

CAPÍTULO 4

MEJORAMIENTO GENÉTICO Y CRUZAMIENTOS

Andrés M. Carvajal

Bioquímico, Investigador
INIA Remehue

Héctor Uribe Muñoz.

Méd. Vet., Ms. Dr. Genética
Universidad de Chile

4.1 Introducción

La capacidad o desempeño productivo de los animales depende de sus genes, del ambiente y de la interacción entre ambos factores. De aquí surge la conocida ecuación:

Expresión animal (Fenotipo) = Genética (G) + Ambiente (A) + Interacción (G x A)

A mayor acumulación de alelos o variantes favorables, el animal tendrá el potencial de expresar una mayor productividad. Asimismo, una buena condición ambiental (manejo, sanidad, alimentación, etc.) puede incidir en un muy buen desempeño animal. Por tanto, cada individuo puede alcanzar un techo productivo dependiendo de la raza, de las variantes o polimorfismos que porta y/o expresa, y de las condiciones ambientales que permiten alcanzar dicho techo. Se desprende, entonces, que la observación de los genes o sus variantes puede no ser directa y requiere métodos específicos para su valoración. Como ya se mencionó en el Capítulo 1, los animales poseen dos copias de su información genética, una heredada de su padre y una de su madre. Además de contar con las variantes favorables, el animal a utilizar como reproductor debe tener la habilidad de traspasar dicha información a su descendencia lo que se conoce como mérito genético aditivo. El desafío y oportunidad, entonces, es identificar aquellos animales que tienen un mérito genético superior al promedio poblacional para una o varias características de interés. En los países que tienen ganaderías avanzadas, la identificación de estos animales se lleva a cabo principalmente mediante programas de mejoramiento genético los cuales consisten en la aplicación, a nivel de poblaciones, de principios biológicos, económicos y matemáticos con el objeto de encontrar estrategias óptimas para aprovechar la variación biológica y maximizar su mérito, esto es, acumular en la población genes superiores para una característica dada (Simm, 1998). Un programa de mejoramiento genético considera al menos cinco pasos (Figura 4.1):

1. Definir el objetivo de mejora. Esto es, identificar la meta u objetivo a alcanzar (ej. mejorar la producción de corderos para el mercado, aumentar la productividad del rebaño).
2. Definir características que lleven a alcanzar el objetivo. Se refiere al conjunto de características a evaluar que permitirá alcanzar el objetivo planteado (ej. peso al nacimiento y ganancia de peso al destete, número de corderos nacidos y destetados).
3. Identificar genéticamente los mejores animales para esas características. Requiere un sistema o plataforma de análisis que permita comparar el desempeño productivo de los animales de forma de separar el efecto del ambiente (ej. pruebas de progenie y evaluación genética cuantitativa y genómica).
4. Diseminar la genética de los animales seleccionados. Esto es, utilizar una metodología para diseminar los genes de aquellos animales superiores a la población de interés (ej: inseminación artificial, transferencia de embriones, monta natural).
5. Evaluar el progreso genético en el tiempo. Es importante mantener las evaluaciones en el tiempo e ingresar dichos datos a la plataforma de análisis, de forma de verificar el progreso genético y productivo en el tiempo.-

La aplicación de programas de mejoramiento ha permitido mejorar diversas características productivas de forma sostenida en el tiempo en los animales domésticos, incluyendo los ovinos y bovinos de carne.

4.2 Herramientas de Mejoramiento Genético

I) Selección genética.

Una de las herramientas más utilizadas para el mejoramiento de los planteles animales es la selección genética, la cual genera un cambio (mejora) que puede considerarse de carácter definitivo y acumulativo en el tiempo (Figura 4.2). Hay que tener presente que esta herramienta requiere de tiempo para ser exitosa, pues los resultados se observan de mediano a largo plazo. Además, la selección genética se realiza a nivel poblacional idealmente dentro de poblaciones raciales puras y es más efectiva en aquellas características de mayor heredabilidad, entendiendo por esto, la relación entre la variación genética y la variación fenotípica, esto es, el porcentaje de variación del rasgo que es explicado por el componente genético. La medida de la heredabilidad tiene un rango que va desde 0 a 1, y para cada característica puede ser estimada como baja (0-0,15),

media (0,15-0,4) o alta (0,5-1; ver Cuadro 4.1). A mayor heredabilidad, más explica la genética la medida del rasgo productivo, y mayor aumento puede obtenerse vía selección.

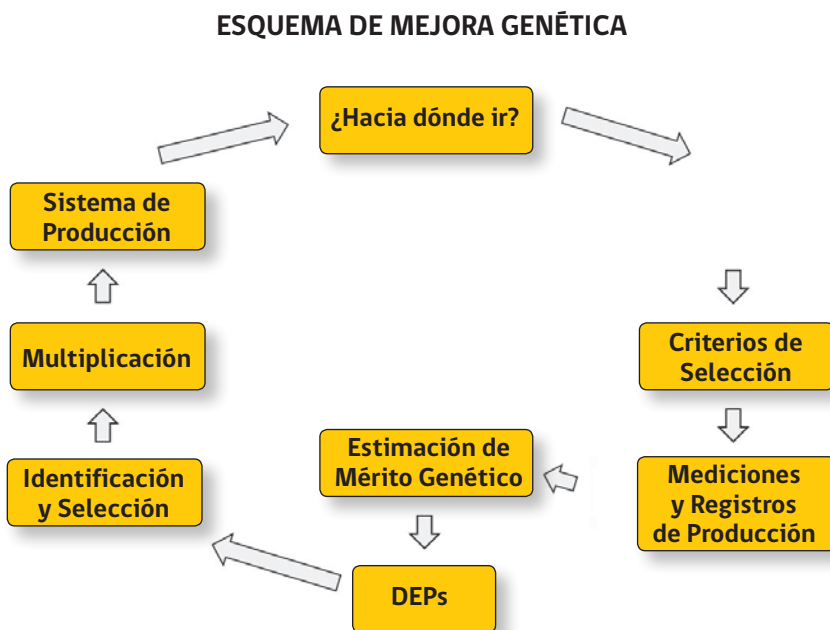


Figura 4.1. Esquema con los principales pasos del proceso de selección genética de los programas de mejoramiento (Fuente: Elaboración propia).

A mayor número de rebaños y de animales participando en el programa de selección, la evaluación genética y la identificación de reproductores portando genes favorables será más precisa. Al identificar los animales superiores y utilizarlos como reproductores, se traspasan las variantes favorables a las siguientes generaciones y se mejora la calidad genética y productiva de los rebaños. Como primer paso en un programa de mejoramiento genético es fundamental definir el objetivo de mejora; esto es relativamente fácil en producción animal ya que generalmente este será económico, es decir, aumentar la rentabilidad de la explotación pecuaria. El segundo paso de un programa de mejoramiento es definir las características que nos llevarán a alcanzar el objetivo económico, esto ya no es tan fácil y dependerá del eslabón en que se encuentra el productor en la cadena productiva, por ejemplo, el criancero que vende kilos de ternero al destete le interesará mejorar el peso al destete. Al engordero, quien compra terneros al destete y los lleva a peso de faena, le interesará mejorar la ganancia de peso desde el destete a faena; será esta

característica la que lo lleve a alcanzar el objetivo de selección que también es económico. Por otro lado, la industria de la carne estará interesado en mejorar otras características como es rendimiento a la canal o infiltración grasa ya que con estas logrará alcanzar su objetivo económico.

Cualesquiera sean las características a seleccionar estas deben ser medibles, lo que junto con el proceso de selección permite controlar el avance en el tiempo hacia el objetivo de selección. Típicamente, las características productivas de selección en bovinos y ovinos de carne son ganancia de peso, eficiencia

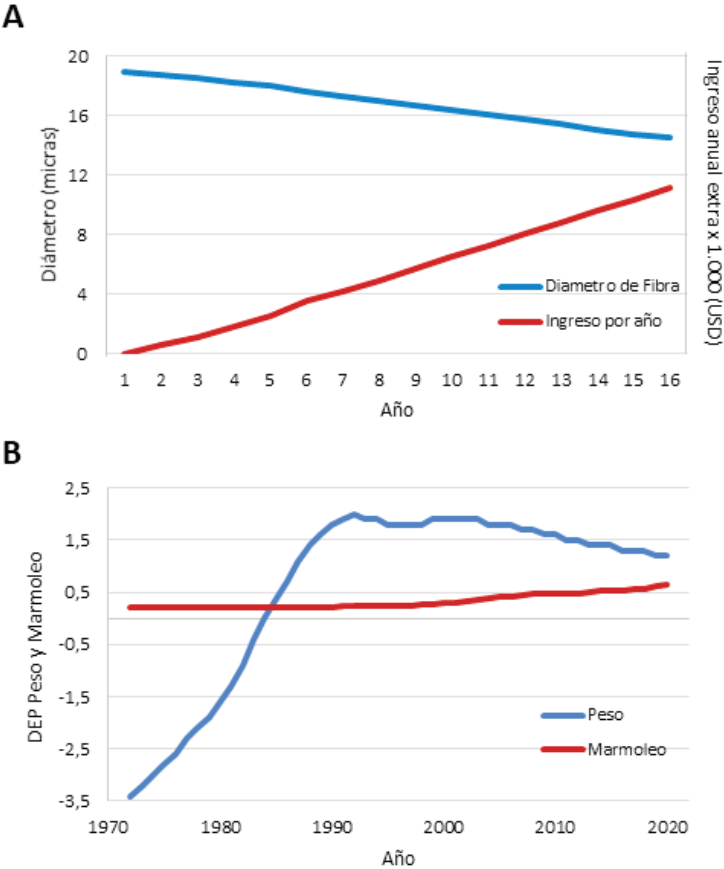


Figura 4.2. Resultados de programas de selección genética para diámetro de fibra de lana de ovinos (A) y para peso corporal y marmoleo en bovinos Angus (B) (Elaboración en base a datos de FAO, 2010 y American Angus Association, 2021).

de conversión y calidad de canal, pero también fertilidad, facilidad de parto y habilidad materna. Como se indicó anteriormente hay que considerar que las características a mejorar en diferentes explotaciones pueden ser distintas, de acuerdo al nivel de la cadena productiva que cada plantel tenga y a la estrategia comercial definida por el empresario para alcanzar el objetivo económico. El objetivo final de cualquier programa de mejoramiento genético es incrementar la rentabilidad, sustentabilidad y facilidad de manejo de los animales, con el propósito de beneficiar al productor.

Cuadro 4.1. Heredabilidad y eficiencia de selección de características en rumiantes (Modificado de Bravo y Romero, 2012).

Carácter	Heredabilidad	selección
Fertilidad	Baja (0,05 - 0,15)	Baja
Prolificidad	Baja (0,05 - 0,20)	Baja
Habilidad materna	Baja (0,19)	Media
Facilidad de parto	Baja (0,18)	Media
Producción (peso al nacimiento, peso al destete, ganancia de peso)	Media (0,2 - 0,3)	Alta
Rendimiento de la canal	Media (0,25 - 0,40)	Media
Calidad de carne (grasa de cobertura, marmóreo)	Media a Alta (0,2 - 0,4)	Muy alta
Circunferencia escrotal	Media a Alta (0,2 - 0,4)	Muy alta

El objetivo de mejoramiento se alcanza con dos componentes: 1- Estimadores de mérito genético aditivo para la característica a ser mejorada; y 2- El valor económico de esa característica (EV; Amer, 2000). El mérito genético aditivo se denomina "valor de cría" (en inglés *breeding value*, BV), pero como este no se conoce y solo se estima se habla de "valor de cría estimado" (en inglés *Estimated Breeding Value*, EBV; Greeff y cols., 2010). Como ya se mencionó en el primer capítulo, la mayoría de las características productivas son cuantitativas, por tanto, para la estimación de los EBVs se asume que una gran cantidad de genes (cada uno con efecto individual muy pequeño) contribuyen de forma aditiva o sumatoria a la expresión del fenotipo de la característica que nos interesa. La predicción o estimación de estos EBVs se realiza utilizando información fenotípica e información genealógica, con esto se identifica el mérito genético aditivo de cada animal y se separa de los efectos ambientales (Falconer y MacKay, 2001). De lo anterior se deduce que es de vital importancia contar con registros productivos individuales (fenotipo), así como registros genealógicos precisos (Cuadro 4.2), cada característica que se quiera mejorar debe ser medida en forma individual en la población. Para la identificación precisa de los

animales se utiliza un dispositivo con un código numérico único, esto dentro del mismo predio y a través de predios, de modo que no exista posibilidad de repetición de números en el tiempo (Figura 4.3). Por ejemplo, el objetivo de mejora puede ser generar reproductores que favorezcan el aumento de los ingresos por producción de mayor cantidad de carne por animal, para lo cual la empresa ha definido que requiere aumentar el peso al destete, el rendimiento a la canal o la proporción de cortes de mayor valor. Dado que la ganancia de peso en rumiantes es una característica fuertemente influenciada por la alimentación (ambiente), el procedimiento estadístico usado en la estimación del valor de cría del reproductor debe ser capaz de separar el valor ambiental para poder identificar cuáles son los animales de mayor valor genético aditivo (De la Barra y cols., 2012). Algunos efectos no genéticos importantes a considerar en las estimaciones de valor genético aditivo son: sexo, edad, tipo y año de parto, época de encaste, tipo de alimentación, etc. El análisis de toda esta información (producción y genealogía) es el tercer paso de un programa de mejoramiento genético que nos lleva a la identificación de animales genéticamente superiores. Este es el objetivo de la genética cuantitativa y se basa en métodos matemáticos y estadísticos cuya mejor versión es la metodología conocida como BLUP (en inglés *Best Linear Unbiased Prediction*; Henderson, 1988) o “Mejor Predictor Lineal Insesgado”. La estimación del mérito genético aditivo podrá ser diferente a lo observado productivamente en el propio animal, ya que esto último pudo ser influenciado fuertemente por el ambiente o por otros efectos genéticos (dominancia o epistasia) que no se traspasan a la descendencia. Por lo tanto, no siempre un animal que ha presentado buenos registros de producción indica que este es genéticamente bueno y que reflejará esta tendencia en su progenie. Es muy importante considerar que la metodología BLUP entrega estimaciones de valor genético aditivo que son relativas al promedio de la población de animales de donde se obtuvieron los datos para hacer el análisis, por tanto, la extrapolación de estos valores a otras poblaciones que no participan en la base de datos es matemáticamente incorrecta.

Cuadro 4.2. Ejemplo de planilla de registro de pariciones (Fuente: Elaboración propia).

Animal	Sexo	Fecha de nacimiento	Madre	Lactancia	Padre	Tipo de parto*	Lote	Peso al Nacimiento (kg)
45009	M	11-10-2019	380/04	4	711251	1	1	4,2
45109	H	15-10-2019	420/05	3	711274	2	1	3,1
45209	M	15-10-2019	420/05	3	711290	2	1	3,1
45210	M	21-10-2019	421/02	2	712753	1	2	4,0
45214	H	03-11-2019	422/05	2	712772	1	2	4,5

M, macho; H, hembra; *1, parto simple; 2, parto doble.



Figura 4.3. Ejemplo de dispositivo (crotal) de identificación único (Extraído de De la Barra y cols., 2012).

Es posible que en un plantel el objetivo de selección se alcance con más de una característica o criterio. En ovinos, por ejemplo, la producción puede orientarse a carne y/o lana o en algunos casos a leche (Safari y cols., 2005; Cuadro 4.3).

La tendencia mundial durante el último tiempo ha sido especializar los sistemas de producción, así, los sistemas de carne utilizan razas cada vez más especializadas en conformación y prolificidad, y sistemas de lana utilizan

Cuadro 4.3. Características productivas utilizadas como criterios de selección en producción pecuaria (Modificado de Bravo y Romero, 2012).

Producción de Carne	Producción de Lana	Producción de Leche
Peso corporal (al nacimiento, al destete, a la faena; en kg)	Peso del vellón sucio y limpio (kg)	Producción de leche (litros)
Calidad de canal (espesor de grasa dorsal medido en el punto C*, en mm)	Rendimiento al lavado (%)	Composición de la leche (% grasa, % proteína)
Calidad de canal (área de ojo del lomo medido en el punto C*, en mm)	Largo de mecha (mm)	Producción de grasa y/o proteína (kg)
	Diámetro de fibra (micras)	

genotipos productores de lanas más finas o de fibras especiales. Ahora si el productor quiere desarrollar más de un rubro, seleccionará animales doble propósito y unificará las áreas productivas dando una ponderación a cada una de las características de acuerdo al rédito económico que estas entreguen. En este caso, se usa un índice de selección o de mérito total en el cual se pondera la relevancia de cada característica de acuerdo a su importancia económica en los mercados donde los sistemas productivos se desarrollan o comercializan (Lembeye y cols., 2014).

De esto se desprende que el cálculo de los valores económicos de estas variables debe realizarse en cada ambiente o territorio pues su ponderación económica puede ser distinta en cada región. Es por esto que existen diferentes índices de selección en los países o incluso en distintas regiones dentro de un mismo país. Hay que señalar que cuando se selecciona para alguna característica se está seleccionando en forma indirecta para otras que pueden estar correlacionadas a esta. En algunos casos las características pueden estar genéticamente relacionadas (correlación) y por tanto suelen variar en el mismo sentido u opuesto. Un índice de selección, para seleccionar por más de una característica, permite lograr el máximo progreso genético por unidad de tiempo y se expresa en unidades monetarias, el valor del índice en un animal expresa el mérito genético-económico de este. Cada variable productiva debiera ser incorporada al índice de acuerdo a su importancia económica relativa y a las necesidades de la industria o mercado en donde los sistemas productivos se desempeñan (Carvajal y cols., 2012). No obstante, hay que considerar que, a mayor número de características incorporadas al índice de selección, menor será el avance genético en cada una de ellas. Sin embargo, si cada una de las características incluidas en el índice contribuye significativamente a alcanzar el objetivo, el avance genético-económico será mayor.

El primer paso para implementar un índice de mérito total es definir el genotipo agregado a través de una función del objetivo de mejoramiento. Esta función requiere conocer el valor genético verdadero de cada característica incluida en el índice. Matemáticamente se expresa como:

$$T_j = v_1 A_{1,j} + v_2 A_{2,j} + \dots + v_t A_{t,j}$$

Donde:

- T_j = mérito genético total o genotipo agregado del animal j.
- v_i = valor económico de la característica i (i= 1, 2,...,t).
- A_{ij} = valor genético verdadero del animal j para la característica i.
- t = número de características incluidas en el índice.

El valor económico de una característica (v_i) se define como el cambio

de rentabilidad cuando se aumenta el rendimiento en una unidad de esa característica manteniendo las otras constantes. Dado que el mérito genético verdadero (A_{ij}) no es conocido, para la aplicación de un índice éste tiene que ser estimado. Veamos un ejemplo:

$$I = (\$100 \times EBV_{PN}) + (\$200 \times EBV_{PD}) + (-\$25 \times EBV_{CP})$$

Donde I representa el índice o mérito genético del animal y EBV el valor genético estimado para cada característica: PN, Peso al nacimiento, PD, peso al destete, CP, carga parasitaria. En este ejemplo el índice de selección incluye 3 características, siendo igual a la sumatoria del valor genético del peso al nacimiento más el peso al destete, menos el valor genético de la carga parasitaria, cada una de ellas ponderada por su valor económico.

Los modelos estadísticos a usar en la estimación de valores genéticos aditivos se basan en información productiva individual de cada animal y de los parientes de éste. La mayor cantidad de información que sea factible de recopilar permitirá incrementar la seguridad de los valores genéticos estimados. En general, los predios manejan información histórica de partos, de pesos, de rendimientos, entre otros, si esto está acompañado de una buena identificación de los animales puede usarse como punto inicial en la estimación de valores genéticos. Sin embargo, la generación de bases para el mejoramiento genético también puede partir de cero, es decir, en planteles que no tienen dichos registros, pero se organizan y articulan para generarlos y, en la medida que la base de datos se amplíe en el tiempo, se podrá estimar de mejor forma el valor genético aditivo para cada animal en cada una de las variables de interés. Lo anterior indica que el sistema de evaluación usa información histórica, por lo tanto, la identificación individual única de los animales a través del tiempo, su filiación genealógica y sus mediciones fenotípicas, son de crucial importancia.

Como resultado de la evaluación genética se obtienen estimaciones del valor genético aditivo de un animal (EBV, una estimación de A_{ij}), con lo que es posible proceder a ordenarlos jerárquicamente en un ranking y hacer su selección (Cuadro 4.4); esto es, decidir qué animales se utilizarán como reproductores. Con la metodología estadística disponible, cada animal que se incluya en el análisis obtiene una estimación de su valor genético; el animal en cuestión puede haber tenido uno o más registros de producción, o puede no tener registros y estar emparentado con animales dentro del análisis que tienen registros (Henderson, 1988).

Cuadro 4.4. Ejemplo de ranking de evaluación genética estimando EBV y DEP para peso al destete (Modificado de De la Barra y cols., 2012).

Ranking	Crotal	Criadero	EBV	DEP
1	45344	Santa Renata	+2,12	+1,06
2	45725	Eleonor	+2,06	+1,03
3	45876	Pirámide	+1,98	+0,99
58	45665	Santa Renata	+0,02	+0,01
79	46224	Bidaurre	-0,80	-0,40
127	48778	Eleonor	-1,34	-0,67
223	48945	La Serena	-1,56	-0,78

La estimación del valor genético aditivo está libre de otros factores ambientales como son edad del animal, rebaño o mes de nacimiento. La interpretación de un valor genético de peso al destete de +10 kilos, por ejemplo, es la siguiente: si este reproductor se cruza al azar con hembras de la población, el valor genético aditivo promedio de su progenie (hijos e hijas) será de 5 kilos por sobre el promedio de la población. La desviación promedio de la progenie es la mitad del valor genético aditivo (o sea 5 kg) y se conoce como Desviación Esperada de la Progenie (DEP) la cual permite comparar animales entre distintos años, cabañas y categorías; son las DEPs las que en general aparecen publicadas en catálogos de comercialización de reproductores. Por ejemplo, si el criterio de selección que se quiere mejorar en una población bovina es peso al destete se escogerán como reproductores a aquellos toros que tengan una DEP alta para peso al destete. Lo anterior considera que los animales con mayores DEPs para peso al destete descritos en el ranking también reúnen las características morfológicas de acuerdo a los estándares de su raza o muchas veces a preferencias personales del criador propietario del rebaño. Otro parámetro importante en las evaluaciones genéticas es la confiabilidad de la DEP, la cual refleja la correlación entre el valor genético verdadero de un animal (el cual es desconocido) y su predicción. Su valor oscila entre 0 y 1 y depende de factores como el número de registros y de parientes considerados en el análisis y la heredabilidad de la característica. Veamos un ejemplo sobre la comparación de DEPs en bovinos de carne (Cuadro 4.5):

Cuadro 4.5. Comparación entre DEPs de dos toros para ganancia de peso (Fuente: Elaboración propia).

DEP (kg)	Parámetro		
Toro	Peso al nacimiento	Peso al destete	Peso al año
A	+2,2	+10,0	+18,0
B	-0,5	+3,2	+13,5
Diferencia	2,7	6,8	4,5

Los valores de DEP no implican que el toro A aumentará en 2,2 kg el peso al nacimiento de su progenie, ni adicionará 10 kg al destete o 18 kg al año. Lo que indica son las diferencias entre los dos toros (A y B) respecto a los pesos promedio de sus crías si fueran cruzados con el mismo grupo de vacas. Así, las crías del toro A tendrán un potencial genético de pesar 2,7 kg más al nacer que las crías del toro B, y 6,8 y 4,5 kg al destete y al año, respectivamente. Es necesario mencionar que estas DEPs son estimaciones relativas a la población donde se obtuvieron los datos para estimarlas, si un mismo reproductor se analiza en otra población la estimación de sus DEPs puede ser diferente.

Selección Genómica.

Como se mencionó en el capítulo 1, los avances en los conocimientos del genoma de bovinos y ovinos han dado origen a paneles con miles de polimorfismos que pueden ser asociados a distintas características productivas. La comercialización de estos paneles ya es una realidad en cooperativas dedicadas a la venta de reproductores y está impactando fuertemente la industria lechera y también cárnica (Figura 4.4).



Figura 4.4. Chip (panel) para el análisis de marcadores genéticos tipo SNP (Fuente: Google sites; <https://sites.google.com/a/irri.org/snp-genotyping-mmml/services/infinium-6k>).

En el esquema clásico de evaluaciones genéticas para producción de leche el valor genético aditivo de un toro se estima, como ya se mencionó, usando la evaluación productiva de su descendencia. A mayor número de descendientes

evaluados, mayor confianza o precisión en la estimación del mérito genético del toro. Sin embargo, para obtener una evaluación con cierta seguridad, esto es más de un 65%, se requiere un tiempo considerable desde que nace el toro hasta tener registros de producción de leche de sus primeras hijas (4-5 años). La selección genómica consiste en agregar a la estimación cuantitativa del mérito genético de un animal la información de los marcadores propios (SNPs) y los de una población de referencia, los cuales se asocian a diferentes características de interés productivo, y que además posee evaluación genética (Meuwissen y cols., 2001; Figura 4.5).

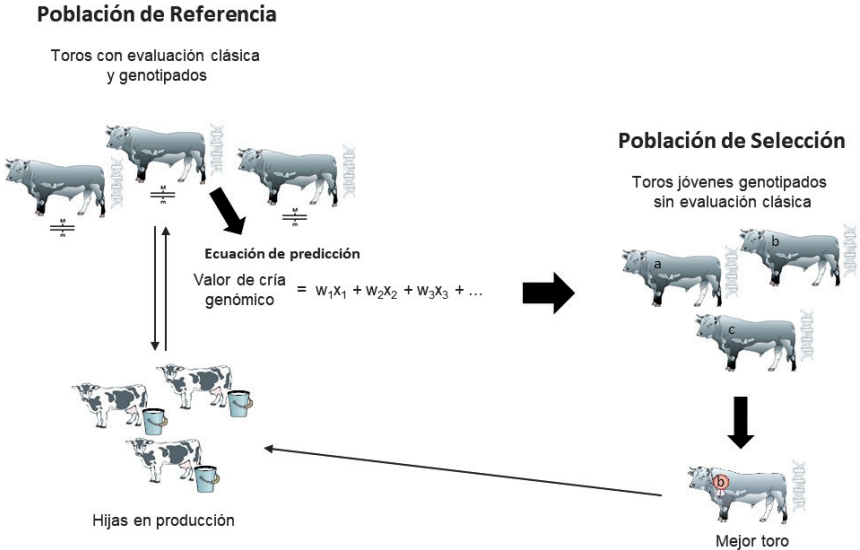


Figura 4.5. Esquema explicativo del proceso de selección genómica. Toros con evaluaciones genéticas convencionales son genotipados utilizando plataformas comerciales de marcadores tipo SNP conformando una población de referencia. El efecto de cada marcador sobre las variables productivas permite construir una ecuación de predicción que se utiliza para identificar los toros candidatos (población de selección) que poseen esa misma distribución de marcadores permitiendo la identificación de animales elite que serán utilizados como reproductores. Al mismo tiempo, dichos animales seleccionados son incorporados a la población de referencia una vez que se disponga de la información fenotípica de sus descendientes (Fuente: Elaboración propia).

La selección genómica permite evaluar características de difícil o tardía medición o de baja heredabilidad (ej. calidad de canal, resistencia a enfermedades o longevidad) y dado que el análisis se puede hacer a una corta edad del animal (de hecho, desde el nacimiento), aumenta la intensidad de selección, se reduce

significativamente el intervalo generacional y con esto aumenta la ganancia o progreso genético. Las primeras evaluaciones genómicas comenzaron a realizarse en Canadá, USA y Australia en 2008 en bovinos lecheros Holstein y Jersey mantenidos en sistemas confinados dado las excelentes bases de datos fenotípicos, y ya en 2016 varios reportes concluían que estas predicciones eran bastante comparables con los promedios de los padres evaluados mediante esquemas clásicos para la gran mayoría de los rasgos examinados (fertilidad, vida productiva y salud mamaria), y se logró una gran reducción en el intervalo generacional. Estas conclusiones han sido reafirmadas por estudios realizados en Canadá, Nueva Zelanda, Holanda y Escandinavia, entre otros (VanRaden y cols., 2009; Wiggans y cols., 2016). En bovinos de carne hoy existen paneles para evaluaciones genómicas en Angus. Hay que recalcar que la información genómica es adicional y complementaria a la obtenida en los programas convencionales. En bovinos de leche se ha incorporado la evaluación genómica lo que no reemplaza la evaluación genética tradicional, esto es un complemento que necesita de la plataforma cuantitativa, pero tiene la ventaja que permite tener estimaciones de DEPs a una edad mucho más temprana reduciendo el intervalo entre generaciones lo que acelera el cambio genético. Hasta ahora el uso de información genómica no elimina la necesidad de tomar registros fenotípicos (producción) ni genealógicos.

Hay que recordar que el proceso de aumentar la frecuencia de genes superiores en una población para una característica cualquiera requiere que la orientación de dicho proceso se mantenga en el tiempo. La interrupción de un programa de mejoramiento genético, la modificación de los objetivos de selección, el cambio de raza, la gestión confusa de datos, el cambio o pérdida del sistema de identificación individual y el encaste eventualmente involuntario o descontrolado de parte del rebaño son aspectos que inciden en que en muchos planteles el avance genético neto pueda ser neutro o incluso negativo. Estas acciones inevitablemente derivarán en un despilfarro de la totalidad de los recursos implicados hasta el momento, debiendo partir nuevamente con el proceso.

II) Cruzamiento.

Otra herramienta para el mejoramiento genético de los planteles es el cruzamiento o exogamia. Esta herramienta se utiliza normalmente para características de baja heredabilidad y es muy utilizada en producción animal pues, a diferencia de la selección genética cuyos resultados son más lentos y debe realizarse a nivel de poblaciones, esto genera cambios importantes de forma rápida y puede ser realizada directamente por el propio productor (FAO,

2010). La desventaja de los cruzamientos es que el 100% de la mejora genética solo se observa en la primera generación, en las futuras generaciones esto disminuye y se hace necesario la gestión de un programa de cruzamientos para mantener parte de la ganancia observada en la primera generación.

Los programas de cruzamientos pueden utilizarse para cruzamientos sostenidos (es decir para la producción continua de animales cruce), para cambiar una raza local a través de la absorción o para crear una raza nueva (sintética) que combine las características deseadas de dos o más razas (Mekonnen y cols., 2020). Sin embargo, el cruzamiento es exitoso sólo si se logra mejorar de forma sostenida y acumulativa una característica del animal y, por tanto, requiere un buen conocimiento de los requerimientos de las razas involucradas (ej. alimentación), buena organización del productor y la identificación precisa de los animales para evitar el cruce de animales emparentados o consanguinidad (Ganzábal y cols., 2002; González y Tapia, 2017). En el caso de los ovinos, los cruzamientos utilizan la diversidad genética existente en las diferentes razas con el objeto de aumentar la productividad respecto al promedio de razas puras. Así, las razas pueden clasificarse como de propósito general, maternas y paternas. Las maternas son seleccionadas preferentemente como vientres de rebaño para producir corderos de mercado y se destacan por su adaptabilidad, longevidad y aptitud reproductiva. Ejemplo de estas son las razas Merino, Romney Marsh, Chilota y Araucana. Las razas paternas son seleccionadas y se utilizan para producir corderos de mercado de alto peso y buena sobrevivencia, velocidad de crecimiento y carcasa. También destacan por su fertilidad y longevidad. Ejemplo de estas son Texel, Suffolk y Hampshire. Razas de propósito general son Dorset, Coopworth y Corriedale (para más detalles de las razas ovinas ver el capítulo 5). El cruzamiento, propiamente tal, se define como el apareamiento de animales de una misma especie, pero de distinta raza o constitución genética, y su objetivo es incorporar genes superiores mediante la absorción o formación de razas (Leymaster, 2002). Producto de este cruzamiento se genera un producto (descendencia) cuyo valor genético depende de los efectos aditivos de cada raza utilizada y de la heterosis (o vigor híbrido). Esta última consiste en que, producto del cruzamiento (mezcla de genes paternos y maternos), se observa que la progenie presenta un valor para la característica de interés mayor al promedio de ambas razas (Pala, 2010). La heterosis es importante en características como habilidad materna, producción de leche y sobrevivencia de corderos, y menos acentuada en características de lana.

En general los cruzamientos se clasifican en absorbentes y rotacionales y a continuación se resumen sus principales características:

A) Cruzamiento Absorbente. Este método se utiliza para sustituir una raza por otra, habitualmente por diferencias muy grandes en una característica de

mucho valor productivo (Figura 4.6). El método es lento y requiere persistir en el cruzamiento por algunos años, hasta que la raza original desaparece y da paso a un rebaño de la raza con que se hizo la absorción. El tiempo requerido para reemplazar la raza es de cuatro generaciones (Figura 4.6) y normalmente resulta más económico que la venta de los animales locales y la compra de animales de la raza que se quiere incorporar. Para la absorción debe considerarse el nivel de adaptación de la raza a incorporar al ambiente local con el objeto de evitar bajas en el nivel de fertilidad o un menor desarrollo.

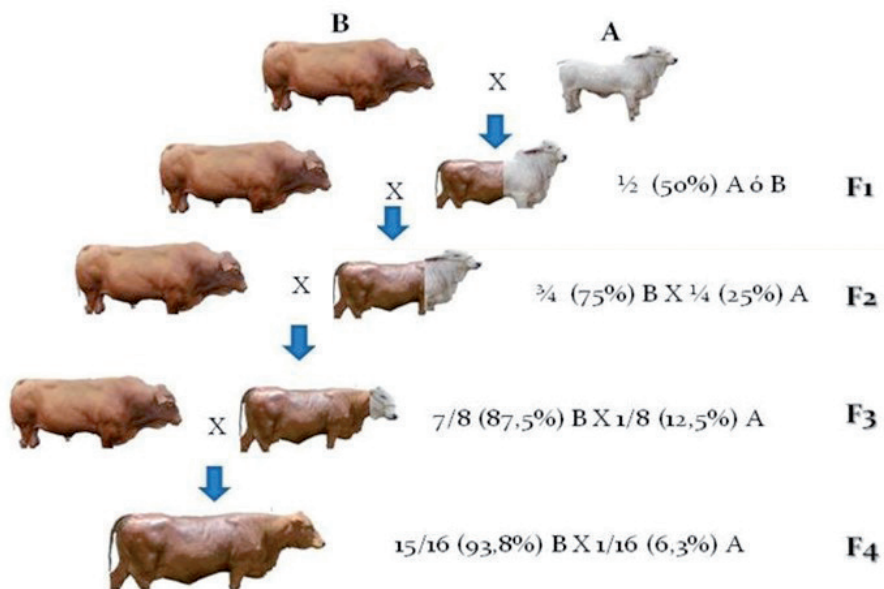


Figura 4.6. Esquema de cruzamiento absorbente de dos razas bovinas para reemplazar la raza A por la raza B. F1 a F4, generaciones resultantes (Extraído de Bueno, 2018).

B) Cruzamiento Absorbente Incompleto. Muchas veces el cruzamiento absorbente se interrumpe en un punto intermedio entre las dos razas implicadas, generándose una población animal intermedia distinta a la raza absorbida y distinta de la absorbente, esto es una nueva raza y cuando se origina de dos razas conocidas se denominan razas sintéticas. Una vez lograda la mezcla de razas deseadas esta se cruza entre sí, sin la participación de las razas originarias. El tiempo requerido es altamente variable, pero se requieren, en ovinos, a lo menos 15 años de cruzamiento sostenido para generar grados de homogeneidad aceptables (Latorre y cols., 2011). Como consecuencia de este tipo de cruzamiento emergen poblaciones o biotipos

nuevos, que una vez estabilizados pueden derivar en nuevas razas. Un ejemplo de este proceso en el país ha sido la introducción de carneros Merino sobre vientres Corriedale en la región de Magallanes con el objetivo de afinar la lana, cuyo resultado generó el ovino Marin Magellan Meat Merino inscrito oficialmente como raza en 2011 (De la Barra y cols., 2018), o el cruzamiento de cuatro razas (Finish, Dorset, Border y Merino) para generar un biotipo de orientación cárnica de alta prolificidad y productividad (De la Barra y cols., 2020).

- C) Cruzamiento Terminal.** Es el tipo de cruzamiento más común y tiene por objeto modificar rápidamente las características productivas del rebaño, pero sin llegar a introducir los genes de la raza del carnero en el rebaño (Bianchi, 2006). En este caso se cruzan las ovejas de la raza base del plantel con carneros de una raza distinta poseedora de los atributos deseables (ej. mayor carcasa), considerando aspectos de la complementariedad entre las razas. Por ejemplo, una madre con buena habilidad materna y bajo requerimiento alimenticio y un padre de buen crecimiento y rendimiento carníco para generar animales para venta de carne. Hay que hacer notar que este tipo de cruzamiento requiere extraer (vender o faenar) la totalidad de la descendencia producto de la cruce, hembras y machos. Esto es de especial cuidado ya que, en la práctica, el alto valor de las corderas de reposición hace que se retengan animales híbridos. No sólo eso, como los animales nacidos serán más grandes que el promedio de sus padres por efecto del vigor híbrido, existirá la tentación de dejar algunos corderos para utilizar como carnerillos. Lo anterior es incorrecto dado que estas hembras y machos son híbridos y no están genéticamente estabilizados, el efecto de la heterosis se debe a genética de dominancia o epistática que no se hereda y que desaparecerá en las siguientes generaciones. La retención de animales híbridos en el rebaño iniciará la transformación descontrolada de la población, eliminando la homogeneidad del tipo animal y haciendo aparecer distintos tipos animales al cruzarse híbridos con híbridos, perjudicando fuertemente la calidad del plantel. Por tanto, para aplicar este tipo de cruzamiento debe existir un plan claro para el destino de toda la progenie cuando no todo este producto se destine al mercado. Lo anterior indica que debe existir un núcleo de la raza materna que provea los reemplazos de las hembras de raza pura del rebaño. El macho a usar en el cruzamiento puede ser comprado en cabañas de prestigio para no tener la necesidad de tener otro núcleo en el predio.
- D) Cruzamiento Rotacional.** En este caso se alterna la raza paterna a utilizar en cada generación y las madres a utilizar son híbridas que se van generando en el mismo rebaño. En general demanda un muy buen manejo y organización predial. Puede realizarse con dos o más razas, a mayor número de razas

mayor es la heterosis posible de retener. Un manejo inadecuado de este tipo de cruzamiento puede generar resultados que no son los esperados.

Dentro de los cruzamientos rotacionales se han desarrollado varios esquemas de acuerdo al número de razas a usar y a la frecuencia de cambio de la raza padre. Uno de estos esquemas se muestra en el Cuadro 4.6 con dos razas que se cambian en cada generación y donde el máximo posible de heterosis a ser usada luego de la cuarta a quinta generación se mantiene en 66%. Si lo mismo se realiza con tres razas se puede usar hasta un 85% de heterosis.

Un sistema sencillo de cruzamientos rotacionales posible de ser usado en rebaños bovinos de carne de hasta 35-40 vientres y que no requiere mucha dependencia de registros es el siguiente (Cuadro 4.7): suponga que el rebaño tiene vacas (35) de la raza Hereford. Estas se pueden cruzar el año 1 con un toro de la raza Angus y el segundo año con el mismo toro Angus. El tercer año se elimina este toro y se usa un nuevo toro de la misma raza Angus, el que también se ocupa el cuarto año. El tercer año este nuevo toro Angus cubrirá vacas Hereford que aún permanecen en el rebaño y las hijas del primer toro Angus, que son una mezcla de ambas razas (HA), por lo que algo de heterosis se conseguirá. El quinto año, cuando las hijas del nuevo toro Angus ya son vaquillas de encaste, se cambia el nuevo toro Angus por otro de la raza original Hereford, este toro se usa por dos años y el séptimo año se cambia este por un nuevo Hereford que se usa también el octavo año. De esta forma los toros no cubren a sus hijas y la raza paterna va rotando para utilizar parte de la heterosis. El séptimo año ya no quedarán vacas originales Hereford del rebaño inicial y todas las madres son cruza con diferentes proporciones de

Cuadro 4.6. Efecto de un esquema de cruzamiento rotacional entre dos razas sobre la heterosis directa en bovinos de carne. Un plantel originalmente de bovinos Overo colorado (OC) es cruzado alternadamente con machos de raza Angus rojo (AR) y OC. Se observa un valor de heterosis estabilizado en aprox. 66% (Fuente: Elaboración propia).

Generación	Raza Madre	Raza Padre	Progenie	Heterosis
0	Ov. Colorado	Angus Rojo	50% OC - 50% AR	100%
1	50% OC - 50% AR	Ov. Colorado	75% OC - 25% AR	50%
2	75% OC - 25% AR	Angus Rojo	37,5% OC - 62,5% AR	75%
3	37,5% OC - 62,5% AR	Ov. Colorado	68,8% OC - 31,3% AR	62,5%
4	68,8% OC - 31,3% AR	Angus Rojo	34,4% OC - 65,6% AR	68,8%
5	34,4% OC - 65,6% AR	Ov. Colorado	67,2% OC - 32,8% AR	65,6%
6	67,2% OC - 32,8% AR	Angus Rojo	33,6% OC - 66,4% AR	67,2%
7	33,6% OC - 66,4% AR	Ov. Colorado	66,8% OC - 33,2% AR	66,4%
8	66,8% OC - 33,2% AR	Angus Rojo	33,4% OC - 66,6% AR	66,8%

ambas razas (H+ y A+), de esta forma se usa parte de la heterosis materna y parte de la heterosis directa.

La única preocupación del productor en este esquema es que cada dos años debe adquirir un toro nuevo y la raza de éste la debe cambiar cada cuatro años. Idealmente el toro a introducir debe venir de un predio que haga mejoramiento genético por las características que interesen al productor. Este esquema puede ampliarse usando tres razas, y otras modificaciones son también posible, pero para evitar problemas de parto debe utilizarse razas del mismo tamaño, dado que el efecto del vigor híbrido producirá descendientes que superen el promedio de las razas puras.

Es importante señalar que la selección genética dentro de razas y el cruzamiento entre razas son herramientas de mejoramiento no excluyentes, sino que complementarias. Es el cabañero quien cría las razas puras y hace selección genética dentro de su raza y es el productor comercial quien ha decidido usar algún sistema de cruzamientos entre razas para beneficiarse del vigor híbrido. Por otro lado, es importante recordar que el biotipo local suele ser el mejor adaptado al sistema de producción vigente, y cualquier cambio de raza debe considerar la compatibilidad de esta con el sistema y las condiciones medioambientales propias, así como los requerimientos del mercado (demanda). En general, se recomienda mejorar el biotipo disponible (aun siendo criollo o no definido) antes de promover su reemplazo. Los genotipos criollos pueden tener producciones bajas pero sus características de rusticidad y adaptación podrían perderse si se reemplazan completamente por razas más productivas.

Cuadro 4.7. Esquema de cruzamiento rotacional modificado de dos razas para rebaños pequeños (Fuente: Elaboración propia).

Año	Toro	Madres
1	Angus	Hereford
2	Angus	Hereford
3	Nuevo Angus	Hereford y HA
4	Nuevo Angus	Hereford y HA
5	Hereford	Hereford y A+
6	Hereford	Hereford y A+
7	Nuevo Hereford	H+ y A+
8	Nuevo Hereford	

H+ y A+ HA: animales producto de cruce Hereford con Angus, 50% de cada raza. A+, animales producto de cruce con un poco más de 50% de genética Angus. H+, animales producto de cruce con un poco más de 50% de genética Hereford.

Bibliografía

- Amer PR. (2000) Trait economic weights for genetic improvement with SIL. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production. Pp. 189-191.
- American Angus Association (2021). <https://www.angus.org/Nce/GeneticTrends.aspx> (Accesado en enero de 2021).
- Bianchi G. (2006) Alternativas tecnológicas para la producción de carne ovina de calidad en sistemas pastoriles. Editorial Hemisferio Sur. 283 p.
- Bravo S y Romero O. (2012) Mejoramiento genético en ovinos. En: O. Romero y Bravo S. (Eds.). *Fundamentos de la producción ovina en la Región de La Araucanía*. Boletín N°245. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA.
- Bueno H. (2018) Cruzamientos. ENGORMIX Ganadería. <https://www.engormix.com/ganaderia-carne/articulos/buenovet-cruzamientos-t42274.htm> (Accesado en marzo de 2020).
- Carvajal AM, De la Barra R y Uribe H. (2012). Objetivos de la mejora genética en bovinos de leche. Informativo INIA Remehue N°88.
- De la Barra R, Carvajal A y Uribe H. (2012) Bases para el mejoramiento genético ovino. En: O. Strauch y R. Lira (Eds.). *Bases para la producción ovina en Magallanes*. Boletín N°244. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA. 151 p.
- De la Barra R, Martínez ME y Carvajal AM. (2018) Conservación genética y registro de nuevas razas ovinas en Chile. Archivos Iberoamericanas de Conservación Animal 12: 9-15.
- De la Barra R, Carvajal AM, Bravo R & Martínez ME. (2020) Stabilization of the morphostructure of a sheep population from a quadruple crossbreeding scheme. Actas Iberoamericanas de Conservación Animal 15: 11-17.
- Falconer DS y Mackay TFC. (2001) Introducción a la genética cuantitativa. Editorial Acribia. Zaragoza, España. 500 p.
- FAO. (2010) Estrategias de mejora genética para la gestión sostenible de los recursos zoogenéticos. Food and Agriculture Organization. 168 p.
- Ganzábal A, De Mattos D, Montossi F, Ranchero G, y cols. (2002) Inserción de tecnologías de cruzamientos ovinos en sistemas intensivos de producción: Resultados preliminares obtenidos. INIA Serie Técnica. Pp. 109-130.
- González V y Tapia M. (2017) Manual de manejo ovino. Boletín N°03. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA. 156 p.

- Greeff J, Kinghorn BP & Brown D. (2010) Breeding and selection. *En: International sheep and wool handbook*. Ed. Nottingham University Press. UK. Chapter 8, Pp. 165-188.
- Henderson C. (1988) Progress in statistical methods applied to quantitative genetics since 1976. *En: Weir BS, Eisen EJ, Goodman MM and Namkoong G. (Eds.). Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*. Sinauer Sunderland, Mass., USA. Pp. 85-90.
- Latorre E, Uribe H, Martínez M, Calderón C & De la Barra R. (2011) Morphology differentiation and structural functionality of ewes due to uncomplete crossbreeding. *International Journal of Morphology* 29: 954-959.
- Lembeye F, Castellaro G, Magofke JC & Uribe H. (2014) Selection indexes and criteria comparisons in Merino precoz sheep kept under range conditions in central Chile. *Archivos de Medicina Veterinaria* 46: 389-397.
- Leymaster K. (2002) Fundamental aspect of crossbreeding of sheep: Use of breed diversity to improve efficiency of meat production. *Sheep and Goat Research Journal* 17: 50-59.
- Mekonnen T, Tadesse Y & Meseret S. (2020) Genetic improvement strategy of indigenous cattle breeds: Effect of cattle crossbreeding program in production performances. *Journal of Applied Life Sciences International* 23: 23-40.
- Meuwissen TH, Hayes BJ & Goddard ME. (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819-1829.
- Pala A. (2010) Crossbreeding in beef cattle using terminal sires. Evaluation of beef breeds Aberdeen-Angus, Hereford, Gelbvieh, Brangus, Salers and Simmental. VDM Verlag. 112 p.
- Safari E, Fogarty N & Gilmour A. (2005) A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livestock Production Science* 92: 271-289.
- Simm G. (1998) Genetic improvement of cattle and sheep. Farming Press, United Kingdom. 433 p.
- VanRaden PM, Van Tassel CP, Wiggans GR, Sonstegard TS, Schnabel RD, Taylor JF & Schenkel FD. (2009) Reliability of genomic predictions for North American Holstein bulls. *Journal of Dairy Science* 92: 16-24.
- Wiggans GR, Cole JB, Hubbard SM & Sonstegard TS. (2016) Genomic selection in dairy cattle: The USDA experience. *Annual Reviews of Animal Biosciences* 5: 309-327.