

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES DE ANIMALES DOMÉSTICOS

Conocimientos previos requeridos

estadísticas vitales: tasa reproductiva, mortalidad, descartes y reemplazos
distribución binomial, distribución de Poisson

Conceptos previos requeridos

varianza,
tamaño de población
gen, alelo
diversidad

Campo de interés de las secciones

AC - teórico - académico

EP - estaciones de prueba, pruebas diseñadas, pruebas con datos de campo

GE - cría y mejoramiento de poblaciones generales

PL - cría y mejoramiento de núcleos o planteles

Objetivos de aprendizaje

Identificación de poblaciones dentro de razas [**AC**, **EP**]

Identificación de padres destacados [**AC**, **EP**]

Identificación de objetivos de conservación (razas o poblaciones raras o en desaparición) [**AC**]

Ponderación relativa de poblaciones de elite [**AC**, **EP**]

Identificación del origen del mejoramiento [**AC**, **EP**]

Cálculo de estructura por edades en poblaciones de tamaño estable [**AC**, **EP**, **PL**]

Cálculo del número efectivo en poblaciones con diferentes estructuras [**AC**, **EP**, **PL**]

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES DE ANIMALES DOMÉSTICOS

En cualquier población de animales domésticos es posible identificar algún tipo de estructura usualmente asociada a sexo y edad (e.g. hembras prepúberes, hembras en edad reproductiva, machos castrados, machos enteros en edad pre-reproductiva). Por otra parte, en cada raza de animales domésticos existe una estratificación genética asociada al origen de la raza (e.g. animales 'puros de pedigree' vs. animales 'generales') que impone cierto grado de aislamiento reproductivo entre animales pertenecientes a diferentes estratos. Estos tipos de estructura, demográfica y genética, influyen en la dinámica del flujo genético condicionando, por ende, la magnitud y velocidad del cambio posible. La mayor parte de los aspectos discutidos en este capítulo se centran en la estructura de poblaciones de rumiantes domésticos pero son igualmente aplicables a otras especies como suinos, equinos y aves.

Estructura demográfica

Varias características de la estructura demográfica típica de las poblaciones de rumiantes domésticos resultan relevantes:

- el reducido número de reproductores machos (impuesto por consideraciones de eficiencia económica),

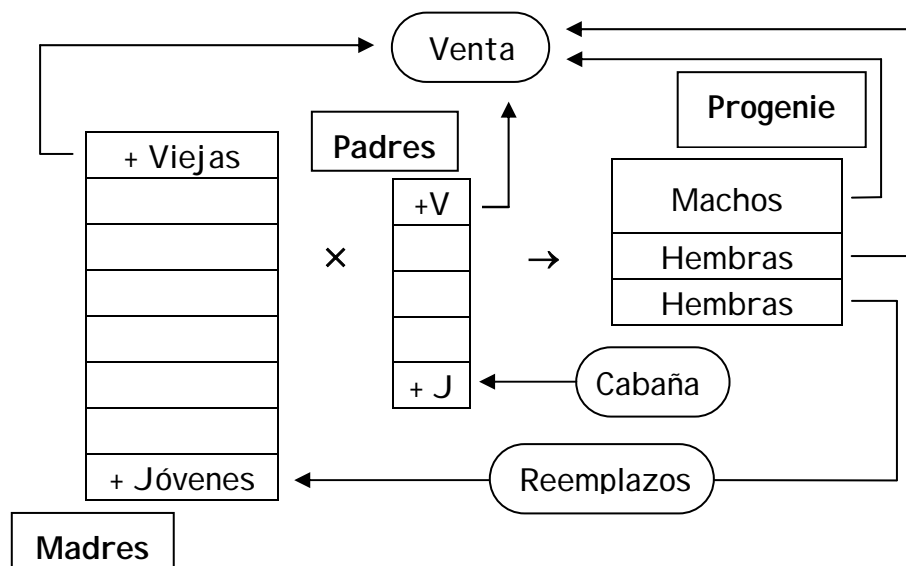


Figura 1. Ejemplo de estructura demográfica. Detalles en el texto.

- la superposición de generaciones (i.e. las crías nacidas en un ciclo reproductivo particular son descendientes de animales de diferentes edades),
- la producción propia de reemplazos hembras en ciclos generalmente anuales,
- la compra de machos reproductores nacidos en otras poblaciones.

Estas características determinan estructuras del tipo de la representada en la Figura 1. Se distinguen 3 grupos de animales (padres, madres, progenie) cuya dinámica demográfica queda determinada por ritmos anuales (rumiantes), semestrales (cerdos), o de aún mayor frecuencia (aves).

En cada en cada ciclo parte de la progenie hembra se integra al grupo de madres; el resto se comercializa junto con la progenie macho. Los padres usualmente se compran a *cabañas* y son reemplazados con mayor frecuencia que las madres, lo que determina un menor número de categorías por edad. Mientras la población se mantiene cerrada, las edades de grupos sucesivos de madres y padres difieren en un ciclo. Debido a mortalidad y descartes, la cantidad de madres y padres por categoría de edad se reduce en el tiempo, lo que obliga a reponer en cada ciclo con un número mayor de reemplazos que los que se refugan para venta al cabo de su vida útil.

Estadísticas vitales de importancia son:

- edad al primer (E_{PS}) y último servicio (E_{US}),
- duración promedio de la gestación (LG) y
- proporciones de mortalidad y descarte (m , d) para cada categoría de edad.

Esas variables determinan la duración de los ciclos reproductivos, la estructura por edades y las proporciones de reemplazos requeridas para machos y hembras.

Categorías por edad

Si se asumen ciclos anuales como los que comúnmente ocurren en poblaciones de bovinos y ovinos, el número de categorías por edad (N_{CE}) en una población es:

$$N_{CE} = E_{US} - E_{PS} + 1$$

El cálculo de la proporción esperada de individuos por edad requiere de estimaciones (e.g. a partir de información previa) de mortalidades y descartes por categoría de edad. Este tipo de información no siempre está disponible con ese grado de detalle.

Si se dispone de estimaciones de mortalidad y descartes discriminadas por edad (m_i, d_i ; $i = 1, \dots, N_{CE}$), para una población de *tamaño estable* la proporción relativa de individuos por categoría de edad puede calcularse simulando un proceso de Markov o resolviendo un sistema de ecuaciones simultáneas (Rodríguez Iglesias y Latimori 1986, Azzam y Azzam 1991).

Si existen N_{CE} categorías por edad y se define un vector

$$t_i = 1 - (m_i + d_i) \quad \text{con} \quad i = 1, \dots, N_{CE} - 1$$

que representa la proporción relativa de animales que no mueren ni son descartados en cada categoría de edad, entonces las proporciones de animales en cada categoría de edad (pe_i) serán:

$$pe_{i+1} = pe_i \times t_i$$

sujeto a:

$$\sum_{i=1}^{N_{CE}} pe_i = 1$$

Entonces:

$$pe_j = \left[1 + \sum_{j=1}^{N_{CE}-1} \prod_{i=1}^{j} t_i \right]^{-1}$$

para $j = 1, \dots, N_{CE} - 1$.

Las restantes proporciones se calculan aplicando en forma recursiva la relación:

$$pe_i = pe_1 \times \prod_{j=1}^{i-1} t_j$$

A título de ejemplo, para un rodeo en el que las edades al primer y último servicio son 27 y 101 meses, respectivamente, y la suma de mortalidades y descartes por categoría de edad representa 0,30; 0,10; 0,05; 0,10; 0,15; y 0,20 se tiene:

$$N_{CE} = E_{US} - E_{PS} + 1 = 1 + (101 - 27)/12 = 7$$

$$pe_1 = \left[1 + \sum_{j=1}^6 \prod_{i=1}^{j} t_i \right]^{-1}$$

$$pe_1 = (1 + 0,70 + 0,70 \times 0,90 + \dots + 0,70 \times 0,90 \times 0,95 \times 0,90 \times 0,85 \times 0,80)^{-1} = 0,2330$$

y para las restantes categorías:

$$pe_2 = 0,2330 \times 0,70 = 0,1631$$

$$pe_3 = 0,2330 \times 0,70 \times 0,90 = 0,1468$$

$$pe_4 = 0,2330 \times 0,70 \times 0,90 \times 0,95 = 0,1395$$

$$pe_5 = 0,2330 \times 0,70 \times 0,90 \times 0,95 \times 0,90 = 0,1255$$

$$pe_6 = 0,2330 \times 0,70 \times 0,90 \times 0,95 \times 0,90 \times 0,85 = 0,1067$$

$$pe_7 = 0,2330 \times 0,70 \times 0,90 \times 0,95 \times 0,90 \times 0,85 \times 0,80 = 0,0854$$

Para mantener el rodeo numéricamente estable, la reposición anual debería ser entonces de alrededor de un 23 % y cada año se estarían refugando un 8,5 % de madres viejas, aproximadamente.

Intervalo entre generaciones

La estructura por edades determina la *edad promedio de los padres al nacer los hijos que los sustituirán como reproductores en la población*. Esa edad promedio se conoce como *intervalo entre generaciones (IG)*; IG determina el ritmo de pasaje de genes entre generaciones y, por ende, el ritmo de cambio genético posible.

Operando en meses y para cada categoría de edad (i), la edad de los padres al nacer sus hijos (E_i) será:

$$E_i = 12 \times (i - 1) + E_{PS} + LG \quad \text{con } i = 1, \dots, N_{CE}$$

y entonces el IG para la población puede calcularse como:

$$IG = \sum_{i=1}^{N_{CE}} E_i \times pe_i$$

El IG en años correspondiente a las hembras del rodeo del ejemplo en la sección precedente se calcularía:

$$IG = 3 \times 0,2330 + 4 \times 0,1631 + \dots + 8 \times 0,1067 + 9 \times 0,0845 = 5,415$$

Si se ignoran mortalidades y descartes diferenciales por edad, entonces:

$$IG = \frac{\sum_{i=1}^{N_{CE}} E_i}{N_{CE}}$$

Nótese que las fórmulas anteriores asumen igual tasa reproductiva para cada categoría de edad. Cuando la realidad difiere sensiblemente de ese supuesto, los cálculos deben basarse en la proporción de animales por categoría de edad que efectivamente deja descendencia.

Número efectivo

Los genes se transmiten entre generaciones a través de gametos. Es intuitivo que cuanto mayor sea el número de individuos (machos y hembras) que se reproducen para originar la siguiente generación, mayor será la diversidad de formas alélicas alternativas que logren transmitirse. No tan intuitivo es el hecho que, a igualdad de otros factores, si se aparean igual número de machos que de hembras, la transmisión de diversidad se maximiza. Por ese motivo, la estructura de población de referencia es aquella en la que se considera que se reproducen igual número de machos y hembras que se aparean al azar. Para poblaciones con una estructura reproductiva diferente se define el *tamaño o número efectivo* (N_e).

El número efectivo *aproximado* (fórmulas más exactas pero más complejas pueden consultarse en Crow y Kimura [1970]) cuando *el número de individuos reproductivos difiere entre sexos* puede calcularse como:

$$N_e = \frac{4 N_M N_H}{N_M + N_H}$$

donde N_M es número de machos y N_H el número de hembras.

Si *el número de hijos por progenitor es variable*, entonces:

$$N_e = \frac{4N}{2 + \sigma_k^2}$$

donde N es el número total de individuos y k simboliza el tamaño de familia. Para que una población dioica sea de tamaño estable, la media del tamaño de familia (i.e. número de hijos) debe ser igual a 2. Si la variación en fertilidad es al azar, el tamaño de familia seguirá una distribución de Poisson (Apéndice I) con media y varianzas iguales a 2. El tamaño efectivo (N_e) será entonces igual al tamaño real (N).

Si el tamaño de familia se mantiene constante en 2, el tamaño efectivo será el doble del 'real' (si k es constante, entonces su varianza valdrá cero y N_e será

igual a $2N$). Mantener un tamaño de familia fijo es una estrategia habitual para incrementar N_e en poblaciones de animales de laboratorio, favoreciendo así la conservación de variabilidad; no es común hacerlo, sin embargo, en poblaciones de animales domésticos.

Es posible considerar la distribución por sexos y la variabilidad en el número de descendientes en forma simultánea. El número de descendientes por individuo puede asumirse fijo o variable, tanto para machos como para hembras. En un caso extremo, el número de descendientes en cada una de las 4 posibles vías de transferencia genética (padre-hijo, madre-hijo, padre-hija, madre-hija) es variable y sigue una distribución de Poisson.

Tabla 1. Número efectivo (N_e) para diferentes situaciones de control del número de descendientes (distribución, y varianza entre paréntesis) en cada vía de transferencia genética

Número de descendientes	Vía				N_e
	Padre-hijo	Padre-hija	Madre-hijo	Madre-hija	
Aleatorio	Poisson (1)	Poisson (N_H/N_M)	Poisson (N_M/N_H)	Poisson (1)	$16N_MN_H/(4N_M+4N_H)$
Parcialmente aleatorio	Fija (0)	Poisson (N_H/N_M)	Poisson (N_M/N_H)	Poisson (1)	$16N_MN_H/(4N_M+3N_H)$
	Fija (0)	Poisson (N_H/N_M)	Bernoulli (ab) ¹	Poisson (1)	$16N_MN_H/(3N_M+3N_H)$
	Fija (0)	Fija (0)	Bernoulli (ab) ¹	Poisson (1)	$16N_MN_H/(2N_M+3N_H)$
	Fija (0)	Fija (0)	Bernoulli (ab) ¹	Fija (0)	$16N_MN_H/(N_M+3N_H)$
Fijo	(0)	(0)	(0)	(0)	$16N_MN_H/(2N_M+2N_H)$

¹ $a = (N_M/N_H)$ y $b = 1 - a$

El caso opuesto consiste en fijar totalmente el número de descendientes de cada vía, lo que duplicará N_e . Entre estos extremos existen diversas alternativas (Ollivier 1973) consideradas en la Tabla 1.

Nótese que cuando el número de descendientes es completamente aleatorio, en una población numéricamente estable cada padre deja, en promedio, un hijo y cada madre una hija. En contraste, el número de descendientes del sexo opuesto depende de la relación numérica entre sexos en la población.

Si el número de hembras reproductivas es más abundante que el número de machos reproductivos (como frecuentemente ocurre en poblaciones de animales, tanto domésticos como silvestres) entonces el número promedio de hijas por padre (N_H/N_M) será mucho mayor que el número promedio de hijos por madre (N_M/N_H).

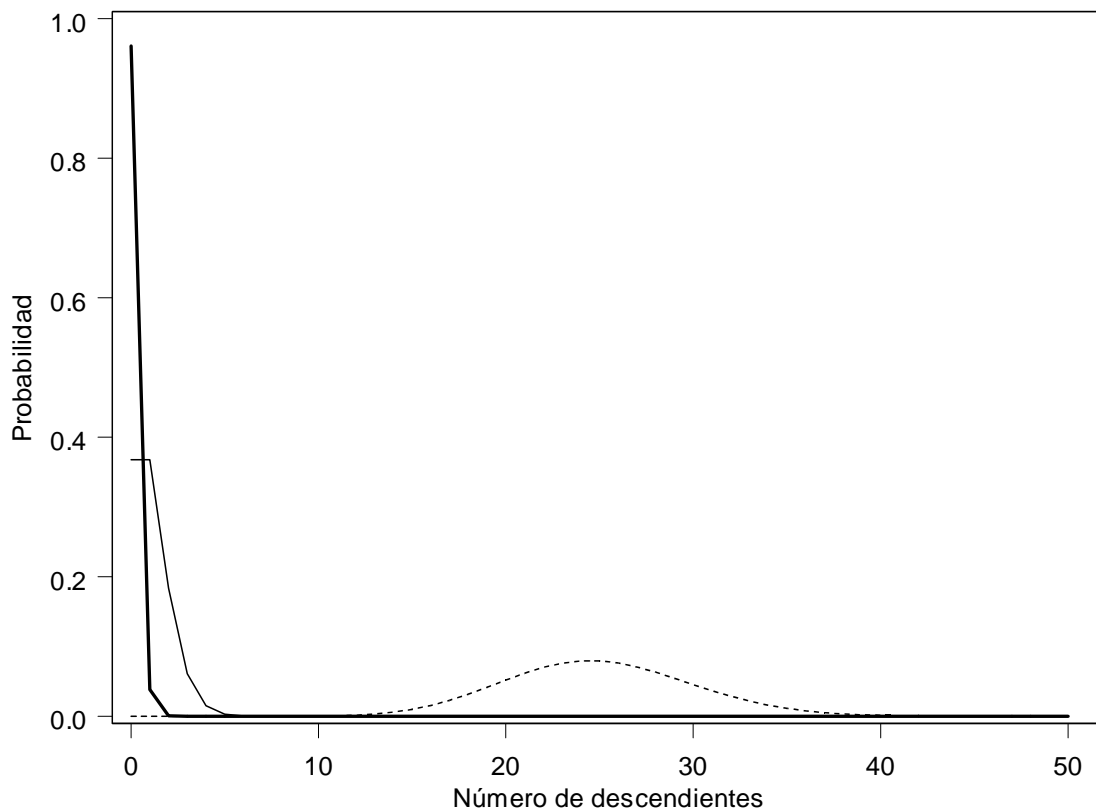


Figura 2. Distribuciones de probabilidad (Poisson) del número de descendientes para una población de 100 hembras y 4 machos en la que el número de descendientes es aleatorio. Se indican vías padre-hijo y madre-hija (trazo fino), padre-hija (trazo punteado) y madre-hijo (trazo grueso).

En la Figura 2 se graficaron distribuciones de probabilidad para una situación típica de poblaciones de animales domésticos en las que el número de machos reproductivos es usualmente mínimo. Para este ejemplo, el número de descendientes para las vías padre-hijo y madre-hija oscilará alrededor de un valor medio de 1, alrededor de 25 (N_H/N_M) para la vía padre-hija, y alrededor de 0,04 (N_M/N_H) para la vía madre-hijo. En otras palabras, el número de

descendientes esperados del mismo sexo es el mismo, tanto para padres como para madres. En contraste, el número esperado de hijas por padre será muy superior al número esperado de hijos por madre. Como cada sexo aporta la mitad de la composición genética de su descendencia, resulta evidente que:

La importancia genética de los machos supera ampliamente a la de las hembras.

Estructura genética

Desde un punto de vista genético, la mayoría de las razas de animales domésticos está *estratificada* (Figura 3). Este tipo de estructura se originó más o menos en la misma época (siglo XVIII) y en forma simultánea con el inicio de los registros genealógicos (en *herdbooks* y *flockbooks*) de razas de bovinos, ovinos, cerdos y equinos, principalmente en Gran Bretaña. El concepto de elite y los registros de genealogía son, por supuesto, mucho más antiguos pero su uso generalizado en el hemisferio occidental fue mayormente consecuencia del interés de los criadores británicos.

La cúspide de estas estructuras jerárquicas estratificadas está ocupada por animales supuestamente de mérito genético superior, habitualmente conocidos como *puros de pedigree*, aquéllos cuya *genealogía completa (ambos padres) puede rastrearse hasta la población original que dio origen a la raza*.

Entre el estrato de elite y el nivel inferior de animales *generales* (para los que no se mantienen registros de genealogía), existe al menos un estrato intermedio multiplicador usualmente denominado de *puros por cruza*. Este estrato está constituido por animales cuya genealogía materna o paterna (usualmente la paterna), pero no ambas, puede seguirse hasta la población que originó la raza.

Los detalles varían para cada raza, así como las denominaciones particulares de cada nivel (en especial el de puros por cruza), pero el patrón general se mantiene. La reposición de hembras se realiza dentro del propio estrato y la integración genética del sistema se debe fundamentalmente a los machos que son transferidos entre estratos o transmiten material genético a algún estrato inferior a través de la inseminación artificial. La contribución de hembras que cambian de estrato es prácticamente inexistente fuera de las poblaciones de cabaña en las que pueden existir hembras puras de pedigree o puras por cruza que no son identificadas como tales o que se refugan y pasan a formar parte de rodeos o majadas generales. La popularización de la inseminación artificial está haciendo posible la transferencia directa de PP a GE (línea gruesa punteada en la Figura 3).

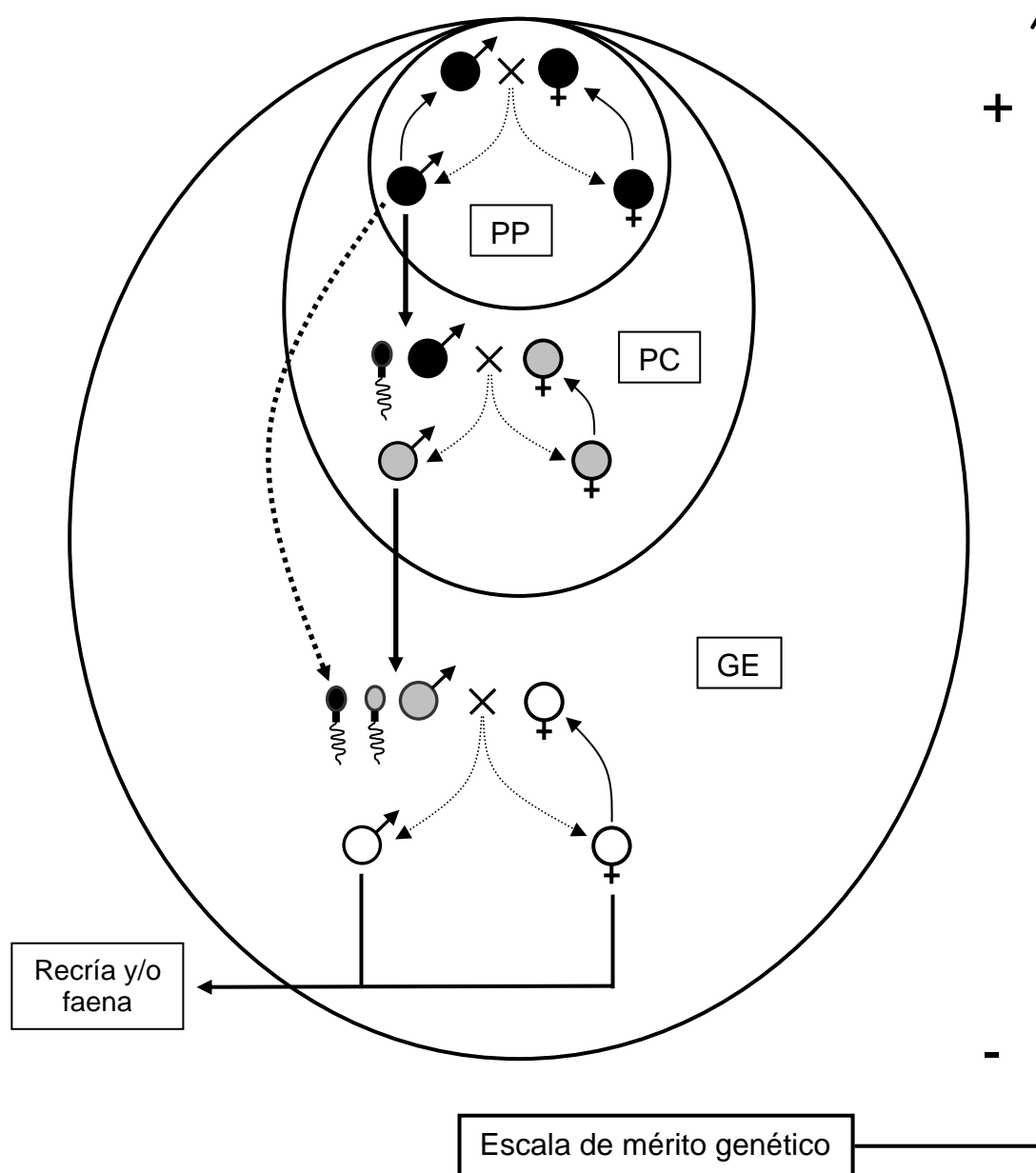


Figura 3. Estructura de estratos. Los símbolos oscuros indican hembras, machos o semen puro de pedigree (PP), los vacíos animales generales (GE) y los grises puros por cruce (PC). Las flechas punteadas de trazo fino corresponden a reproducción, las llenas a selección de reemplazos (trazo fino) o de animales que cambian de estrato (trazo grueso). La línea punteada de trazo grueso indica potencial uso de semen PP en el estrato GE.

El tamaño relativo de los estratos depende tanto de cuestiones de mercado (e.g. demanda promedio de machos puros por cruza para el estrato inferior) como de biología reproductiva (e.g. número mínimo de animales de pedigree requeridos para abastecer de machos o servicios al estrato inmediato inferior). Dentro de razas es común que existan diferencias de tamaño de población entre estratos de entre 1 a 2 órdenes de magnitud (e.g. 10^2 animales en un estrato y 10^3 a 10^4 en el inmediato inferior).

La misma estructura que existe dentro de razas, suele replicarse dentro de cabañas. En efecto, es común que quien cría animales de pedigree, tenga también puros por cruza y generales. Ello determina que la dinámica poblacional de una raza a nivel de país tenga las características que se representan gráficamente en la Figura 4. En esa figura, las poblaciones están representadas por círculos de tamaño proporcional al número de individuos. Los trazos gruesos conectan estratos dentro de cabañas (e.g. 1-2-3) y los trazos finos indican transferencia de reproductores (generalmente machos) o semen entre poblaciones.

Las siguientes observaciones son válidas en general:

- Las poblaciones GE son de mayor tamaño que las PC y éstas que las PP.
- El orden de mérito genético suele ser inverso: $PP > PC > GE$ pero: 1) no todos los animales PP son mejores que todos los PC (aunque en promedio lo sean) y 2) no todos los PC son mejores que todos los GE (aunque el promedio lo sean).
- Quienes tienen mejor PP, usualmente tendrán mejor PC y mejor GE.
- En una situación ideal, todas las flechas deberían apuntar hacia abajo, i.e. en el sentido de transferencias hacia poblaciones de menor mérito genético, lo que indicaría decisiones de compra adecuadas.
- No hay líneas de trazo fino apuntando a poblaciones GE en sistemas PP-PC-GE. Ello indica que las cabañas generalmente utilizan machos de producción propia en sus rodeos y majadas generales.
- Los GE se abastecen de PC y suelen usar más de una fuente de reproductores.
- La mayoría de las cabañas se compran entre sí pero algunas (dos de ellas en la Figura 4) están cerradas al resto. Una *elite* de cabañas líderes suele intercambiar material genético entre sus miembros (i.e. compras, ventas y uso compartido de reproductores) pero mantiene cerrados sus planteles a ingresos desde el resto de las cabañas de la raza. Esas cabañas de elite suelen ser las que esporádicamente importan material genético de países con genética más avanzada. A pesar de esa tendencia, el flujo de material

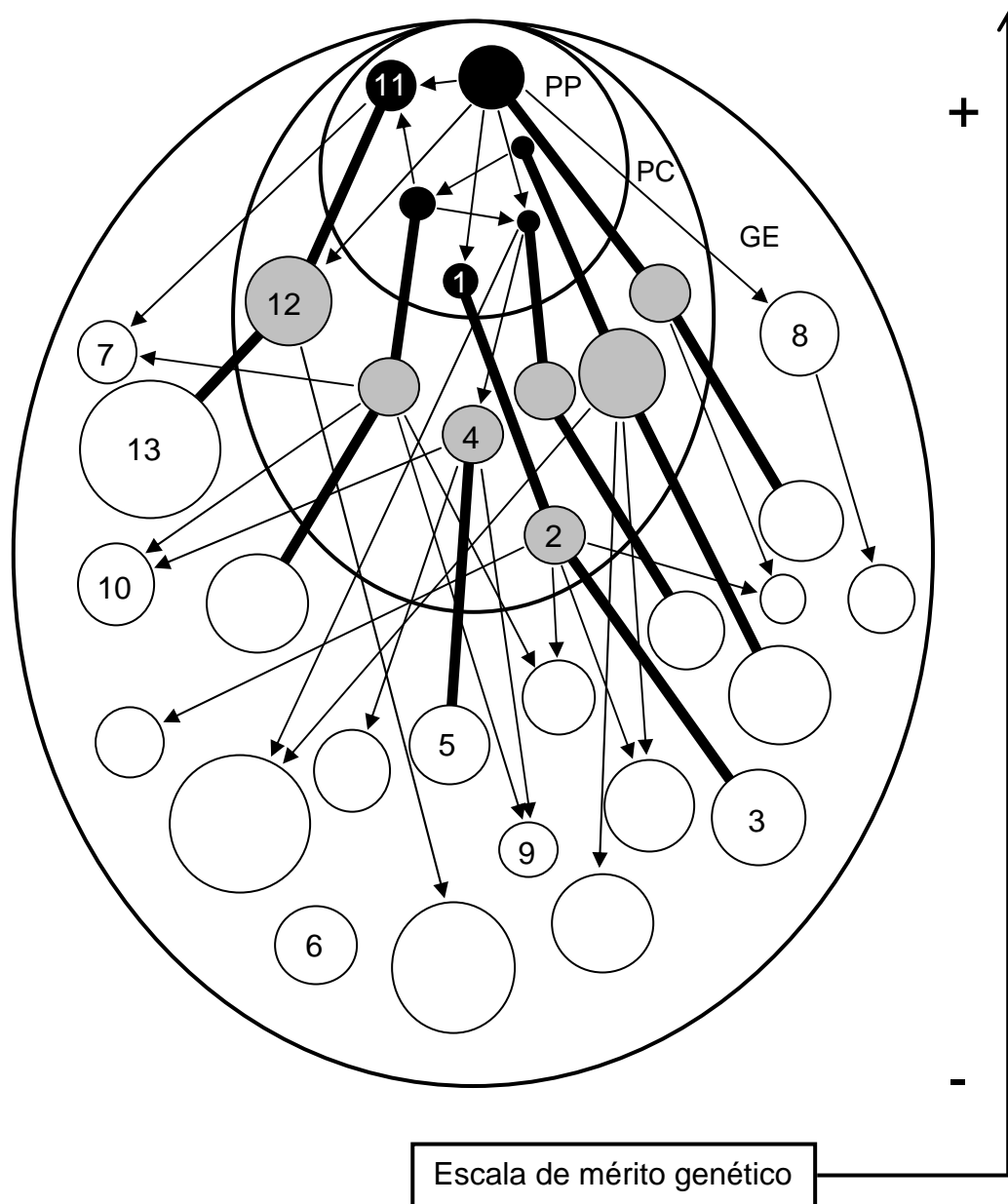


Figura 4. Estructura genética de razas. Los círculos indican poblaciones de animales puros de pedigree (PP, negro), puros por cruce (PC, gris), o generales (GE, blanco). Las líneas gruesas indican la integración de estratos PP, PC y GE dentro de cabañas. La flechas indican transferencia (usualmente por venta) de animales entre poblaciones. Detalles y comentarios en el texto.

genético entre cabañas suele ser errático, cambiante en el tiempo, y obedece principalmente a cuestiones de apreciación personal y/o mérito genético evaluado en el exterior.

- Algunas empresas sólo constan de PC y GE (e.g. 4-5).
- Algunas poblaciones GE (e.g. 6) se autoabastecen de reemplazos; en general se trata de explotaciones no comerciales o de muy reducida escala.
- Algunas poblaciones GE (e.g. 7, 8) se abastecen directamente de PP y, en algunos casos (e.g. 8), comercializan reproductores no 'registrados' a otras poblaciones GE.
- Las diferencias en mérito genético entre poblaciones que se abastecen de las mismas fuentes (e.g. 9 y 10) pueden deberse a diferente elección de reproductores y/o diferencias de mérito genético inicial que se reducirán eventualmente.
- La variabilidad en diferencias en mérito genético entre estratos dentro de cabañas (e.g. comparar 1-2-3 con 11-12-13) se debe a diferentes políticas de selección y uso de reproductores.

Para completar el esquema a escala de una economía, debe indicarse que la cúspide del sistema (PP) está habitualmente abierta a una constante *importación* de material genético de países en los que existen planes de mejoramiento genético con base científica (e.g. Australia, Nueva Zelanda, UE, USA).

Argentina, como el resto de las economías periféricas, es consumidor de genética animal producida por economías tecnológicamente más avanzadas.

Algunas consecuencias importantes de la estratificación son las siguientes:

- *El mejoramiento genético de los estratos inferiores depende del que se produzca en la cúspide.*
- *El mejoramiento genético animal en el país depende casi exclusivamente del nivel genético y, en última instancia, de los planes de mejoramiento en curso en los países desde donde se importan recursos genéticos.* La posición relativa de Argentina a esta escala es similar a la de un cabañero que compra puros de pedigree de cabañas 'de elite' locales pero a quien nadie compra sus propios puros de pedigree. La elección de material que pueda hacerse al importar animales, semen, o embriones puede reducir el atraso en el mejoramiento.
- A escala local se replica idéntico fenómeno. *Un productor no puede lograr mejor nivel genético que el de una cabaña de la que se abastezca de*

reproductores regularmente. A lo sumo, puede aspirar a estar tan cerca como sea posible del nivel genético de esa cabaña.

Aunque las diferencias de nivel genético entre poblaciones son difíciles de estimar con precisión (particularmente en Argentina por la escasez de pruebas de comparación directa de animales o estaciones de prueba), es ilustrativo evaluar el posible atraso asociado a diferentes estructuras de población.

Cuando se trata de mejorar genéticamente en una estructura como la indicada en la Figura 3, pueden distinguirse 4 vías relacionadas al origen genético de los animales utilizados en el estrato GE:

- *padres de machos*, producidos en el estrato PP
- *madres de machos*, también producidas en el estrato PP
- *padres de hembras*, que provienen del estrato PC y
- *madres de hembras*, que son las únicas producidas en el estrato GE

Por razones que resultarán evidentes después de conocer como se produce el mejoramiento genético por selección (principalmente porque es posible elegir pocos padres entre muchos candidatos), se verifica que la vía *padres de machos* es la responsable de la mayor parte del mejoramiento genético que puede lograrse en todo el sistema.

La contribución al mejoramiento genético de la vía *madres de hembras* (única totalmente controlada por el productor GE) no suele superar el 10 % (Morley 1955).

Las diferencias de nivel genético entre estratos originan un *atraso en el mejoramiento* cuya magnitud puede ser difícil de precisar pero que determina, en última instancia, el nivel de producción de los estratos inferiores. Este atraso establece un techo de producción para el estrato general, el más numeroso de la estructura y, por ende, el más importante en términos de volumen de producción.

Interconexión de estratos y atraso en el mejoramiento

Considérese el esquema de 3 estratos de la Figura 5 (PP, puro de pedigree; PC, puro por cruce; GE, general) que reproduce el patrón general descrito en la Figura 3.

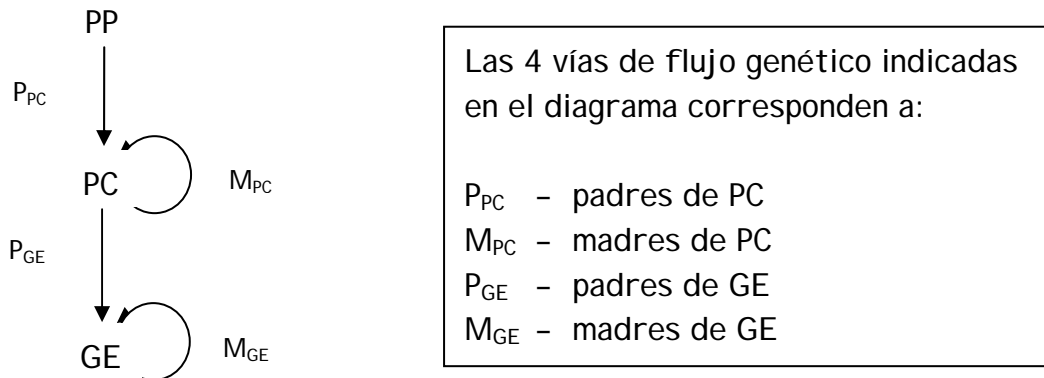


Figura 5. Diagrama de conexión entre estratos puro de pedigree (PP), puro por cruce (PC) y generales (GE). Las flechas indican reposición de reproductores.

El atraso en el mejoramiento (A) se puede cuantificar como la diferencia de mérito genético (G) entre estratos. Para PP y PC será:

$$A_{PP-PC} = G_{PP} - G_{PC} = G_{PP} - \frac{1}{2} [(G_{PP} - A_{PPC}) + (G_{PC} - A_{MPC})]$$

ya que el mérito genético promedio de los padres de PC será $(G_{PP} - A_{PPC})$ y el de las madres $(G_{PC} - A_{MPC})$, porque son nacidas en el estrato PC.

Esa expresión puede escribirse:

$$A_{PP-PC} = G_{PP} - G_{PP}/2 + A_{PPC}/2 - G_{PC}/2 + A_{MPC}/2 =$$

$$A_{PP-PC} = G_{PP}/2 - G_{PC}/2 + A_{PPC}/2 + A_{MPC}/2 = (G_{PP} - G_{PC})/2 + (A_{PPC} + A_{MPC})/2$$

El primer término de esa suma representa la mitad del atraso, de donde:

$$A_{PP-PC} = (A_{PP-PC})/2 + (A_{PPC} + A_{MPC})/2$$

$$A_{PP-PC} - (A_{PP-PC})/2 = (A_{PPC} + A_{MPC})/2$$

$$(A_{PP-PC})/2 = (A_{PPC} + A_{MPC})/2$$

$$A_{PP-PC} = A_{PPC} + A_{MPC}$$

Razonando en forma similar para el flujo genético entre PC y GE:

$$A_{PC-GE} = A_{PGE} + A_{MGE}$$

de donde el atraso total entre PP y GE será:

$$A_{PP-GE} = A_{PPC} + A_{MPC} + A_{PGE} + A_{MGE}$$

El nivel genético puede expresarse en unidades de medida, en unidades económicas (al multiplicarlo por el valor de una unidad de medida) o en años, si se lo refiere al cambio genético anual que se estaría produciendo. El atraso en el mejoramiento se mide en idénticas unidades.

La cuantificación del atraso es importante a diversas escalas de análisis. A igualdad de otros factores, la productividad total que se obtenga de una raza (y de sus cruza con otras) dependerá de la celeridad con que se transmita el progreso genético desde la cúspide hacia la base ya que las poblaciones más numerosas (i.e. las que producirán el mayor número de expresiones fenotípicas de cualquier característica) son las de los estratos inferiores.

De manera similar, en una explotación típica de cabaña que mantenga poblaciones PP, PC y GE, los ingresos derivados por venta de productos (e.g. lana, kg de terneros de destete, grasa butirosa) serán mayores cuando el flujo genético se maximice; por ejemplo, cuando se utilicen como padres sólo los machos seleccionados en el estrato PP.

Un cálculo preciso del atraso en el mejoramiento requiere conocer detalles de los programas de selección en aplicación. Sin embargo, para dos estratos contiguos, en general se cumple que el atraso se reduce cuando:

- se transfieren reproductores de mérito genético superior al promedio,
- se usan los padres del estrato superior en ambos estratos,
- se aplica selección entre las hembras del estrato inferior y
- se reemplazan frecuentemente los reproductores.

Conviene diferenciar tres tipos de negocio: cabañas que sólo están abiertas a animales evaluados en el exterior, cabañas que compran a otras cabañas nacionales, y productores de animales generales. En los tres casos, la mejor estrategia para reducir el atraso es abastecerse de animales con el mayor mérito genético posible. Naturalmente, si el mérito genético es evaluado correctamente, esos animales estarán entre los de mayor precio. Por otra parte, para mejorar rápidamente y reducir el atraso convendría reemplazar frecuentemente los reproductores comprados. Por el contrario, desde el punto de vista de la amortización y dependiendo de su valor venal en relación a su costo como reproductores, probablemente convendría usarlos tantos años como fuera posible. De un balance económico entre estos factores surgirán posibles soluciones cercanas al óptimo.

En las cabañas existe, además, la alternativa de seleccionar tanto machos como hembras de producción propia, lo que puede contribuir a reducir el atraso. Para productores de hacienda general el problema es más crítico porque la única alternativa de selección que contribuiría a reducir el atraso pasa por la vía 'madres de hembras', la menos importante desde el punto de vista del mejoramiento genético.

Bibliografía

- Allan, J.S. 1987. The genetic structure of the Jersey breed in South Africa. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 17: 153-156.
- Azzam, S.M. y Azzam, A.M. 1991. A Markovian decision model for beef cattle replacement that considers spring and fall calving. *J. Anim. Sci.* 69: 2329-2341.
- Barker, J.S.F. y Davey, G.P. 1960. The breed structure and genetic analysis of the pedigree cattle breeds in Australia. II. The Poll Hereford. *Aust. J. Agric. Res.* 11: 1072-1100.
- Bichard, M. 1971. Dissemination of genetic improvement through a livestock industry. *Animal Production* 13: 401-411.
- Crow, J.F. y Kimura, M. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row. New York.
- Davey, G.P. y Barker, J.S.F. 1963. The breed structure and genetic analysis of the pedigree cattle breeds in Australia. III. The Hereford. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 93-118.
- Freden, H.T. 1969. Breed structure and population dynamics of the Canadian Yorkshire pig. *Can J. Anim. Sci.* 49: 291-304.
- Guy, D.R. y Smith, C. 1981. Derivation of improvement lags in a livestock industry. *Animal Production* 32: 333-336.
- Hall, S.J. 1989. Conserving and developing minority British breeds of sheep: the example of the Southdown. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 112: 39-45.
- Hill, W.G. 1972. Effective size of populations with overlapping generations. *Theor.*

- Popul. Biol. 3: 278-289.
- Koots, K.R. y Crow, G.H. 1989. Breed structure of pedigreed Hereford cattle in Canada. *Can. J. Anim. Sci.* 69: 627-634.
- Morley, F.H.W. 1955. Genetic improvement of Australian Merino sheep. *Agricultural Gazette (NSW)* 66.
- O'Huigin, C. y Cunningham, E.P. 1990. Analysis of breeding structure of the Kerry breed. *J. Anim. Breed. Genet.* 107: 452-457.
- Ollivier, 1973. Le calcul de l'effectif génétique des populations animales. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 5: 363-368.
- Robertson, A. 1953. A numerical description of breed structure. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 4: 334-336.
- Robertson, A. y Asker, A.A. 1951. The genetic history and breed structure of British Friesian cattle. *Empire Journal of Experimental Agriculture* 19: 113-130. (Trabajo original sobre estructura de razas, pirámide, atraso)
- Rodríguez Iglesias, R.M. y Latimori, N.J. 1986. Estructura por edades en poblaciones de animales domésticos. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 6: 243-247
- Toll, G.L. y Barker, J.S.F. 1979. Genetic history of the pedigree Poll Hereford breed in Australia: effect of the importation ban. *Aust. J. Agric. Res.* 30: 767-777.
- Wiener, G. 1961. Population dynamics in fourteen lowland breeds of sheep in Great Britain. *J. Agric. Sci.* 57: 21-28.
- Young, G.B. y Purser, A.F. 1962. Breed structure and genetic analysis of Border Leicester sheep. *Anim. Prod.* 4: 379-389.

Apéndice I

La distribución de Poisson (nombrada en reconocimiento al físico y matemático del siglo XVIII Siméon Poisson) se aplica habitualmente para representar variables que contabilizan el número de eventos ocurridos en una dimensión específica (e.g. tiempo, área, volumen, distancia, peso). Ejemplos típicos son el número de accidentes de tránsito por año, el número de plantas infectadas por hectárea, o el número de descendientes de una pareja durante su vida reproductiva.

La aplicación de esta distribución implica asumir que la probabilidad de que un evento ocurra por unidad de dimensión es la misma para todas las unidades (e.g. la probabilidad de tener hijos es la misma para todas las parejas) y que el número de eventos que ocurren por unidad de dimensión es independiente del número de eventos que ocurren en otras unidades (e.g. que el número de hijos que tiene una familia es independiente del número de hijos que tienen las otras).

Si x es una variable aleatoria que puede tomar valores positivos o cero ($x \geq 0$), la función de probabilidad correspondiente es:

$$p(x) = \frac{\lambda^x \cdot e^{-\lambda}}{x!}$$

donde $e = 2,71828$, y λ es el único parámetro de la distribución ($\mu = \sigma^2 = \lambda$) y representa el número promedio de eventos que se verifican por unidad de dimensión.