la selección es conveniente poner atención a ciertos caracteres del vellón no incluidos en el peso, principalmente presencia de fibras meduladas, finura y densidad de la fibra. De los índices de herencia presentados en el Cuadro No. 152 se pueden deducir consideraciones sobre las posibilidades de progreso por selección directa de algunas de las características del vellón.

La conclusión general es que la mayoría de los caracteres del vellón son altamente hereditarios y susceptibles de progreso selectivo. Además de los apuntados en el Cuadro No. 152, se han investigado índices de herencia para denominaciones del mercado de lana en Australia y Nueva Zelanda. Tales son la calificación por calidad, con 0.3 en Merino y 0.3 a 0.4 en Romney Marsh, tacto con 0.3 en Merino y 0.4 en Romney Marsh, color con 0.6 en Merino y 0.0 en Romney Marsh y carácter (Uniformidad de las ondu-

CUADRO No. 152

Índices de herencia para características del vellón (de una revisión de Turner, 1956, salvo otras indicaciones). Promedios a edades de 12 a 18 meses.

Raza	Característica	Valor de h^2
Merino o razas derivadas	Diámetro de la fibra	0.2 a 0.5
Merino Australiano	Diámetro de la fibra	0.45 en hembras, 0.12 en machos (Young, et al., 1960)
Rambouillet	Diámetro de la fibra	0.57 (Shelton, et. al, 1954)
Merino y derivados	Largo de la mecha	0.3 a 0.6
Merino Australiano	Largo de la mecha	0.37 en hembras y 0.35 en machos de 15-16 meses de edad. (Young, et al., 1960)
Welsh Mountain	Largo de la mecha	0.7, 0.38 según Dalton (1962)
Romney Marsh	Largo de la mecha	0.20 a 0.35
Rambouillet	Largo de la mecha	0.48 (Shelton, 1959)
Merino	Densidad de fibras	0.4 a 0.6
Merino Australiano	Densidad de fibras	0.31 en hembras y 0.24 en machos (Young, et al., 1960)
Merino Australiano	Ondulaciones	0.4 a 0.5
Merino Australiano	Ondulaciones	0.36 en hembras y 0.43 en machos (Young, et al., 1960)
Merino Romney	Fibras meduladas	0.5 a 0.7 (Rae, 1956)

laciones, con 0.4 y 0.2 en Merino y Romney respectivamente.

En el muestreo de vellones se ha adoptado como representativa la muestra tomada a mitad del costillar, esta muestra da valores semejantes a la media de todo el vellón para la mayoría de los caracteres.

3. Herencia de fibras meduladas, lana negra. Las fibras meduladas son indeseables puesto que no se tiñen ni se comportan en la industrialización igual que la lana. Al nacer, el cordero posee un número variable de fibras largas con mayor o menor grado de medulación (halo). La abundancia de este pelo natal está asociado, según algunos autores (ver Rae, 1956), a efectos posiblemente pleiotrópicos de abundancia de fibras meduladas en la vida adulta, presencia de manchas marrón en el macho y presencia de cuernos.

En el adulto hay dos tipos de fibras meduladas, las de crecimiento periódico, "kemp" y las de crecimiento permanente. Los altos índices de herencia para porcentaje de fibras meduladas han hecho posible la rápida eliminación de este defecto en muchas razas. Como hay muchos tipos de fibras meduladas, y su proporción es afectada por la edad, resulta importante decidir cuándo es más efectiva la selección. Según una investigación realizada con ovinos Navajos (Grandstaff y Wolf, 1946), la mayor reducción de fibras meduladas ocurre entre los 28 y 84 días de vida y esos investigadores recomiendan seleccionar en contra de corderos que tienen exceso de fibras meduladas a los 112 días de edad.

El vellón negro es característico de ciertas razas y ocurre como defecto en la mayoría de las razas mejoradas. El negro de razas asiáticas tipificado por el Karakul, es dominante sobre el blanco. Este tipo dominante también ha aparecido en razas británicas, pero el negro común a razas laneras no es dominante sino recesivo. Warwick et al., (1957) opinan que el Rambouillet negro lo pueden producir por lo menos dos genes recesivos, cualquiera de ellos puede producir lana negra en estado homocigoto. Tanto el negro dominante como el negro recesivo tie-

nen variantes de dilución que dan color café o marrón. Se han estudiado mantos grises y rosillos (entrepelado marrón y blanco). Se cree que en estado homocigoto el gene responsable del gris y rosillo es letal.

En algunos tipos primitivos de laneras americanas de origen español ocurren ovejas overas o pintadas de negro o marrón y blanco. Se supone que se trata de un gene recesivo simple, pero en Rambouillets (Gregory, 1950) se ha dado un caso de un overo gemelo de un negro, con un historial que sugiere dominancia. En la revisión de Rae (1956) se pueden obtener mayores referencias sobre otros detalles de marcas externas en el lanar.

Otros caracteres hereditarios de importancia económica

Existen datos experimentales sobre la forma en que se heredan otros caracteres de ovinos y caprinos que afectan directa o indirectamente los pesos y valores de la carne o la lana. Tales son la cantidad de arrugas en la piel y la cantidad de lana en la cara. Algunos de estos caracteres han sido incorporados en índices de selección por tener efecto palpable sobre el negocio de ovinos. En el ovino Karakul se ha investigado algo sobre la forma en que se heredan los caracteres de la piel, y existen algunos datos sobre genética de la producción de pelo de cabras de Angora. También en cabras es importante la selección en contra del criptorquidismo y hermafroditismo. Estos resultados se comentarán brevemente.

1. Arrugas de la piel. Este es un carácter hereditario que se llevó a selección extrema en el período de auge del Merino en EE. UU. Se suponía que a mayor superficie de piel por medio de arrugas se obtenía mayor cantidad de lana sin aumentar el costo de mantener un cuerpo más grande. Nadie probó si esto era verdad o no, y sólo años después se descubrió que en realidad ocurría todo lo contrario, y actualmente el interés de saber cómo se heredan las arrugas es con el objeto práctico de eliminarlas de los rebaños laneros. Los animales con arrugas

producen lana más sucia, son más susceptibles a miasis (gusanera, bichera) y los corderos tienen menos valor en carne debido al peso de la piel.

Las razas en que las arrugas son más abundantes, tienen índices de herencia más altos para este carácter. Así por ejemplo, en el Cuadro No. 153 se ve que en Merinos los índices alcanzan con frecuencia valores superiores a 0.3. En cambio, en razas como Corriedale y Targhee los índices son menores de 0.1.

obvio que si el carácter es de herencia poligénica pero con dominancia, la eliminación total de arrugas requerirá en su fase final, de pruebas de progenie.

2. Lana en la cara. Este es un defecto común en razas de origen Merino o Británico y también en cabras de Angora. Todas las investigaciones indican que la oveja con lana en la cara es menos productora que la oveja de cara limpia. Los índices de herencia son elevados (Cuadro No. 154).

CUADRO No. 153

Índices de herencia para arrugas de la piel en el cuerpo o en el cuello.

Raza	Valores h^2	Autor
Merino Australiano	0.35 y 0.47	en hembras y machos respectivamente. (Young, et al., 1960)
Rambouillet	0.51 a 0.51	Jones et. al, 1946
Rambouillet	0.39	Terril y Hazel, 1946
Rambouillet	0.33	Shelton, 1959
Merino Australiano	0.28	Taneja, 1958
Targhee	0.16	Hazel y Terril, 1946 b
Columbia	0.06	Hazel y Terril, 1946 b
Corriedale	0.00	Hazel y Terril, 1946 b

La recomendación más práctica es de discriminar en contra de arrugas en la piel en razas en que este defecto es frecuente, pero una vez reducida la incidencia a niveles muy bajos no es importante seguir seleccionando en su contra pues el progreso será menor y antieconómica para el esfuerzo invertido. Es

El progreso alcanzado en EE. UU. en experimentos para eliminar la lana de la cara en varias razas ha sido evidente (Terril y Hazel, 1946). Pero estos autores creen que la eliminación total puede ser muy lenta en su fase final, debido a la supuesta dominancia de la cara lanada en contra de la limpia, y

CUADRO No. 154

Índices de herencia para cantidad de lana en la cara.

Raza	Valor de h^2	Autor
Merino Australiano	0.36 y 0.24	en hembras y machos respectivamente. (Young, et al., 1960)
Rambouillet	0.56	Terril y Hazel, 1946
Rambouillet	0.54	Shelton, 1959
Columbia, Corriedale, Targhee	0.46	Hazel y Terril, 1946 b
Cabras de Angora	0.53 y 0.89	Por regresión de crías sobre padres y por medios hermanos respectivamente, Shelton, 1960.

quizás deban de usarse pruebas de progenie tanto para este carácter como para el de arrugas en la piel.

En las cabras de Angora, Shelton (1960b) encontró que las cabras sin lana en la cara producían de 25 a 30 por ciento más crías. La producción de cabritos se reducía hasta en un 61 por ciento de acuerdo con la intensidad de pelo dentro de las cabras que tenían la cara cubierta.

3. Piel de Karakul. La producción de piel "astracán" en corderos Karakul, es una empresa muy especializada, y en la que muchos principiantes han fracasado. Sud Africa, Afghanistan y Rusia son los mayores productores, pero en Argentina hay casi medio millón de ovejas Karakul que empiezan a tener importancia en el mercado mundial. El Karakul es sumamente susceptible a parásitos internos y su cría sólo debe intentarse en climas muy secos. La calidad de la piel al nacer va asociada con la lana gruesa del adulto. Por lo tanto los cruzamientos de Karakul con razas laneras, dan una piel muy inferior para el mercado. La herencia de tipos de piel fue estudiada por Yao et al., (1953), quienes encontraron mayores índices para la medida de la ondulación y la lustrosidad de la piel al nacer. La textura y el largo de pelo tenían una herencia muy baja.

Las variaciones de color son hereditarias. El astracán gris es abundante en Afghanistan, pero su selección resulta antieconómica pues la homocigosis para dicho color causa un efecto letal. Según Nel et al., (1960), hay una serie epistática que va de blanco a gris, a negro y finalmente marrón o café. Las pieles más finas y de mayor lustre son de corderos prematuros, pero en Sud Africa se ha desarrollado un tipo casi idéntico al prematuro con una piel de término llamada "sedoso aqua".

4. Herencia de cuernos. Las razas difieren en la forma en que heredan los cuernos. Hay razas en que ambos sexos son astados (Dorset Horn), otras en que ambos sexos están desprovistos de cuernos (todas las razas Down) y finalmente razas en que el macho es astado y la hembra no (Merino, Rambouillet). En estas últimas, la condición se considera típica de un carácter influencia-

do por el sexo. Recientemente ha adquirido importancia el problema de la herencia de cuernos por el deseo de algunos criadores de producir un Merino Australiano en que ambos sexos estén desprovistos de cuernos. Dun y Marrant (1962) han revisado recientemente la literatura relativa a la herencia de cuernos y proponen un gene para ausencia de cuernos en el Merino Australiano independiente de los genes ya estudiados en otras razas, y que en su estado homocigoto no tiene una expresión o penetración constante, pues aparecen botones muy pequeños en ciertos individuos aunque tengan una depresión en el cráneo. En cambio los heterocigotos para este gene tienen siempre botones más grandes hasta de $\frac{3}{4}$ de pulgada en su mínima expresión. En su máxima, la depresión en el cráneo está ausente y los botones o falsos cuernos pueden tener hasta ocho pulgadas de largo. Recomiendan examinar cuidadosamente los moruecos que aparezcan sin cuernos, para distinguir los homocigotos que deben dejarse para cría y eliminar los heterocigotos.

5. Criptorquidismo, hermafroditismo. La especie caprina sufre de una alta incidencia de estos defectos. Se descubre el problema por la ocurrencia de una desproporción entre los sexos, principalmente en las razas lecheras. En las cabras Saanen se han encontrado proporciones de 55.1 por ciento de machos, 30.0 por ciento de hembras y 14.9 por ciento de pseudohermafroditas (Asdell, 1946). Estos y otros datos similares hacen pensar que los pseudohermafroditas son hembras con desarrollo embrionario imperfecto, a pesar de que poseen una gran variedad de formas sexuales externas e internas con apariencia de un testículo, por única gónada (Asdell, 1944). Los pseudohermafroditas están siempre desprovistos de cuernos, y hay dudas de que el defecto haya ocurrido alguna vez en individuos astados. Según Eaton (1945), en 20 años de estudio en Saanen y Toggenburg todos los pseudohermafroditas nacidos carecían de cuernos y provenían de cruzamientos entre heterocigotos de ambos sexos que daban una hembra hermafrodita por tres normales y cuatro machos. El uso de machos sin cuernos aumenta la incidencia

de pseudohermafroditas en las crías. Los animales de sexo defectuoso nunca ocurren en cruzamientos de animales con cuernos en ambos sexos, (Alterki y Brandsh, 1959), por lo que el criador práctico debe discriminar en contra de la cabra sin cuernos en todos sus cruzamientos.

La cabra de Angora está casi desprovista del defecto de sexo defectuoso, o intersexo, pero en cambio tiene una alta frecuencia de criptórquidos en los machos. Warwick (1961) presenta un informe sobre dos rebaños en que había una incidencia de 6.8 y 6.9 por ciento de machos criptórquidos. En ambos rebaños se hizo una rígida selección en contra del defecto, eliminando no sólo los machos que presentaban el defecto, sino el padre, la madre, la descendencia (si la había), y otros parientes cercanos de todo macho criptórquido. La incidencia se redujo a 0.47, y 0.8 por ciento. En cambio, utilizando exclusivamente machos criptórquidos para la reproducción, la incidencia se elevó a 50.9 por ciento.

6. Ovejas Ancón y ovejas con cuatro tetas. Las ovejas Ancón deben sus características de patas sumamente cortas a una mutación que fue observada por primera vez en 1791 en Masachussetts, EE. UU., y descritas por Darwin en su obra sobre variación en animales y plantas. Se intentó fundar una raza con estas características, al suponerse que el defecto constituía una ventaja económica, ya que las ovejas Anconas requieren cercos mucho más bajos que las comunes. El desarrollo de la variedad tropezó con muchas dificultades. La misma mutación ha sido encontrada en Noruega. Es un recesivo simple y se ha probado que el cruzamiento de ovejas Anconas entre sí produce solamente descendencia del mismo tipo. Las ovejas originales de Masachussetts desaparecieron, pero fueron importadas de Noruega por la estación experimental de Connecticut y se han hecho estudios sobre el crecimiento de estas ovejas (Landauer 1950).

Las ovejas con cuatro o seis tetas, han sido descubiertas en diferentes rebaños de tiempo en tiempo. Un rebaño seleccionado especialmente para este carácter, fue establecido por el inventor Alejandro Graham

Bell en EE. UU. en 1889, y las investigaciones fueron continuadas después por la estación experimental de New Hampshire. El valor teórico de estas ovejas radicaba en la suposición de que serían más hábiles para criar dos o tres corderos. Sin embargo, Phillips et al., (1945) concluyeron que no había ninguna asociación entre tetas y partos múltiples o con la producción de leche de la oveja, por la cual la utilidad del fenómeno ha sido considerada como sumamente dudosa.

Pruebas de comportamiento y progenie en la selección de ovinos

Los altos índices de herencia para aumentos de peso después del destete, sugieren métodos de selección basados en el comportamiento individual o por progenies. Ha habido pocos experimentos para probar las ventajas de estas pruebas, pero en general no indican un progreso muy superior sobre la simple selección masal. Ensminger y colaboradores (1943) efectuaron una prueba en razas "Down" de carne, midiendo los pesos al destete de progenies de diferentes moruecos Shropshire y Southdown. La influencia del padre era evidente en las diferencias de peso al destete. Así, el peor morueco Shropshire produjo pesos al destete (140 días) con una media de 26 kgs. mientras que el mejor dio un peso correspondiente de 32 kgs. Sin embargo esos autores encontraron muy pocos moruecos capaces de mejorar los pesos de destete de las ovejas madres, si éstas habían sido seleccionadas antes de ingresar al rebaño de cría. El pequeño productor que selecciona sus ovejas por peso, se ve ante el serio problema de que casi cualquier morueco comprado fuera de su rebaño va a producirle menores pesos, salvo que provenga de un rebaño muy grande en que se prueben simultáneamente muchos moruecos para seleccionar los mejores. En ausencia de este extenso programa de prueba de moruecos lo mejor que puede hacer es comprar moruecos seleccionados por su propio peso al destete.

Shelton ha publicado resultados de pruebas de comportamiento en progenies de moruecos

de diferentes razas mantenidos en prueba por 300 días en una estación central de prueba en Texas (Shelton, et al., 1954, Shelton, 1959). En el comportamiento se tomaba en cuenta no sólo las cualidades carniceras sino las laneras también. Los resultados son interesantes porque evalúan diferentes razas en un mismo ambiente. La habilidad para aumentar de peso presentaba diferencias considerables entre los moruecos y el índice de herencia fue de 0.58. Los mayores aumentos diarios se obtuvieron en Rambouillet, Corriedale Columbia y Suffolk, con más de 200 gramos diarios. Sin embargo, los moruecos probados por comportamiento no han adquirido mucha popularidad en la cría de ovinos.

Las pruebas de progenie, en general son ventajosas cuando los caracteres que se quieren mejorar tienen un índice de herencia reducido. Este no es el caso del peso corporal ni de la lana de ovino. Por estas razones se considera que la desventaja de las pruebas de progenie son debidas a prolongación del intervalo entre generaciones. Dickerson y Hazel (1944), en su trabajo clásico sobre la materia probaron que las pruebas de progenie en ovinos podían ser 11 por ciento más efectivas que la selección masal, para determinaciones de pesos al destete de hijos de diferentes padres. En cambio para pesos al año, la ventaja sobre selección masal era sólo de 3 por ciento.

El problema de seleccionar ovinos es complejo por la independencia de caracteres de importancia económica que pueden tomarse en cuenta. Por lo tanto, muchos investigadores han sugerido la formulación de índices de selección para diferentes regiones tomando en

cuenta la forma en que se heredan los caracteres, sus correlaciones y los precios de los productos obtenidos. Un índice elaborado por Shelton (1959) para Rambouillets en Texas, fue el siguiente: 40 + 58.1 (aumento diario) — 1.9 (conformación corporal) — 5.2 (cantidad de lana en la cara) — 0.089 (arrugas en la piel) — 8.8 (largo de la mecha) — 0.61 (rendimiento en lana limpia).

En este índice los dos puntos más importantes eran el peso al destete, en que cada libra obtenida tenía un valor de 0.213 de dólar y cada libra de lana limpia un valor de 1.23 dólares. El largo de la mecha agregaba ventaja económica, pero las arrugas o la lana en la cara eran desventajosas. En Australia, Morley (1955) propuso un índice como sigue: 100 + 1.54 (peso de la lana limpia) — 1.26 (largo de la mecha + 0.01 (peso corporal) — 0.75 (arrugas en la piel) + 0.13 (ondulación de la lana). Las arrugas y ondulaciones eran calificadas subjetivamente.

Las ventajas teóricas de estos índices son obvias, pero el criador práctico difícilmente los puede usar, pues muchas de sus decisiones las tiene que hacer en el galpón de esquila, o al pesar los individuos al destete o al año de edad y no puede esperar para estas decisiones hasta hacer una serie de cálculos, que si bien están ya resueltos por quienes han formulado el índice en su aspecto matemático, requieren tiempo y una máquina calculadora. Hace falta además, que las estaciones experimentales prueben en su propia práctica hasta qué grado es ventajoso en el aspecto económico usar tales índices.

Referencias

- ADDINGTON, L. H. y CUNNINGHAM, O. C. 1935. Milk goat breeding. New Mexico Agric. Exp. Sta. Bull. N° 289.
- ALLISTON, D. W. y ULLBERG, L. C. 1961. Early pregnancy loss in sheep at ambient temperatures of 70° and 90° F. as determined by embryo transfer. J. Anim. Sci. 20:608.
- ALTERNKI, C. W. y BRANDSCH, H. 1959. Kreuzungsversuche, mit gehornen Ziegen zur Klärung der Frage der Intersexualität und der Unfruchtbarkeit bei Zeigenböcken. (Crossing experiments with horned goats as a contribution to the problem of intersexuality and infertility in male goats). Arch. Geflügelz. Kleintierk. 8:363.

- ASDELL, S. A. 1929. Variation in the duration of gestation in the goat. *J. Agric. Sci.* 19:382.
- _____. 1944. The genetic sex of intersexual goats and a probable linkage with the gene for hornlessness. *Science* 99:124.
- _____. 1946. Patterns of mammalian reproduction. Ithaca, New York, Comstock.
- BLACKWELL, R. L. y HENDERSON, C. R. 1955. Variation in fleece weight, weaning weight, and birth weight of sheep under farm conditions. *J. Anim. Sci.* 14:831.
- BRADFORD, G. E., WEIR, W. C. y TORELL, D. T. 1960. Growth rate, carcass grades and net returns of Suffolk and Southdown sired lambs under range conditions. *J. Anim. Sci.* 19:493.
- BRIGGS, H. M., DARLOW, A. E., HAWKINS, L. E., WILLHAM, O. S. y HAUSER, E. R. 1942. The influence of nutrition on the reproduction of ewes. *Oklahoma Agric. Exp. Sta. Bull.* N° B-255.
- CARDOZO, A. 1961. Influencia sobre la fertilidad y prolificidad de ovejas en el altiplano de Bolivia. *La Paz, Servicio Agric. Interam. Bol. Exp.* N° 17.
- CHAPMAN, A. B. y LUSH, J. L. 1932. Twinning, sex ratios, and genetic variability in birth weight in sheep. *J. Hered.* 23:473.
- DALTON, D. C. 1962. Characters of economic importance in Welsh mountain sheep. *Anim. Prod.* 4:269.
- DE BACA, R. C., WARNICK, A. C., HITCHCOCK, G. H. y BOGART, R. 1954. Factors associated with the onset of estrus in ewes. *Oregon Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.* N° 29.
- DICKERSON, G. E. y HAZEL, L. N. 1944. Effectiveness of selection on progeny performance as a supplement to earlier culling in livestock. *J. Agric. Res.* 69:459.
- DONALD, H. P. 1962. Effect on production records of sex of lamb, twinning, and dams age in a grassland flock. *Anim. Prod.* 4:369.
- DUN, R. B. y MORRANT, A. J. 1962. Identification of Merino rams homozygous for the poll gene. *Austr. J. Agric. Res.* 13:69.
- DURAN DEL CAMPO, A. 1961. Inseminación artificial en ovinos. Eficiencia de los carneros "retajos" en la localización de ovejas en celo. *Agron. y Vet. (Buenos Aires)* 11:3.
- DUTT, R. H. y BUSH, L. F. 1955. The effect of low environmental temperature on initiation of the breeding season and fertility in sheep. *J. Anim. Sci.* 14:885.
- _____. y SIMPSON, E. C. 1957. Environmental temperature and fertility of Southdown rams early in the breeding season. *J. Anim. Sci.* 16:136.
- EATON, O. N. 1945. The relation between polled and hermaphroditic characters in dairy goats. *Genetics* 30:51.
- ENSMINGER, M. E., PHILLIPS, R. W., SCHOTT, R. G. y PARSONS, C. H. 1943. Measuring performance of progeny of rams in a small flock. *J. Anim. Sci.* 2:155.
- EYAL, E. 1958. The introduction of rams as a factor influencing sexual activity of ewes. *Ktavim. Rec. Agric. Res. Sta. (Rehovot). Engl. Ed.* 8:359.
- GERRING, J. C. 1954. Flushing of ewes in fat lamb production. *N. Z. J. Agric.* 88:25.
- GIVENS, Jr., C. S., CARTER, R. C. y GAINES, J. A. 1960. Selection indexes for weaning traits in spring lambs. *J. Anim. Sci.* 19:134.
- GOOT, H. 1951. Statistical analysis of some measurements of fertility in sheep. *J. Agric. Sci.* 41:1.
- GRANDSTAFF, J. O. y WOLF, H. W. 1946. Relation of kemp and other medullated fibers to age in the fleeces of Navajo and crossbred lambs. *J. Anim. Sci.* 6:133.
- GREGORY, P. W. 1950. A piebald mutation in sheep. *J. Heredity* 41:39.
- HAFEZ, E. S. E. 1952. Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. I. The breeding season in different environments. II. The breeding season in one locality. *J. Agric. Sci.* 42:89.
- HARRINGTON, R. B., BROTHERS, D. G. y WHITEMAN, J. V. 1962. Heritability of gain of lambs measured at different times and by different methods. *J. Anim. Sci.* 21:78.
- HAUGHEY, K. G. 1959. Preliminary report on a tuppin survey. *Ashburton County 1957-58. Sheepfmg. Annu.* 1959:17.
- HAZEL, L. N. y TERRIL, C. E. 1945. Heritability of weaning weight and staple length in range Rambouillet lambs. *J. Anim. Sci.* 4:347.
- _____. y TERRIL, C. E. 1946a. Heritability of type and condition in range Rambouillet lambs as evaluated by scoring. *J. Anim. Sci.* 5:55.
- _____. y TERRIL, C. E. 1946b. Heritability of weaning traits in range Columbia, Corriedale and Targhee lambs. *J. Anim. Sci.* 5:372.
- HENNING, W. L. 1937. A double sheep pregnancy with a single corpus luteum. *J. Hered.* 28:61.
- HULET, C. V., ERCANBRACK, S. K., BLACKWELL, R. L., PRICE, D. A. y WILSON, L. O. 1962a. Mating behavior of the ram in the multi-sire pen. *J. Anim. Sci.* 21:865.
- _____. BLACKWELL, R. L., ERCANBRACK, S. K., PRICE, D. A. y WILSON, L. O. 1962b. Mating behavior of the ewe. *J. Anim. Sci.* 21:870c.
- JOHANSSON, I. y HANSSON, A. 1943. The sex ratio and multiple births in sheep. *Lantsbr. Hogsk. Ann.* 11:145.
- JONES, J. M., WARWICK, B. L., PHILLIPS, R. W., SPENCER, D. A., GODBEY, C. B., PATTERSON, R. E. y DAMERON, W. H. 1946. Inheritance of skin fold of sheep. *J. Anim. Sci.* 5:154.

- JOUBERT, D. M. 1962. Sex behavior of purebred and crossbred Merino and Blackhead Persian ewes. *J. Reprod. Fertil.* 3:41.
- JOUSTRA, P. P. 1961. Correlaciones entre peso de cuerpo y otras características fenotípicas en ovinos Merino Precoz Francés. Santiago, Univ. de Chile. *Fac. Agron. Bol. Tec.* N° 14.
- KARAM, H. A. 1957. Multiple birth and sex ratio in Rahmani sheep. *J. Anim. Sci.* 16:990.
- _____. 1959. Some factors affecting lamb mortality in Rahmani sheep. *Emp. J. Exp. Agric.* 27:133.
- _____ y RAGAB, M. T. 1958. Multiple birth in the Texel sheep. *J. Anim. Sci.* 17:235.
- KEAN, G. R. y HENNING, W. L. 1949. Birth weights and average daily gain in hothouse lamb production. *J. Anim. Sci.* 8:362.
- KINCAID, C. M. 1961. Influence of the sire on the birth weight of lambs. *J. Anim. Sci.* 2:152.
- LANDAUER, W. 1950. The Massachusetts Ancon sheep. *J. Heredity.* 41:144.
- LINDSAY, D. R. y ROBINSON, T. J. 1961a. Studies on the efficiency of mating in the sheep. I. The effect of paddock size and number of rams. *J. Agric. Sci.* 57:137.
- _____ y ROBINSON, T. J. 1961b. Studies on the efficiency of mating in the sheep. II. The effect of freedom of rams, paddock size, and age of ewes. *J. Agric. Sci.* 57:141.
- MARSHALL, F. R. y POTTS, C. G. 1921. Flushing and other means of increasing lamb yields. *U. S. Dep. Agric. Bull.* N° 996:1.
- MILLER, K. P. y DAILEY, D. L. 1951. A study of crossbreeding sheep. *J. Anim. Sci.* 10:462.
- MCDONALD, M. F. 1958. A progress report on ovulation studies in Romney ewes. *Sheepfmg. Annu.* 1958:193.
- MCKENZIE, F. F. y TERRIL, C. E. 1937. Estrus, ovulation, and related phenomena in the ewe. *Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* N° 264.
- McMAHON, P. R. 1943. The inheritance of multifactor characters in sheep. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 1943:70.
- MORLEY, F. H. W. 1955. Selection for economic characters in Australian Merino sheep. V. Further estimates of phenotypic and genetic parameters. *Aust. J. Agric. Res.* 6:77.
- NEALE, P. E., SIDWELL, G. M. y McFADDEN, W. D. 1956. Clean fleece yield in two minutes. *Proc. W. Sect. Amer. Soc. Anim. Prod.* 7:488.
- NEL, J. A., MOSTERT, L. y STEYN, M. C. 1960. Karakul breeding and research in South West Africa with special reference to the Neudam Karakul stud. *Anim. Breed. Abstr.* 28:89.
- NELSON, R. H. y VENKATACHALAM, G. 1949. Estimates of the heritability of birth weight and weaning weight of lambs. *J. Anim. Sci.* 8:607.
- PACHECO JORDAO, L., y CALDAS FILHO, C. F. 1952. Aspectos da eficiencia reproductiva dos caprinos em Sao Paulo. *Bol. de Ind. Anim.* 13:79.
- PAPADOPOULOS, J. C. y ROBINSON, T. J. 1957. Fat lamb studies in Victoria. II. The interaction between pre- and post-natal planes of nutrition on the production of wool and lambs by crossbred sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 8:471.
- PHILLIPS, R. W., SCHOTT, R. G. y SPENCER, D. A. 1945. The genetics, physiology and economic importance of the multinipple trait in sheep. *U. S. Dep. Agric. Tech. Bull.* N° 909.
- _____, SCHOTT, R. G. y SIMMONS, V. L. 1946. Seasonal variations in the occurrence of conceptions in Karakul sheep. *J. Anim. Sci.* 6:123.
- QUINLAN, J. y MARE, G. S. 1931. The physiological changes in the ovary of the Merino sheep in South Africa and their practical application in breeding. *Union S. Afr. Dept. Agric. Dir. Vet. Serv. Indus. Anim. Rept.* 17 (part 2):663.
- RAE, A. L. 1956. The genetics of sheep. *Advanc. Genet.* 8:189.
- _____ y CHANG, T. S. 1955. Some aspects of the inheritance of fertility in sheep. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 15:103.
- RAGAB, M. T. y ASKER, A. A. 1954. Twinning in Ossimi sheep. *Emp. J. Exp. Agric.* 22:224.
- _____, ASKER, A. A. y KADL, M. R. 1953. Genetic factors affecting weights of Ossimi lambs. *Emp. J. Exp. Agric.* 21:304.
- REEVE, E. C. R. y ROBERTSON, F. W. 1953. Factors affecting multiple births in sheep. *Anim. Breed. Abs.* 21:211.
- RENDEL, J. 1956. Heritability of multiple birth in sheep. *J. Anim. Sci.* 15:193.
- RIERA, G. S. 1962. Fertilidad y prolificidad en ovejas del altiplano. (Patacamaya). Tesis sin publ. Cochabamba, Bolivia. Facultad de Ciencias Agronómicas.
- ROBINSON, T. J. 1959. The estrous cycle of the ewe and doe. En: Cole, H. H. y Cupps, P. T., eds. *Reproduction in farm animals.* New York, Academic Press. v. 1, cap. 9.
- RYLE, M. 1961. Early reproductive failure of ewes in a hot environment. I. Ovulation rate and embryonic mortality. *J. Agric. Sci.* 57:1.
- SAFFORD, J. W. y HOVERSLAND, A. S. 1960. A study of lamb mortality in a Western range flock. I. Autopsy findings of 1.051 lambs. *J. Anim. Sci.* 19:265.
- SHELTON, M. 1959. Selection of fine-wool rams based on record of performance data. *J. Anim. Sci.* 18:925.
- _____. 1960a. Influence of the presence of a male goat on the initiation of estrous cycling and ovulation of Angora does. *J. Anim. Sci.* 19:368.

- _____. 1960b. The relation of face covering to fleece weight, body weight and kid production of Angora does. *J. Anim. Sci.* 19:302.
- _____. 1961. Kidding behavior of Angora goats. *Texas Agric. Exp. Sta. Progr. Rep. N° 2189*.
- _____ y CAMPBELL, F. 1962. Influence of environmental adjustments on heritability of weaning weights of range Rambouillet lambs. *J. Anim. Sci.* 21:91.
- _____, MILLER, J. C., MAGEE, W. T. y HARDY, W. T. 1954. A summary of four years work in ram progeny and performance testing. *J. Anim. Sci.* 13:215.
- SIDWELL, G. M. 1956. Some aspects of twin versus single lambs of Navajo and Navajo crossbred ewes. *J. Anim. Sci.* 15:202.
- _____, EVERSON, D. O. y TERRIL, C. E. 1962. Fertility, prolificacy and lamb livability of some purebreds and their crosses. *J. Anim. Sci.* 21:875.
- SPENCER, D. A., SCHOTT, R. G., PHILLIPS, R. W. y AUNE, B. 1942. Performance of ewes bred first as yearlings. *J. Anim. Sci.* 1:27.
- STARKE, J. S., SMITH, J. B. y JOUBERT, D. M. 1958. The birth weight of lambs. *S. Afr. Dep. Agric. Sci. Bull. N° 382*.
- STORMONT, C., WEIR, W. C. y LANE, L. L. 1953. Erythrocyte mosaicism in a pair of sheep twins. *Science* 118:615.
- TANEJA, G. C. 1958. Heritabilities of body length, depth, width, fore cannon length, fold score and mutton score in Australian Merino sheep. *J. Genet.* 56:103.
- _____. 1961. The relative importance of heredity and environment in mutton score and fleece characteristics in Australian Merino sheep. *J. Genet.* 57:222.
- TERRIL, C. E. y STOER, J. A. 1942. The importance of body weight in selection of range ewes. *J. Anim. Sci.* 1:221.
- _____ y HAZEL, L. N. 1943. Heritability of yearling fleece and body traits in range Rambouillet ewes. *J. Anim. Sci.* 2:358.
- _____ y HAZEL, L. N. 1946. Heritability of face covering and neck folds in range Rambouillet lambs as evaluated by scoring. *J. Anim. Sci.* 5:170.
- TURNER, H. N. 1956. Measurement as an aid to selection in breeding sheep for wool production. *Anim. Breed. Abs.* 24:87.
- _____. 1961. Relationship among clean wool weight and its components. II. The effect of maternal handicap and its influence on selection. *Aust. J. Agric. Res.* 12:974.
- _____ DOLLING, C. H. S. y SHEAFFE, P. H. G. 1958. Vital statistics for an experimental flock of Merino sheep. I. Death rates in adult sheep. *Aust. J. Agric. Res.* 10:580.
- _____, HAYMAN, R. H., TRIFFITT, L. K. y PRUNSTER, R. W. 1962. Response to selection for multiple births in the Australian Merino: a progress report. *Anim. Prod.* 4:165.
- VEETER, R. L., NORTON, H. W. y GARRIGUS, U. S. 1960. A study of preweaning death losses in lambs. *J. Anim. Sci.* 19:616.
- VENKATACHALAM, G., NELSON, R. H., THORP Jr., F. LUECKE, R. W. y GRAY, M. L. 1949. Causes and certain factors affecting lamb mortality. *J. Anim. Sci.* 8:392.
- VESELY, J. A. y SLEN, S. B. 1961. Heritabilities of weaning weight, yearling weight and clean fleece weight in range Romnelet sheep. *Canad. J. Anim. Sci.* 41:109.
- WALLACE, L. R. 1954. Studies in the augmentation of fertility of Romney ewes with pregnant mare serum. *J. Agric. Sci.* 45:60.
- WARWICK, B. L. 1961. Selection against cryptorchidisms in Angora goats. *J. Anim. Sci.* 20:10.
- _____, BERRY, R. O. y DAVIS, S. P. 1957. Inheritance of recessive black in sheep. *J. Hered.* 48:254.
- WATSON, R. H. y GAMBLE, L. C. 1961. Puberty in the Merino ewe with special reference to the influence of season of birth upon its occurrence. *Aust. J. Agric. Res.* 12:124.
- WHITEMAN, J. V. y BROWN, K. I. 1959. The effect of delayed shearing of ewes and daytime cooling of rams on late spring breeding performance. *J. Anim. Sci.* 18:392.
- WIGGINS, E. L., TERRIL, C. E. y EMIK, L. O. 1954. The effect of year, breed, age, and number of ewes bred on fertility in range rams. *J. Anim. Sci.* 13:455.
- WILLIAMS, S. M. 1954. Fertility in Clun Forest sheep. *J. Agric. Sci.* 45:202.
- _____, GARRIGUS, U. S., NORTON, H. W. y NALBANDOV, A. V. 1956. Variations in the length of estrus cycles and the breeding season in ewes. *J. Anim. Sci.* 15:984.
- WILSON, R. L., GODLEY, W. C. y HURST, V. 1961. Effect of light, temperature and hormones on the reproductive performance of ewes. *J. Anim. Sci.* 20:693.
- WINTERS, L. M., DAILEY, D. L., KAISER, O. M., JORDAN, P. S., HOGSON, R. E. y GREEN, W. W. 1946. Factors affecting productivity in breeding sheep. *Minnesota Agric. Exp. Sta. Tech. Bull. N° 174*.
- YAO, T. S., SIMMONS, V. L. y SCHOTT, R. G. 1953. Heritability of fur characters and birth weight in Karabul lambs. *J. Anim. Sci.* 12:431.
- YEATES, N. T. M. 1949. The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial means using light. *J. Agric. Sci.* 39:1.
- YOUNG, S. S., TURNER, H. N. y DOLLING, C. H. S. 1960. Comparison of estimates of repeatability and heritability for some production traits in Merino rams and ewes. II. Heritability. *Aust. J. Agric. Res.* 11:604.
- ZUCKERMAN, S. 1958. The sheep industry in Britain, 1958. A report of the natural resources committee. London. Her Majesty Stationery Office.

Índice de Materias

A

Acido deoxiribonucleico ADN, 38, 169.
Adelanto genético, 216, 217; en ganado de carne, 306; en ganado lechero, 359-363.
Albuginea, túnica, 29, 46.
Alelos, 165; múltiples, 166; pseudo, 169.
Andrógenos, 20; en el feto gemelo de hembra, 32.
Aves: ovulación, 58; periodos reproductivos, 81; producción estacional de huevos, 81.

B

Bovinos: fertilidad estacional, 80; fertilidad y luz solar, 81; fertilidad y nutrición, 88, 91, 92; número de servicios por preñez, 91; peso al nacer y obesidad, 91; temperatura y actividad ovárica, 97; vigor híbrido en, 250.
Bovinos de carne: abortos, 281; aumento de peso post destete, 292; ciclo estrual, 274; confirmación y rendimiento, 303; eficiencia reproductiva, 273-285; enanismo, 304; en el trópico, 307; explotación extensiva, 269; explotación intensiva, 270; fertilidad, influencia del toro, 277; fertilidad neta, 282; fertilidad, normas, 288; gestación, 278; índices de herencia para aumentos de peso, 294; influencia del sexo, 301; número de vacas por toro, 276; peso al nacer, 289; prácticas para aumentar fertilidad, 287; recomendaciones para selección por comportamiento, 298-300; sistemas de doble propósito, 268; tipo y producción, 302; tolerancia al calor, 304.
Bovinos de leche: características de ordeño, 344; celo después del servicio, 328; correlación entre tamaño y producción, 347; correlación entre tipo y producción, 348; edad de cubrición, 320; fertilidad, normas, 339; fertilidad y producción, en el toro, 316, 333, 337; gestación, 321; intervalo entre parto y primer celo, 323-327; normas de eficiencia reproductiva, 339; número de servicios por preñez, 327; partos múltiples, 329; período de servicio, 325; pruebas de toros, 351-356; selección y herencia, 339-351; tipo y producción, 346; valor de la inseminación artificial, 360-363; vida productiva, 330-333.
Brucelosis, 124.

C

Caprinos: ciclo estrual, 399; criptorquidismo y hermafroditismo, 427; índices de herencia para pelo en la cara, 426; largo gestación, 402.
Caballares: fertilidad estacional, 80; gestación prolongada estacional, 76.
Cerviz, (ver útero, cuello).
Conductos: aferentes, 4, 29; deferentes 4, 29, 41, 45; de Wolff y Müller, 45; de Müller, 48.
Consanguinidad: beneficios de la, 236; coeficiente de, 200-201; en razas puras, 259; medida de, 199; y depresión fenotípica, 234; y eficiencia reproductiva en el cerdo, 382; y herencia, 198; y pérdida de productividad, 235;
Corona radiata, 56, 58.
Cotiledones, 48.
Cowper, glándulas, 4, 41.
Cromosomas, 152; duplicación, 156; mapas, 155; y asociación independiente, 155; y la evolución, 156, 157.
Cromosomas del sexo, 106, 160; observaciones e infertilidad, 111.
Cuerpo amarillo, 61; retenido, 62.
Cuerpos polares, 58.
Cumulus oophorus, 56.

D

Dartos, túnica, 28, 29.
Desviación Estandar, 179.

E

Embriología: blastocisto, 68; mórula, 67; segmentación, 67.
Embrión: en ganado lechero, 34; mortalidad, 117; período del, 64; pérdidas por temperatura excesiva, 96;
Enanismo: en bovinos de carne, 304;
Encaste, 238-245; registro de animales encastados, 242; uso de toros encastados, 244.
Endocría, (ver consanguinidad).
Endocrinas, glándulas: cuerpo luteo, 12; funcionamiento estacional, 32; Graaf foliculode, 11; pituitaria, 7; tiroides, 6, 21.

Endocrinología, (ver también endocrinas): de la lactancia, 8; de la preñez, 73.
 Endometrio, 48; cúspides del, 48.
 Epidídimo, 40.
 Epistasis, 144-149.
 Epitelio, germinal, 4, 5, 30, 32, 46. Uterino (ver endometrio).
 Espermateliosis, 32.
 Espermatidas, 34, 36.
 Espermatocitos, 34, 36.
 Espermatogénesis, 32; efecto de altitud sobre, 98; efecto de la temperatura sobre, 93; fases de la, 34; figura esquemática, 33.
 Espermatogonios, 32, 35.
 Espermatozoides 3; acrosoma, 37,38; figura, 39; manchette, 37; morfología del, 37; penetración al óvulo, 65; transporte intrauterino, 65.
 Esterilidad (ver fertilidad).
 Estro (celo) 50, 60; (ver también estrual, ciclo); después del parto en la cerda, 371; después del servicio, 328; duración en bovinos, 274; duración en la cerda, 371; duración en la oveja, 399; oculto, 60.
 Estrógenos (ver hormonas esteroides).
 Estrual: anestro, 51; ciclo, 50; ciclo, cuadro de secuencias, 52; cuadro por especies, 54-55; diestro, 50; en bovinos de carne, 274; en ganado lechero, 317; en ovinos, 398; en porcinos, 369; estacional, 80; metestro, 50-51; poliestrual y monoestrual, 51; proestro, 50-51.
 Exocría (ver vigor híbrido, hibridación).
 Eyaculación, 42, 43; electro, 43.

F

Falopio, trompas de, 46.
 Fertilidad: en bovinos de carne, 275-287; en ganado lechero, 316; en ganado porcino, 383; en ovinos, 401-412; en el trópico, 85; estacional, 80; y defectos anatómicos, 109; y deficiencia de fósforo, 93; y edad de los gametos, 115; y edad de los padres, 120; y luz solar, 81, 83; y malformación de gametos, 111; y malformación sexual, 110; y nutrición, 86-93; y obesidad, 88; y producción lechera, 337; y temperatura, 93-97; y trastornos hormonales, 118; y tratamientos terapéuticos, 122; y enfermedades infecciosas, 124.
 Fertilización: del óvulo, 64-65; y eficiencia reproductiva, 114.
 Feto: nutrición del, 71; período del, 64.
 Foliculas de Graaf, 53; primarias, secundarias, terciarias, 53, 56.

G

Gametos, (ver también espermatozoides, óvulos); sobrevivencia y fertilidad, 114.
 Gemelos: en bovinos, 32, 111; en ovinos, 401; idénticos y fraternales, 121.
 Genes, 165; conglomerado de (genepool), 210, 212; efectos de posición, 169; frecuencia de, 181-183; modo de actuar, 171; y pureza de razas, 184-186; y selección 206-207.

Genética: de poblaciones, 173; Mendeliana, 140, 151; y selección, 208; (ver índices de herencia y otras medidas genéticas bajo cada especie).
 Genotipo: valor estimado de productividad, 197; valor estimado del (VEG), 195; y ambiente, 224; y ambiente en ganado lechero, 356.
 Gestación, 68-76; en bovinos de carne, 278; en bovinos lecheros, 321; en cerdos, 375; en ovinos, 401; largo variable (caballares), 76; prolongada, 75-86.
 Graaf, foliculo de, 18.
 Grupos sanguíneos, 166-167; en animales, 168.

H

Habilidad combinatoria, 223.
 Hamster, 36, 92.
 Hardy-Weinburg: ley de, 183.
 Heredabilidad: (ver índices de herencia).
 Herencia: aditiva, 175; de fertilidad en ganado lechero, 338; de grupos sanguíneos, 166; del factor Rh, 166; índices de (ver también índices de herencia), 189; influenciada y limitada por el sexo, 162-163; leyes de la, 140-144; ligada al sexo, 160-162 poligénica, 174.
 Hipotálamo, 25.
 Homeostasis genética, 228.
 Hormonas: (ver también endocrinas); acetilcolina, 24; cuadro de hormonas, 9; epinefrina (adrenalina), 24; Esteroides, 14-18; estrógenos, 49, 61, 73; foliculina, 12; foliculo estimuladora, 11-13; gonadotróficas, 8, 73, 82; luteina, 12; luteinizante, 11-13; oxitocina, 14, 48; progesterona, progestógenos, 49, 61, 73; prolactina, 8; relaxina, 49; tiroxina, 7; vasopresina, 14; y fertilidad, 118.
 Hyaluromidasa, 65.

I

Implantación, 68; retardada en la marta, 86.
 Índices de constancia, 196; en ganado lechero, 338, 339.
 Índices de herencia, 189; cálculo 190-194; exactitud y variabilidad, 194; para arrugas en la piel y lana en la cara, 425-426; para aumento de peso en ganado de carne, 295; para aumento de peso en ovinos, 416; para caracteres de crecimiento en porcinos, 385; para características de la canal en cerdos, 389, para características de la canal en ganado de carne, 300; para características del vellón, 424; para componentes de leche, 344; para conformación en vivo en cerdos, 388; para fertilidad en bovino lechero, 338; para forma y función de la ubre, 345; para partos múltiples en ovinos, 418; para peso al destete en ovinos, 415; para peso al nacer en ovinos, 414; para peso de la esquila, 423; para producción de leche, 342; para prolificidad en porcinos, 384; para tipo en ganado lechero, 347-350.

Inferilidad: tipos de, 103-104; y anomalías anatómicas, 110; y malformación de gametos, 111.
 Inseminación artificial: desecho de toros en, 337; intraperitoneal, 46; y frecuencia de eyaculación, 336; y progreso en selección lechera, 360-363.

L

Lactancia: características del ordeño, 344; apoyo, 14, 24; en la cerda, 381; hormonas de la, 8; persistencia, 342.
 Leche: composición en diferentes razas, 343.
 Leptospirosis, 125.
 Leydig, células de, 29; fig. 10, 31.

M

Mastitis, 345.
 Matriz, (ver útero).
 Meiosis, 153.
 Mendel, leyes de, 140-144.
 Menstruación, 48.
 Mesonefro, 45.
 Métodos de cría, 233-264; de razas puras, 254-65; para utilizar vigor híbrido, 250-54; (ver también consanguinidad, vigor híbrido).
 Mutaciones, 157-158; letales, 158; y selección, 205.
 Myometrio, 48.

N

Nutrición: efecto sobre la reproducción, 87-93; (ver bajo cada especie).

O

Ovario, 45, 53.
 Ovinos: altitud y fertilidad, 96; ciclo estrual, pubertad, 397-399; duración del celo, 399; espermatogénesis y luz solar, 84; fertilidad estacional, 80, 403; fertilidad normas, 413; fertilidad y luz solar, 81; fertilidad y nutrición, 88, 405-407; gestación, 401; índices de herencia para caracteres de carne, 413, 421; índices de herencia para caracteres de lana, 421-429, manejo del rebaño, 402, 412; medidas de fertilidad, 407; mortalidad, 413; número de ovejas por morueco, 403; ovulación, 400, 404, 405; peso al destete, 414; peso al nacer, 413; selección 413-429; temperatura y fertilidad, 96; vigor híbrido, 419-421.
 Ovulos, 3, 56; esquema de maduración, 57; período del, 64.
 Ovulación, 58; efectos sobre fertilidad, 112; en la cerda, 373; en la oveja, 400; en ovejas sobrealimentadas, 48; múltiple en oveja, 404.

P

Parentesco: coeficiente de, 201.
 Partenogénesis, 66.
 Parto, 75; endocrinología del, 75; en la cerda, 377; involución puerperal, 76; múltiple en ganado lechero, 329; normal, 75.
 Pene, 42.
 Placenta: formación, 69; tipos, 70.
 Ploidia, 156.
 Porcinos: ciclo estrual, 369; duración del celo, 371; fertilidad estacional, 80; fertilidad, normas, 383; fertilidad y nutrición, 89-90; gestación, 375; índices de herencia, 384-389; lactancia, 381; mortalidad neo-natal, 378; ovulación, 373; parto, 377; programas de cría en EE.UU., 392; programas de cría en Europa, 389; selección, 383-389; semen, 374; vigor híbrido en, 248-382.
 Probabilidad, 177-179.
 Progesterona (ver hormonas esteroides) 18-20.
 Próstata, 41.
 Pruebas de progeñe, 219; en bovinos de carne, 298-300; en cerdos, 389; en ovinos, 428; en toros lecheros, 332-356.
 Pseudopreñez, 50, 51.
 Pubertad, 51; bovino, 32, 87; ovinos, 398; porcinos, 369; y actuación reproductiva en ovinos, 417; y nutrición, 87.

R

Rata: fertilidad y vit. E., 92; proporciones entre los sexos.
 Razas puras, 254-265; consanguíneos en cerdos, 390; formación histórica, 256; futuro, 263; nuevas, 264; registro, 258-262.
 Rh-factor, 166-167.
 RNA, 171.
 Reflejos condicionados, 23.

S

Selección: basada en parientes, 219; en bovinos de carne, 290-310; en ganado lechero, 339; en ganado porcino, 383-389; en ovinos, 413-429; índices de, 226; individual, 218; limitaciones a la, 212; para carne, 417; para lana, 421; por pruebas de comportamiento en carne, 298; presión de, 216; selección para fertilidad en ganado de carne, 286; y características de las poblaciones, 208; y consanguinidad, 236; y desvíos al azar, 207; y frecuencia de genes, 205; y mutaciones, 206; y tipo, 203.
 Semen, 4; del cerdo, 374.
 Seminales, vesículas, 4.
 Seminíferos, canales, 4, 29, 31; dibujo, fig. 10, 31; fases, 34.

Sertoli, células de, 30, 32, 37; fig. 10, 31.

Sexo, genético, 106; herencia ligada al, 160; imperfecto, 110.

Sexos, proporciones entre, 107.

Singamia, 67.

Synapsis, 23.

T

Temperatura ambiente: efectos sobre fertilidad, 93; en la hembra, 95; en el macho, 94.

Testículos, 3, 28; dibujo, fig. 9, 30; red testicular o rete, 29.

Testosterona (ver hormonas esteroides) (y andrógenos).

Theca folliculi, 56.

U

Utero, 48; cuello del, 49.

V

Vagina, 49.

Vaginalis, túnica, 29.

Variación: continua, 175-176.

Variación, 186; fenotípica y genotípica, 187.

Vesículas seminales, 41.

Vibriosis, 126.

Vigor híbrido, 221, 247; en bovinos de carne, 309-311; en el cerdo, 248, 382; en ovinos, 419-421; explotación continua del, 250; hibridación entre especies, 245; hibridación entre razas, 246.

Vigorización: (ver Ovinos, fertilidad y nutrición).

Vitellus, 58.

Z

Zona pellucida, 56-58.

Indice de Autores *

A

Abreu, J. De, 279 (315)
Acosta L., 53 (63)
Accame, F., 98 (100)
Addington, L. H., 239 (265); 402 (430)
Adler, H. C. 329 (363)
Aguilar, C., 300 (314)
Alexander, G. I. 291 (311)
Alim, K. A., 342 (363)
Allen, A. D., 387, 388 (394)
Allen, C. P., 169 (172)
Allen, E. F., 53 (62)
Allfrey, V. G., 171 (172)
Alliston, D. W., 404 (429)
Almquist, J. O., 91 (101); 263 (265); 321-322 (367); 334, 335 (365); 336 (363)
Alternki, C. W., 428 (430)
Amann, R. R., 336 (363)
Amble, V. N., 281 (311); 318, 342 (363)
Amoroso, E. C., 72 (77); 85, 86 (100)
Andersen, H., 99 (102); 354, 355 (367)
Anderson, A. C., 51, 53 (62)
Anderson, D. E., 306 (311); (311)
Anderson, J., 51, 53, 61 (62); 85 (100); 274, 275 (311)
Anderson, W. R., 112 (127); 330 (364)
Andresen, H., 99 (102)
Andrews, F. N., 8 (27); 29 (44)
Armstrong, D. T., 56 (63); 87, 88 (102)
Arocira, J. A. D. C., 318 (363)
Arthaud, V. A., 235 (266); (314)
Aschbacher, P. W., 320 (363)
Ascheim, S., 17 (26)
Asdel, S. A., 48, 53 (62); 86 (100); 111, 113, 120, 123 (127); 318, 322, 332 (363); 320, 338 (366); 377, 378 (394); 399, 400, 402, 427 (430)
Asker, A. A., 342 (366); 401, 414 (431)
Atkins, J., 98 (102)
Aune, B., 120 (128); 408 (432)
Auriol, P., 121 (127); 342, 347, 348, 350 (363)
Austin, C. R., 58 (62); 65, 66, 67 (77)
Avery, T. B., 84 (102)

B

Baier, W., 108 (127)
Daird, D. M., 8 (26)
Baker, A. L., 278, 283 (311); 298 (313)
Baker, F. N., 65 (77)
Baker, G. N., 385 (394)
Baker, L. N., 372, 376 (394)
Baker, M. L., 384, 386 (394); (395)
Balfour Lynn, 66
Bane, A., 370 (394)
Barr, M. L., 107 (127)
Barret, G. R., 59 (63); 112 (128)
Barrows, W. M., 234 (265)
Bartlett, J. W., 347, 348, 349, 350 (367)
Bascorn, K. F., 29 (43)
Bateman, J. V., 343 (364)
Bateson, W., 155 (163)
Batterman, W. E., 300 (315)
Bauguess, L. C., (395)
Bayley, N. D., 332 (366)
Beakley, W. R., 93-94 (100)
Bearden, H. J. 322 (363)
Beatty, R. A. 116 (127)
Becker, R. B., 333, 337 (363)
Bee, U. G., 279 (313)
Benoit, J., 83 (100)
Benzer, S., 169 (172)
Berge, S., 387, 388 (394)
Bernard, C. S., 227 (230); 386 (394)
Berry, R. O., 69 (78); 246 (266); 373 (396) 425 (432)
Bertram, E. G., 107 (127)
Bialy, G., 40 (43)
Bishop, D. W., 65 (77)
Bishop, M. W., 32, 37, 40 (43); 65 (77); 109 (127)
Eissonette, T. H., 81 (100)
Black, W. G., (128)
Black, W. H., (266); 279, 290, 291 (312)
Blackler, A. W., 171 (172)
Blackmore, D. W., 349 (363)
Blackwell, R. L., 295, 297, 306 (311); 414, 415, 422, 423 (430); (431)

* El número sin paréntesis indica las páginas en que se mencionan los autores en el texto; el número entre paréntesis señala las páginas en que se da la cita bibliográfica completa.

- Blaxter, K. L., 21 (26)
 Block, 53 (62)
 Blom, E., 109 (127)
 Blount, R. F., 21 (26)
 Blunn, C. T., 278, 279, 289, 291, (311); 384, 385, 386, 392 (394)
 Boccard, R., 205 (230)
 Boda, J. M., 61 (63)
 Bodisco, V., 317 (364); 325, 328, 330, 331 (363); 325, 354 (366)
 Boer, I. H., 342 (365)
 Bogart, R., 120 (127); 274, 276, 287 (313); 291, 302 (314); 291 (311); 399 (430)
 Bohren, B. B., 237 (267)
 Bohstedt, G., 301 (311)
 Bonsma, J. C., 91 (101); 279, 290, 291 (313); 376 (395)
 Botkin, M. O., 293 (311)
 Bovard, K. P., 160 (164); (313); 303, 304 (311)
 Boveri, T., (164)
 Boyd, L. J., 338 (364)
 Boylan, W. J., 384 (394)
 Bradbury, R. B., 16 (26)
 Braden, A. W. H., 65 (77)
 Bradford, G. E., 235 (265); 381, 382 (394); 421 (430)
 Brambell, F. W. R., 53 (62)
 Brandsh, H., 428 (429)
 Brandt, G. W., 279 (314)
 Bränning, E., 301 (311)
 Branton, C. (62); 92, 93 (100); 94 (101); 334, 338, 342 (364)
 Bratton, R. W., 32 (43); 56 (63); 87, 92, 93 (100); 87, 88 (102); 115 (128); 195 (202); 322 (363); 334, 335, 352, 353 (364); 336 (365)
 Braude, R., 378, 379 (394)
 Bray, R. W., 300 (315); 301 (311)
 Bretschneider, L. H., 39 (44)
 Bridges, C. B., 106, 108 (127)
 Briggs, H. M., 255 (265); 405 (430)
 Briles, W. E., 169 (172)
 Brinks, J. S., 390, 291, 293, 297 (311); 307 (314)
 Brown, C. J., 295 (311); 303 (311)
 Brothers, D. G., (430)
 Brown, K. I., 403 (432)
 Brown, P. P., 274, 276, 280 (311); 277 (312); (364)
 Bruford, J. W., (314)
 Brundage, A. L., 318 (364)
 Buch, N. C., 324 (364)
 Buda, J. M., 61 (62)
 Buiatty, P. G., 297 (311)
 Burger, J. F., 369, 370, 372, 373, 374, 375, 376 (394)
 Burgess, J. B., 235 (265)
 Burgham, H. H., (101)
 Burk, L. B., 302 (313)
 Burkhardt, J., 81 (100); 116 (127)
 Burris, M. J., 278, 279, 287, 289, 291 (311)
 Bush, L. F., 95, 96 (100); 404 (430)
 Busnel, R. G., 60 (63); 371 (396)
 Bustinea, G., 53 (63)
 Butler, O. D., 69 (78); 204 (230); 289, 301 (312); 303 (315)
- C**
- Cahill, V. R., 224 (230); 250, 258, (266); (314); 306 (314)
 Caldas, C. F., 402 (432)
 Calderón, A., 99, (102)
 Camargo, M. X. de, 76 (78)
 Campbell, F., 415 (430)
 Cantwell, G., 111 (128)
 Cardozo, A., 246 (265); 407 (430)
 Carlton, W. W., (100)
 Carman, G. M., 338 (364)
 Carmo, José Do., 322 (364)
 Carmon, J. L., 361 (365)
 Carneiro, G. G., 274, 277, 280 (311); 276, 307 (312); 331, 333 (364); 375, 376, 378, 379, 380, 381 (394)
 Carnevalli, A., 331 (363)
 Carpenter, F. W., 234 (265)
 Carpenter, J. A., 294 (312)
 Carpenter, J. W., 304 (312)
 Carrera, C., 328 (364)
 Carroll, F. D., 304 (312); 299, 301, 307 (314)
 Carroll, W. E. 247 (266); (395)
 Carlsion, W. W., 95, 96 (100)
 Carter, H. W., 358, 360, 361, 362 (364)
 Carter, R. C., 227 (230); 297, 307 (313); 415, 416 (430)
 Cartwright, T. C., 289, 294, 296, 299, 301, 305 (312); 297, 299 (315);
 Casady, R. B., 94 (100)
 Casida, L. E., 77 (77); 88, 89 (100); 94 (101); 89 (102); 104 (127); 104, 110, 117, 118, 119 (128); 280, 291 (312); 318, 323 (366); 319 (366); 274 (314); 324, 337 (364); 321, 322 (365); 321 (367); 372; 376 (394); 369 (395); 369, 370, 371-372, 372, 373, 375, 377 (396)
 Castle, W. E., 234 (265)
 Catchpole, H. R., 74 (77)
 Chang, T. S., 418 (431)
 Chambers, D., 236 (265); 275, 279, 280, 286, 287 (313); 299, 304 (312); 306 (312)
 Chapman, A. B., 224, 227 (230); 235, 249 (265); 235, 236 (266); 321, 322 (365); 376, 381, 382, 384, 386, 392 (394); 369 (395); 369, 370, 389 (396); 414 (430)
 Charipper, 99 (101)
 Chase, E. B., 84 (100)
 Cheng, C. S., 97 (100); 274 (312)
 Chichester, C. O., 301 (314)
 Christian, R. E., 228 (230)
 Christensen, N. O., 109 (127)
 Church, R. C., 305, 306 (313)
 Claesson, O., 344 (365)
 Clark, A. H., 234 (265)
 Clark, R. T., (266); 281 (315); 289, 290, 294, 295, 297, 300, 302 (313); 290, 291 (311); 295, 307 (314)
 Clarke, P. M., 378, 379 (394)
 Clausen, H., 385, 389, 390, 391 (394)
 Clegg, M. T., 26 (26); 75 (77)
 Clermont, Y., 32, 34, 36 (43)
 Cobble, J. W., 343 (364)

Cole, H. H., 42 (44); 46 (62); 73 (78); 82 (100); 372 (395)
 Coles, R., 108 (127)
 Collins, W. E., 337 (364)
 Comfort, J. E., (313); 290 (313)
 Comstock, R. E., 235, 236 (265); (267); 308, 377 (394)
 Conrad, R., 84 (102)
 Cook, A. C., 274 (315); 290, 294, 295, 300, 303 (312); (313)
 Copaira, M., 53 (63)
 Corley, E. L., 342 (365); (366)
 Corner, G. W., 376 (394)
 Cover, S., 289, 301 (312)
 Craft, W. A., 384 (394); 386 (394); 387, 388 (394)
 Craig, J. V., 385, 386 (394)
 Cragle, R. G., 65 (77)
 Crampton, E. W., 21 (26)
 Crick, F. H. C., 170 (172)
 Crittenden, L. B., 237 (267)
 Crown, R. M., (312); 301, 309 (312)
 Cruden, D., 201 (202)
 Cuba Caparo, A., 99 (100)
 Culbertson, C. C., 235 (265); 391 (395)
 Cummings, J. N., 112 (127)
 Cunha, T. J., (101)
 Cunningham, O. C., 239 (265); 402 (429)
 Cupps, P. T., 42 (44); 120 (127); (230)
 Curie, E. J., 338 (364)
 Curtis, R. J., 347, 348, 349, 350 (364)

D

Dahl, G. M., 304 (312)
 Dailey, D. E., 370 (395)
 Dailey, D. L., (267); 418, 420 (431); 420 (432)
 Dale, H. E., 97 (100); 274 (312)
 Dalcq, A. M., 68 (78)
 Dalton, D. C., 414, 415, 416, 423, 424 (430)
 Dameron, W. H., 426 (430)
 Damon, R. A., 301, 309, 310 (312); 305 (315)
 Darlow, A. E., 405 (430)
 Darrock, J. G., 89 (100)
 Dazier, L., (62); 115 (127)
 David, P. R., 162 (164)
 Davis, H. P., 323, 329, 331 (364)
 Davis, R. E., 274 (315)
 Davis, S. P., 425 (432)
 Dawson, F. L. M., 62 (62)
 Dawson, W. M., 120 (128); 279, 290, 291, 294, 295, 297, 300, 303 (312); (313); (315)
 Day, B. N., (313); 290 (313)
 Day, F. T., 80 (100)
 De Alba, J., 36, 48, 61 (62); 92 (100); 274, 305 (312); 300 (314); 318, 343 (363); 328 (364)
 De Baca, R. C., 399 (430)
 Denamur, R., 62 (62)
 Dickerson, G. E., 225, 230 (230); 235 (265); 236 (266); 358 (364); 384, 385, 386, 387, 392 (394); (395); 429 (430)

Dickinson, A. G., 321 (364)
 Dickinson, F. N., 247 (265); 321, 323, 331 (364)
 Dickinson, W. F., 259 (265)
 Dickmann, A., 300 (314)
 Dinkel, C. A., 293 (313)
 Dix Arnold, P. T., 333, 337 (363)
 Dodd, F. H., 345 (364)
 Dodd, J. J., (27)
 Dodds, E. C., 16 (27)
 Doisy, E. A., 17 (27)
 Dolling, C. H. S., 412, 416, 422, 423, 424, 426 (432)
 Donald, H. P., 331 (364); 410, 412 (430)
 Donker, J. D., 318 (364)
 Dorjman, R. I., 31 (43)
 Dowling, D. F., 305 (312)
 Dracy, A. E., 49 (62); 74 (78)
 Dreher, W. H., 337 (364)
 Drysdale, R. D., 171 (172)
 Dukelow, W. R., 336 (364)
 Dukes, H. H., (27)
 Du Mesnil du Buisson, F., 60 (62); 115 (127) 371 (396)
 Dumont, B. L., 205 (230)
 Dun, R. P., 427 (430)
 Dunbar, R. S., 204 (230); 338 (364); 348 (365); 349, 350, (365)
 Duniec, H., 388 (395)
 Dunn, H. O., 32 (43); 87 (100); 336 (364)
 Dunn, J. A., 378 (396)
 Durán del Campo, A., 401 (430)
 Durhman, R. M., 224 (230); 249 (265)
 Dutt, R. H., 95, 96 (100); 404 (430)
 Dvorancheck, H. E., 241 (266)
 Dziuk, J. J., 318 (364)

E

Easley, G. T., 85, 98 (100); 275, 279, 280, 286, 287 (313)
 Eaton, O. N., 111 (127); 427 (430)
 Eckles, C. H., 318 (364)
 Edmonson, J. H., 324 (365)
 Edwards, J., 357 (366)
 El-Isaawi, H. F., 386 (395)
 Ellington, E. F., 95, 96 (100)
 Elliot, F. I., 123 (127)
 El-Sheikh, A. S., 88, 89 (100); 94 (101)
 Emerson, J., 389 (396)
 Emik, L. O., 403 (432)
 Emmens, C. W., 20 (27); 51 (62)
 Enfield, F. C., 387, 388 (395)
 England, D. C., 392 (395)
 Ensminger, M. E., 225 (230); 414, 415, 416, 428 (430)
 Erb, R. E., 112, 117 (127); 322, 323, 329, 330 (364); 328 (366)
 Ercanbrack, S. K., (431)
 Everson, D. O., 419 (432)
 Eyal, E., 404 (430)

F

Fairbanks, B. W., (395)
 Falconer, D. S., 184 (202); 225 (230)
 Fallon, G. R., 324 (365)
 Farthing, B. R., 361 (367)
 Fernández, Baca, S., 99 (102)
 Fernández Cano, L., 99 (102)
 Fincher, M. G., 123 (127)
 Findlay, J. D., 93-94 (100)
 Fine, N. C., 236 (265); 237 (265)
 Fischberg, M., 171 (172)
 Fletcher, J. L., 318 (366)
 Flipse, R. J., 91 (101); 263 (265); 334, 335 (365)
 Flower, A. E., 81 (101); 305, 306 (313)
 Fohrman, M. H., 332 (366)
 Foote, R. H., 32 (43); 87 (100); (128); (172);
 195 (202); 336 (364); 369 (395)
 Foote, W. C., 94 (101); 369 (395)
 Foote, W. D., 279, 280, 291 (312)
 Foote, R. A., 115 (128)
 Fosgate, O. T., 117 (127)
 Foster, J. E., 240 (265)
 Fourt, D. L., 204 (230); 347, 348, 349, 350 (365)
 Fowler, S. H., 225 (230)
 Fraps, R. M., 59 (62); 86 (101)
 Frederick, E. C., 336 (364)
 Freeman, A. E., 204 (230); 334, 348, 349, 350 (365)
 Fries, S. C. R., de 321 (364); 322 (364)
 Furr, R. D., (314)

G

Gabriel, R. F., 347, 348, 349, 350 (367)
 Gaines, J. A., 227 (230); (313); 416 (430)
 Gamble, L. C., 85 (102); 398 (432)
 Ganong, W. F., 25, 26 (27); 26 (26); 61 (62)
 Gardner, W. O., 53 (62)
 Garm, O., 119 (127)
 Garrigus, U. S., 73 (78); 398, 399, 412 (432)
 Gerlaugh, P., 76 (78); 279 (314); (313)
 Gerring, J. C., 405 (430)
 Gerwig, C., 385, 389, 390, 391 (394)
 Gifford, W., 303 (311)
 Gildon, E. M., 112 (127); 330 (364)
 Gillete, L. S., 238, 240 (266)
 Gilman, H. L., 125 (128); 327 (366)
 Givens, C. S. Jr., 227 (230); 415, 416 (430)
 Gjelstad, B., 347 (366)
 Glen, A., (314)
 Glover, T., (43)
 Godbey, C. B., 426 (430)
 Godbey, E. G., (265); 311 (312)
 Godley, W. C., 84 (102); 251 (265); 311 (312);
 404 (432)
 Gómez, F. P., 276, 279, 281 (314)
 Good, D. L., 304 (312)
 Goot, H., 113 (127); 407, 408, 409 (430)
 Gordon, A. S., 99 (101)
 Gordon, M. J., 109 (127)
 Gossett, J. W. M., 80 (101); 369 (396); 377 (395)
 Gouveia, P. F., 76 (78)

Gowen, J. W., 136 (139)
 Grahman, E. F., 49 (62); 74 (78); 336 (364)
 Gramlich, H. J., 302 (312)
 Grandstaff, J. O., 425 (430)
 Gray, M. L., 410, 411 (432)
 Green, W. W., 204 (230); 304 (312); 370 (395);
 (396); (432)
 Greenwood, A. W., 84 (101)
 Gregory, K. E., 235 (266); 285 (315); (314)
 Gregory, P. W., 237 (265); 237 (266); 291, 299,
 304, 306 (312); (313); 425 (430)
 Grieve, D., (365)
 Griffith, W. L., 338 (364)
 Grimes, J. C., 230 (230); 386, 387 (394)
 Grouslade, F., 121 (127)
 Grumme, R. H., 89 (102); 110 (128); 224, 227
 (230); 230, 249 (265); 372, 376, 381, 382, 386
 (394); 367 (395); 369, 370, 371, 372, 373, 374,
 375, 377 (396)
 Guilbert, H. R., 291 (312); 306 (313)
 Gullickson, T. W., 92 (101)

H

Haeger, O., 108 (127)
 Hafez, E. S. E., 398, 404 (430)
 Hafs, H. D., 336 (365)
 Hahn, E. W., 361 (365)
 Haines, C. E., 91 (101); 274, 279 (313)
 Hall, J. G., (62); 338 (364)
 Hammond, J., 71, 73 (78); 86 (101); 225 (230);
 (265)
 Hancock, J. L., 38 (43); 374 (395)
 Hankins, O. G., 302 (313)
 Hansel, H., 24 (27); 49, 59, 61 (63)
 Hansel, W., 49, 56, 61 (63); 87, 88 (102); 322
 (363)
 Hanson, L. E., (394)
 Hansson, A., 321 (265); 326, 327 (365); 403 (431)
 Hardison, W. A., 92 (102)
 Hardy, W. T., 416, 423, 424, 429 (432)
 Haring, F., 255 (265); 374 (395)
 Harrington, R. B., 414, 416 (430)
 Harris, G. W., 26 (27); 60 (63)
 Harrison, R. J., 61 (63)
 Hart, D. S., 81 (101)
 Hart, G. H., 93 (101)
 Hartman, D. A., 381 (395); 383 (396)
 Harvey, E. B., 70 (78)
 Harvey, W. R., 309 (312); 305 (315)
 Haughey, K. G., 402 (431)
 Hauser, E. R., 280, 291 (312); 405 (430)
 Hawkins, L. E., 405 (430)
 Hayman, R. H., 419 (432)
 Hays, O. E., 374 (396)
 Hays, R. L., 48, 60 (63) 65 (78); 321, 322 (364)
 Hazaleus, H. H., (314)
 Hazel, L. N., 59 (63); 198 (202); 205, 224,
 227 (230); (266); 299 (312); 289, 295, 299,
 304 (314); 358 (364); 384, 385, 386, 387 (394);
 385, 386, 389, 393 (395); 415, 416, 426 (430);
 416, 426 (432)
 Heeren, A. T., 321 (365); 330 (365)

- Heidhues, T., 347 (365)
 Heitman, H., 372 (395)
 Heizer, E. E., 163 (164); (366)
 Hendersen, H., 355 (367)
 Henderson, C. R., 195 (202); 338 (364); 338,
 342, 345, 347 (366); 360, 362 (367); 414, 415,
 422, 423 (430)
 Henning, W. L., 401 (430); 413 (431)
 Henricson, B., 8 (27); 53 (63)
 Herer, B. H., 86 (101)
 Herman, H. A., 324 (365); 343 (364)
 Hiervey, M. C., 318 (364)
 Hetzer, H. O., 386, 387 (395)
 Hickman, G. G., 358 (365)
 Hinza, P. M., 112 (127); 330 (364)
 Hiner, R. L., 300 (315)
 Hisaw, L., 53 (62);
 Hitchcock, G. H., 339 (430)
 Hodgson, R. E., 236 (266); 381 (396); 420 (432)
 Hoekstra, P., 342 (365)
 Hofstad, M. S., 324 (365)
 Holland, L. A., 205 (230); 389 (395)
 Hollingsworth, M. J., 234 (266)
 Holtz, E. W., 117 (127); 322 (364)
 Horwood, R. E., 330 (367)
 Hostetler, E. H., 240 (265)
 Hough, W. H., 56 (63); 87, 88 (102)
 Houghes, D. E., 125 (128); 327 (366)
 Hovell, G. J. R., 374 (395)
 Hoversland, A. S., 88 (101); 410, 411 (431)
 Howc, J. C., 243, 244 (266)
 Howell, C. E., 76 (78); 86 (101)
 Hoyt, A. S., 336 (365)
 Huggett, A. St. G., 73 (78)
 Hughes, E. W., 236 (266)
 Hulet, C. V., 88, 89 (100); 94 (101); 400, 403,
 406, 407 (431)
 Hurs, V., 84 (102); 404 (432)
 Hutchison, H. G., 279 (313)
 Hyatt, G., 342, 343 (367)
- I**
- Ingalls, J. E., 285 (315)
 Inskeep, K. K., 337 (364)
 Irvin, M. R., 168 (172)
- J**
- Jafar, S. M., 321 (365); 322 (365)
 Jardim, W. R., 279 (313); 291 (313)
 Jasper, D. E., 76 (78)
 Johansson, I., 109, 110, 111 (128); 168 (172);
 (265); 255 (266); 321, 326, 327, 342, 344, 344,
 345, 355, 357, 359, 360 (365); 409 (430)
 Johari, M. P., 92 (101); 274 (313)
 Johnson, J. C., 318 (366)
 Johnson, K. R., 204 (230); 342, 344, 347, 348,
 349, 350 (365)
 Johnson, L. A., 342 (365)
 Johnson, L. E., 293 (313)
- Johnson, F. E., 334 (365)
 Johnsson, P., 388 (395); 389 (395)
 Johnston, E. E., 94 (101)
 Johnston, G. R., 111 (128)
 Jones, J. H., 305 (315)
 Jones, J. M., 426 (431)
 Jones, R. C., 338 (366)
 Jordan, P. S., 250, 251 (267); 381 (396); 420 (432)
 Joshi, N. R., 255 (266)
 Jost, A., 32 (43)
 Joubert, D. M., 91 (101); 279, 290, 291 (313);
 371, 376 (395); 398, 400, (431); 402 (432)
 Joustra, J. P., 424 (431)
- K**
- Kadl, M. R., 414 (431)
 Kaiser, O. M., (432)
 Kammalade, W. G., 82 (101); 83 (101)
 Karam, H. A., 403, 412, 414, 415, 416, 418 (431)
 Karam, H. W., 113 (128)
 Kean, G. R., 413 (431)
 Kendrick, J. F., 319, 341 (366)
 Kenneth, J. H., 376 (395)
 Kidder, H. E., 112, 118 (128)
 Kiddy, C. A., 347 (365)
 Kieffer, N. M., 290, 291, 293 (311)
 Kielanowsky, J., 388 (395)
 Kildee, H. H., 238, 240 (266)
 Kincaid, C. M., 297 (312); 297 (313); 305 (315)
 307 (313); 414 (431)
 King, H., 234 (266)
 Kingman, H. E., 281 (314)
 Kirk, W. G., 304 (312)
 Kiser, O. M., 250, 251 (267); (396); 420 (432)
 Khishin, S. A., 342 (366)
 Kleiber, M., 298 (313); 346 (366)
 Klein, J. W., 326 (366)
 Klosterman, E. W., 224 (230); 250, 258 (266); 301
 (313); 306 (314)
 Knapp, B., (312)
 Knapp, B. Jr., (266); 294 (312); 289, 290, 295,
 296, 297, 298, 300, 302, 305, 306 (313)
 Knox, J. H., 281, 293, 294, 303 (313); 295, 306
 (311)
 Koch, C. H., 393 (395)
 Koch, F. C., 17 (27)
 Koch, R. M., 235 (266); (315); 290, 293, 294,
 295, 297 (313); (314); 299 (312); 285 (315)
 Koger, M., 281, 293, 294, 303 (313); 304 (312)
 Kohli, M. L., 280 (313); 303 (312)
 Kornberg, A., 170, 171 (172)
 Kottman, R. M., 384, 392 (394)
 Kwalezyk, T., 300 (315)
 Krehbiel, E., 303 (311)
 Krider, J. L., 375 (396); 384, 392 (394); 385 (395)
 Krishman, K. S., 281 (311); 318, 342 (363)
 Krosigk, C. M. Von, 235 (266)
 Kudoda, M. N., 299, 307 (314)
 Kunkle, L., 76 (78); 279 (314); (313)
 Kyser, E. D., 251 (265); 311 (312)

L

- Laben, R. C., 120 (127); 169 (172); 223 (230)
 Lagerlof, N., 122 (128)
 Laing, J. A., 109 (128); 124 (128)
 Landauer, W., 428 (431)
 Landblom, H. L., 235 (265)
 Lane, L. L., 401 (432)
 Laredo, M., 300 (314)
 Lasley, E. L., 377, 384 (395)
 Lasley, J. F., 274, 276, 279, 287, 289, 290, 291,
 292, 295 (313); 387, 388 (394); 377, 384 (395)
 Leblond, C. P., 34 (43)
 Lecce, J. G., 345 (367)
 Legates, J. E., 94 (100); 327, 338, 342, 344, 356
 (365); 345, 361 (367)
 Lehmann, R. P., 295 (313)
 Lennon, H. D., 342-343 (365)
 Lerner, I. M., 210, 211, 218, 223, 228, 229 (230);
 237 (266)
 Leuchtenberger, C., 38 (44)
 Lillie, F. R., 32 (44)
 Lindahl, P. E., 109 (128)
 Lindley, C. E., 93 (101); 275, 279, 280, 286,
 287 (313)
 Lindsay, D. R., 401 (431)
 Livesay, E. A., 279 (313)
 Logan, V. S., 246 (266)
 Loosli, J. K., 93 (100); 320 (366)
 Ludwick, T. M., 342 (365); 381 (395)
 Luecke, R. W., 410, 411 (432)
 Lush, J. L., 112, 120 (128); 185, 194 (202); 225
 (230); 235, 259 (265); (266); 259 (267);
 306 (311); 349 (363); 333 (364); 345 (365);
 329 (366); 347 (367); 377, 380, 384, 390, 391
 (395); 387 (396); 414 (430)
 Lutwak-Mann, C., 56 (63); 91 (101)
 Ludwick, T. M., 342 (365)
 Lysterly, P. J., 303 (315)
- M**
- Mabry, C., 303 (311)
 Magee, W. T., 224 (230); 387, 393 (395); 416,
 423, 424, 429 (432)
 Mahadevan, P., 342 (365)
 Maltos, J., 226 (230); 300 (314); 353 (365)
 Mann, T., (27); 42 (44); 43 (43); 91 (101)
 Marion, G. B., 59 (63)
 Marden, W. G. R., 43 (44)
 Mare, G. S., 400 (431)
 Mares, S. E., 318, 323 (366)
 Marlowe, T. J., 304 (314)
 Marshall, F. H. A., 80, 85 (101); 85, 86 (100)
 Marshall, F. R., 401, 405 (431)
 Martin, C. M., 92 (102)
 Martinet, 62 (66)
 Mason, I. L., 347, 354, 357 (366)
 Mason, K. E., 92 (101)
 Mast, S. O., 234 (265)
 Mather, R. E., 347, 348, 349, 350 (367)
 Mattosso, J., 291, 309 (314)
 Mazzari, G., 325, 328, 330 (363)
 McCanclish, A. C., 238, 240 (266)
 McCormick, W. C., 251 (266); 290, 291, 295,
 297 (314)
 McCraime, S. E., 301, 309 (312)
 McDonald, L. E., 46 (63)
 McDonald, M. A., 302 (314)
 McDonald, M. F., 400 (431)
 McDowell, R. E., 318 (366)
 McEntee, K., 56 (63); 87, 88 (102); 119, 126
 (128); 327 (366)
 McFadden, W. D., 422 (431)
 McFarlane, J. S., 279 (313)
 McGilliard, L. D., 349 (363); 333, 342, 358, 359,
 361 (367)
 McKenzie, F. F., 370, 371, 374, 376 (395); 399,
 400 (431)
 McLaughlin, E. A., 255 (266)
 McMahan, P. R., 416 (431)
 McPhee, H. C., 201 (202); 257 (267)
 McTackett, A. R., 322 (366) 327 (366)
 Mead, S. W., 73 (78); 120 (127); (230); 237
 (265); 237 (266); 329 (366)
 Meadows, C. E., 112 (128); 329 (366)
 Melton, A. A., 69 (78)
 Memoria, J. M. P., 274, 276, 280 (311); 277 (312);
 (364)
 Mendel, G., 135 (139)
 Menge, A. C., 318, 323 (365)
 Mercier, E., 80 (101); 93 (100); 94 (101)
 Miguel, C., 296 (314)
 Millar, P. G., 124 (128)
 Millen, T. W., 169 (172)
 Miller, G. D., 342 (364)
 Miller, J. C., 98 (100); 371, 374 (395); 416, 423,
 424, 429 (432)
 Miller, K. P., 418, 420 (431)
 Miller, R. F., 82 (100)
 Miller, W. J., 361 (365)
 Mirsky, A. E., 171 (172)
 Mitchell, R. G., (366)
 Mitchell, K., 378, 379 (394)
 Mixner, J. D., 343 (365)
 Mixner, J. P., 110, 119, 120 (128)
 Moeller, A. N., 318, 329 (366)
 Moffit, J. G., 373 (396)
 Molln, A. G., 377, 380, 384 (395)
 Molln, A. E., 120 (128)
 Monge, C., 98 (101)
 Monge, L., 98 (100)
 Moore, C. R., 94 (101)
 Morilo, F., 317 (364)
 Morgan, T. H., 155 (164)
 Mori Chávez, P., 98 (101)
 Morley, F. H. W., 235 (266); 416, 422, 429 (431)
 Marrant, A. J., 427 (430)
 Morrison, R. A., 112 (127); 323, 329 (364);
 328 (366)
 Mossman, H. W., 69, 71 (78)
 Mostert, L., (128); 399, 400, 402, 427 (431)
 Mougín, B., 342, 347, 348, 350 (363)
 Moustgaard, J., 92 (101)
 Mueller, A. N., 65 (78)

Murphy, R. C., 86 (101)
 Musgrave, S. D., (43); 87 (100); 336 (364)
 Myers, R. M., 94 (100)

N

Nalbandov, A. V., 8 (26); (27); 49 (63); 73 (78);
 83 (101); 104, 108, 110, 113, 116, 117, 118, 123
 (128); 274, 276 (314); 319 (366); 375 (396);
 398, 399 (432)
 Neale, P. E., 422 (431)
 Neave, F. K., 345 (364)
 Neher, G. M., 73 (78)
 Nel, J. A., 113 (128); 399, 400, 402, 427 (431)
 Nelson, A. B., 294 (314)
 Nelson, R. H., 414, 415 (431); 410, 411 (432)
 Neumann, A. L., 276 (314)
 Newton, W. H., 74 (78)
 Nichols, R. E., 94 (100)
 Nordlund, S. A., 109 (128)
 Nordskog, A. W., 89 (100); 290, 295, 296, 297,
 300 (313)
 Norton, H. W., 8 (26); 73 (78); 83 (101); 338
 (364); 385, 386 (394); 412 (432)
 Noyes, R. W., 59 (63); 65 (78)

O

O'Bleness, G. V., 332 (366); 342, 345, 347, 348,
 349, 350 (366)
 Ocando, A., 317 (364)
 O'Connor, L. K., 357 (366); 332 (367)
 Olds, D., 320, 324, 338, 339 (366)
 Olsen, M. W., 66 (78)
 Ormiston, E. E., 330 (366)
 Ortavant, R., 32, 33, 34, 35, 36, 38 (44); 84 (101)
 Osinska, Z., 388 (395)
 Osterud, H. L., 29 (43)
 Owen, R. D., 168 (172)

P

Pacheco Jordao, L. P., 76 (78); 279, 291, (314);
 402 (431)
 Pahnish, O. F., 295, 304, 307 (314)
 Palmer, A. Z., 304 (312)
 Palsson, E., 320 (366)
 Palsson, E., 320 (366)
 Papadopoulos, J. C., 404 (431)
 Papanicolau, G. N., 17 (27)
 Parker, J. B., 332 (366)
 Parkes, A. S., 114 (128)
 Parsons, C. H., 414, 415, 416, 428 (430)
 Pattengale, P. S., 304 (312)
 Patterson, R. E., 426 (431)
 Pawson, H. C., 134 (139)
 Payne, M. G., 281 (314)
 Peacocke, A. R., 171 (172)
 Peacock, F. M., 304 (312)
 Pearson, A. M., 389 (396)

Peixoto, A. M., 291 (313)
 Penquite, R., 81 (102)
 Peters, H. F., 246 (266)
 Peters, W. H., 250, 251 (267)
 Peterson, W. E., 21 (26); 342 (365)
 Peyron, C., 205 (230)
 Pfau, K. O., 320, 347, 348, 349, 350 (367)
 Phillips, P. H., 301 (311)
 Phillips, R. W., 29 (44); 120, 121 (128); 243,
 244, 255 (266); 279, 290, 291 (312); 414, 415,
 416, 426, 428 (430); 403, 428 (431); 408 (432)
 Pincus, G., 66, 67 (78)
 Pipes, G. W., 21 (27)
 Plowman, R. D., 332 (366)
 Polge, C., 115 (128); 371, 374 (395)
 Pollock, J. W. T., 299, 307 (314)
 Pomeroy, R. W., 80 (102); 109, 117 (128); 379,
 380, 381 (395)
 Pond, W. G., 378, 383 (396)
 Poole, H. K., 66 (78)
 Pope, A. L., 88, 89 (100); 94 (101)
 Pope, L. S., 273 (315)
 Potts, C. G., 401, 405 (431)
 Pou, J. W., 338 (366)
 Prato, Y., 99 (102)
 Premachandra, B. N., 21 (27)
 Price, D. A., (431)
 Price, J. F., 389 (396)
 Price, R., 269 (314)
 Priode, B. M., 287 (311); 275, 277, 281, 285 (315)
 Prunster, R. W., 419 (432)
 Punnet, R. C., 155 (163)

Q

Queesenberry, J. R., 278, 283 (311); 295, 307 (314)
 Quinlan, J., 400 (431)

R

Radford, H. M., 84 (102)
 Rae, A. L., 416, 418, 423, 424, 425, 431)
 Ragab, M. T., 113 (128); 342 (366); 401, 414,
 418 (431)
 Raithby, G. E., (365)
 Ragsdale, A. G., 97 (100); 274 (312)
 Rahlmann, D. F., 39 (44); 73 (78); 329 (366)
 Rajakoski, E., 53 (63)
 Ralston, N. P., 336 (367)
 Ras, N. P., 124 (128)
 Rash Jr., J. R., 370 (395)
 Reeve, E. C., 234 (266); 401, 409 (431)
 Regan, W. M., 223 (230); 237 (265); 237 (266)
 Reid, J. R., 320, 334, (366);
 Reid, J. T., 88, 92 (102); 320 (366)
 Reineke, E. P., 21 (26)
 Reinmiller, C. F., 386 (394)
 Rempel, W. E., 264 (266); 384 (394); 386, 387
 (395)
 Rendel, J., 168, 169 (172) 418 (431)
 Rendel, J. M., 342, 357, 358, 361 (366); 388 (396)

- Rennie, J. C., 347, 348, 349, 350 (364)
 Rhoad, A. O., 264 (266); 275, 281 (314)
 Rice, F. J., 290, 291, 293 (311)
 Riera, G. S., 407 (431)
 Ricra, S., 36, 97
 Rife, D. C., 76 (78); 279 (314)
 Riggs, J. K., 279, 303 (315)
 Rios, C. E., 317 (364); 325, 354 (366)
 Roberts, E., 247 (266); (395)
 Roberts, S. J., 48 (62); 75 (78); 124 (128); 318 (363) 378 (396)
 Robertson, A., 235, 247 (266); 342, 347, 354, 357, 358, 361 (366)
 Robertson, F. W., 401, 409 (431)
 Robertson, G. L., 369, 371 (396)
 Robinson, O. W., 389 (396)
 Robinson, T. J., 61 (63); 86 (102); 113 (128); 401, 404, 407 (431)
 Rodríguez, R., 53 (63)
 Rollins, W. C., 76 (78); 86 (101); 304 (312); 295, 297, 299, 307 (314); (315)
 Rotchild, I., 86 (101)
 Rottensten, K., 61 (63); 354, 355 (367)
 Rowan, W., 81, 84 (102)
 Rowden, W. W., 285 (315)
 Rowson, L. E., 65 (78)
 Russell, L. B., 106 (128)
 Ryle, M., 404 (431)
- S**
- Safford, J. W., 411 (431)
 Safley, C. E., 304 (314)
 Salcedo, J., 99 (102)
 Salisbury, G. W., 42 (44); 65 (77); 77 (78); 80, 94 (101); 92, 93 (100); 115 (128); 195 (202); 319, 327, 331, 332 (367); 334 (366); 335 (365)
 Sampaio, J. M., 305 (312)
 Sampson, J., 46 (63)
 Sandrik, Q., 355 (367)
 San Martín, M., 53 (63); 98, 99 (102)
 Santalucito, J. A., 26 (26)
 Santiago, M., 276 (314)
 Saunders, F. J., 73 (78)
 Schleger, A. V., 305 (314)
 Schott, R. G., 120 (128); 414, 415, 416, 428 (430); 403, 428 (431); 408, 414, 427 (432)
 Schrader, F., 38 (44)
 Schumacher, A. E., 84 (102)
 Scott Watson, J., 276, 279, 281 (314)
 Seath, D. M., 192, 193 (202); 320, 324, 338, 339 (366); (363)
 Self, H. L., 89 (102); 369 (395); 369, 373, 374, 377, 389 (396)
 Semple, A. T., 241 (266)
 Settergren, I., 122 (128)
 Sheaffe, P. H. G., 412 (432)
 Sheare, P. S., 391 (395)
 Shelby, C. E., 290, 295, 297, 300 (314); 295 (311)
 Shelton, M., 213 (230); 399, 400, 402, 415, 416, 423, 424, 426, 427, 429 (432); 404, 417 (431)
 Shipley, R. A., 31 (43)
 Shoffner, R. N., 235 (266)
 Sidwell, G. M., 418, 419 (432); 422 (431)
 Sierk, C. F., 247, 248, 249 (266)
 Signoret, J. P., 60 (63); 371 (396)
 Silveira, F. S., 291 (313)
 Simmons, V. L., 414, 427 (432); 403 (431)
 Simone, M., 301 (314)
 Simpson, E. C., 95 (100); 404 (430)
 Simpson, M. E., 12 (27)
 Singh, B. P., 279 (314)
 Singh, O. N., 279 (314)
 Singletary, C. B., 301 (312)
 Sinha, B. C., 279 (314)
 Skinner, P. E., 306 (311)
 Skjerold, J., 355 (367)
 Slen, S. B., 415, 416, 423 (432)
 Smiley, E. S., 330 (367)
 Smith, J. B., 402 (432)
 Smith, J. D., 26 (26)
 Smith, J. M., 234 (266)
 Smith, S. E., 123 (127); 320 (366)
 Smith, R., 40 (43)
 Smith, P. F., 74 (78)
 Smith, V. R., 59 (63); 117 (127); 320 (363)
 Smoliak, S., 246 (266)
 Snapp, R., 276 (314)
 Snyder, J. W., 336 (367)
 Snyder, L. H., 76 (78); 162 (164); 279 (314)
 Soni, P. N., 274 (311)
 Sorensen, A. M., 56 (63); 80 (101); 87, 88 (102); 369 (396); 377 (395)
 Sorensen, D. K., 300 (315)
 Southwell, E. L., 251 (266); 290, 291, 295 (314)
 Spalding, J. F., 373 (396)
 Specht, L. W., 333, 342, 358, 359, (367)
 Speelman, S. R., 120, 121 (128)
 Spencer, D. A., 120 (128); 428 (431); 408 (432); 426 (430)
 Sperling G., 120 (127)
 Spies, H. C., (396)
 Spurlock, A. H., 333, 337 (363)
 Srivastava, J. S., 281 (311); 342 (363)
 Stahl, W., 375 (396)
 Stanley, E. B., 304 (314)
 Starke, J. S., 402 (432)
 Stephens, D., 304 (312); 273 (315)
 Stern, C., 183 (202)
 Stewart, A., 332 (367)
 Stewart, H. A., 369, 377, 384 (396)
 Steyn, M. G., 113 (128); 400, 402, 427 (431)
 Stickney, J. C., 99 (102)
 Stockard, C. R., 8, 17 (27)
 Stoehr, J. A., 417 (432)
 Stonaker, H. H., 235 (265); 258, 259 (266); 303 (314); 318, 342 (367); 387 (396)
 Stone, E. J., (62)
 Stone, W. H., 320 (363)
 Stormont, C. I., 169 (172); 401 (432)
 Stouffer, J. R., 300 (314)
 Sumpton, L. J., 264 (266)
 Sury, K. L., 280 (313)
 Sutherland, T. H., 347 (367)

Sutton, W. S., 155 (164)
 Sweetman, W. J., 81 (102)
 Swett, W. W., 347 (365)
 Swiger, L. A., 235 (266); 289, 295, 297, 299 (314)
 Sykes, J. F., 338 (366)
 Sylvestre, P. E., 246 (266)
 Symington, R. B., 85 (102)

T

Tabler, K. A., 204 (230); 342, 343 (367)
 Talapatra, S. K., 92 (101); 274 (314)
 Tallis, G. M., 224 (230); 250, 258 (266); 406 (314)
 Tanabe, T. Y., 93 (100); 104, 117, 118 (128); 321-322 (367)
 Taneja, G. C., 416, 417, 426 (432)
 Tantawy, A. O., 234 (266)
 Temple, R. S., 304 (314)
 Terril, C. E., 198 (202); 213, 214 (230); 264 (266); 399, 400 (431); 415, 416, 426 (430); 403, 416, 417, 419, 426 (432)
 Terril, S. W., 385, 386 (394)
 Terrington, 272 (314)
 Texeira Vianna, A. T., 276, 279, 281, 291 (314)
 Thalman, R. R., 302 (312)
 Thomas, O. O., 88 (101)
 Thomas, W. B., 369 (396)
 Thompson, R. B., 81 (102)
 Thorp J.: F., 410, 411 (432)
 Torell, D. T., 421 (430)
 Torretta, F., 99 (101)
 Torres, J. R., 292, 295 (314)
 Touchberry, R. W., 61 (63); 204 (230); 247 (265); 321 (365); 323, 331 (364); 324, 338, 339, 342, 343, 354, 355 (367)
 Tribble, L. F., 387, 388 (394)
 Triebler, G., 375 (396)
 Triffitt, L. K., 419 (432)
 Trimberger, G. W., 24 (27); 59, 61 (63); 112 (128); 320 (366); 325 (367)
 Tucker, W. L., 361 (367)
 Turk, K. L., 92 (102); 320 (366)
 Turman, E. J., 8 (27)
 Turne:, C. W., 21 (27); 343 (367)
 Turne:, D. C., (27)
 Turner, H. G., 305 (314)
 Turner, H. N., 412, 416, 419, 422, 423, 424, 426 (432)
 Tyler, A., 65 (77)
 Tyler, W. J., 119 (128); 235, 236 (266); 318, 323 (366); 324, 337 (364); 342, 343 (367)

U

Ullberg, L. C., 118 (128); 404 (429)
 Ullberg, S., 8 (27)
 Ulloa, G., 61 (62); 274 (312)

V

Van Demark, N. L., 14 (27); 42 (44), 48, 60 (63); 65 (77); 65, 77 (78); 116 (128); 318, 329 (366); 319, 327, 329, 331, 332 (367)
 Van Horn, J. L., 89 (100); 88 (101)
 Van Liere, E. S., 99 (102)
 Van Rensburg, S. W., 112 (128)
 Van Tienhoven, A., 20 (27)
 Van Vleck, L. D., 332, 342, 345, 347, 348, 349, 350 (366); 355, 360, 362 (367); 383 (396)
 Vaughan, H. W., 134 (139); 255 (266)
 Veeter, R. L., 412 (432)
 Velazco, M., 294 (314)
 Venkatachalam, G., 410, 411 (432); 414, 415 (431) 415 (431)
 Verley, F. A., 324, 339 (367)
 Vernon, E. H., 275, 277, 281, 284, 285, 305 (315)
 Vesely, J. A., 415, 416, 423 (432)
 Villa Corta, E., 61 (62); 110 (128); 274 (312)
 Villare:, J. B., 279 (315)

W

Wadell, L. H., 361 (367)
 Wagnon, K. A., 295, 397 (314); 306 (313)
 Waldorf, D. P., 369 (395)
 Wallace, H. D., 91 (101)
 Wallace, L. R., 399, 407 (432)
 Waller, G., 273 (315)
 Wahid, A., 306 (313)
 Wallentine, N. V., 300 (314)
 Walton, A., 32 (43); 42 (44); 66, 67 (77); 91 (101); 109 (127)
 Ward, G. M., (366)
 Warnick, A. C., 91 (101); 287 (315); 369, 370 371-372, 375 (396); 399 (430)
 Warren, D. C., 84 (102)
 Warwick, B. L., 246 (266); 297, 299 (315); 425, 428 (432); 426 (430)
 Warwick, E. J., 274, 275, 277, 281, 284, 285, 297, 305 (315); 290, 291, 295 (314); 384, 392 (394)
 Watson, J. A. S., 258 (267)
 Watson, J. D., 170 (172)
 Watson, R. H., 85 (102); 398 (432)
 Wearden, S., 304 (312)
 Weaver, E., 330 (367)
 Weir, D. R., 38 (44)
 Weir, W. C., 401 (432); 421 (430)
 Welch, J. A., 83 (101)
 Wellington, G. H., 300 (314)
 Wells, L. J., 53 (63)
 Weseli, D. J., 304 (312)
 Wetham, E. O., 81, 82 (102)
 Whatley, J. A., 384, 392 (394); 388 (395)
 Whatley Jr. J. A., 236 (265); 275, 279, 280, 286, 287 (313); 293 (311); 304 (312)
 Wheeler, R. F., 251 (265)
 Wheat, J. D., 279 (315)
 Wheeler, S. S., (314); 311 (312)

- Whetham, E. O., 82 (102)
 Whitaker, J. R., 301 (314)
 White, D. E., 16 (26)
 White, W. E., 40 (44)
 Whiteman, J. V., 403 (432); 416 (430)
 Wierner, G., 261 (267)
 Wiggins, E. L., 110 (128); 369, 370, 376 (396);
 403 (432)
 Wilcox, C. J., 320, 347, 348, 349, 350 (367)
 Wiley, T. E., 59 (63)
 Willey, N. B., 303 (315)
 Williams, G., 327 (367)
 Williams, S. M., 73 (78); 398, 399, 406, 407,
 408, 410 (432)
 Willman, J. P., 378 (394); 378 (396)
 Whillham, O. S., 259 (267); 405 (430)
 Wilson, G. D., 300 (315)
 Wilson, L. O., 403, 406, 407 (431)
 Wilson, R. F., 375 (396); 381 (395);
 Wilson, R. L., 84 (102); 404 (432)
 Wiltbank, J. N., 119 (128); 274, 275, 277, 281,
 284, 285 (315)
 Winters, L. M., 204 (230); 235, 236, 237 (265);
 247, 248, 249, 264 (266); 250, 251 (267); 370,
 392 (395); 377 (394); 381, 382 (396); 420 (432)
 Wisnicky, W., 77 (77)
 Woehling, H. L., 372 (394)
 Wolf, H. W., 425 (430)
- Woodward, R. R., 281 (315); 290, 295, 300 (314)
 Woodward, T. E., 326 (365)
 Woolfolk, P. G., 92 (102)
 Wooten, E., 51, 53 (62)
 Wright, S., 199, 201 (202); 234, 257 (267)

Y

- Yamada, Y., 237 (267)
 Yao, T. S., 290, 295, 300 (312); 300, 303 (315);
 414, 327 (432)
 Yeates, N. T. H., 81 (102); 305 (315); 404 (432)
 Yoder, D. M., 259 (267)
 Young, C. W., 40 (44); 345 (367)
 Young, G. B., 109 (128)
 Young, S. S., 416, 422, 423, 424, 426 (432)

Z

- Zarrow, M. X., 73 (78)
 Zeller, J. H., 111 (128); (395)
 Zimmerman, J. E., 273 (315)
 Zondek, 17 (26)
 Zuniaga, J., 53 (63)
 Zuckermann, S., 53 (63); 418 (432)

Instituto Latinoamericano
 de Mercado Agrícola (ILMA)

Biblioteca

Este libro se terminó de imprimir en los talleres gráficos de Trejos Hermanos, San José, Costa Rica, A. C., en el mes de julio de mil novecientos sesenta y cuatro. Se hizo un tiraje de cuatro mil ejemplares.

EL PRESTAMO VENCE

Sep. 28/92 ✓

IICA
 591.15
 A51 Reproducción y genética animal.
 ALBA, JORGE DE

FECHA	PRESTADO A
21-IX-92	Diego Arenas ✓

IICA
 591.15
 A51

No. Reg. 142

Reproducción y genética animal.
 ALBA, JORGE DE

INSTITUTO LATINOAMERICANO DE MERCADERO AGRICOLA

ILMA
 BIBLIOTECA

Biblioteca

B ILMA - 04

EL PRESTAMO VENCE

Sep. 28/92 ✓			

IICA
 591.15
 A51 Reproducción y genética animal.
 ALBA, JORGE DE

FECHA	PRESTADO A
21-IX-92	Diego Arenas ✓

IICA
 591.15
 A51

No. Reg. 142

Reproducción y genética animal.
 ALBA, JORGE DE

INSTITUTO LATINOAMERICANO DE MERCADEO AGRICOLA

ILMA
 BIBLIOTECA

Biblioteca

EDITORIAL SIC



1964