

CÁLCULO Y APLICACIONES DE LAS EXPRESIONES GENÉTICAS DESCONTADAS EN PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO OVINO EN ARGENTINA

Calculus and applications of discounted genetic expressions in sheep genetic improvement programs in Argentina

Álvarez JM^{12*}, Mueller JP¹, Giovannini N¹, Maizón DO¹, Vozzi AP¹

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ²Universidad Nacional de Río Negro

*E-mail de contacto: alvarez.juan@inta.gob.ar

RESUMEN

Existe una demora hasta que los beneficios del mejoramiento genético se expresan a lo largo del ciclo de vida de los descendientes de los animales seleccionados. Para imputar los beneficios del mejoramiento genético considerando la demora de las expresiones de los caracteres durante la vida de los animales, el flujo genético a través de las generaciones y la contribución diferencial de los machos y hembras a valores presentes, es necesario actualizar las expresiones genéticas aplicando tasas de descuento. Usamos el método de las 'expresiones genéticas descontadas acumuladas' (EGD) para calcular valores aplicables a los sistemas de producción ovina más representativos de Argentina. En particular, consideramos los sistemas laneros, doble propósito y carniceros habituales de la Patagonia, incluyendo rasgos expresados al nacimiento, a la faena de corderos, a edad de borregos, anualmente y en ovejas al descarte o venta. También derivamos las ecuaciones correspondientes para las expresiones de rasgos en capones (machos castrados). Obtuvimos tablas de EGD que facilitan la definición de funciones objetivo e ilustramos con ejemplos del Servicio Argentino de Evaluación Genética de Ovinos (PROVINO).

Palabras clave. mejoramiento genético, objetivos de cría, flujo genético, rumiantes menores, Patagonia.

ABSTRACT

There is a delay until the benefit of genetic improvement expresses throughout the life cycle of the descendants of the selected animals. To attribute the benefits of genetic improvement considering the delay of the expressions of the characters during the life of the animals, the genetic flow through the generations and the differential contribution of males and females to present values, it is necessary to update the genetic expressions applying discount rates. We used the 'cumulative discounted genetic expressions' (EGD) method to calculate values applicable to the most representative sheep production systems in Argentina. In particular, we considered wool sheep, dual-purpose sheep and meat sheep systems of Patagonia, including traits expressed at birth, at lamb slaughter, at hogget age, annually and at culling or sale age. We also derived the corresponding equations for trait expressions in wethers (castrated males). We obtained EGD tables that facilitate the definition of objective functions and illustrate with examples from the Argentinean Service for the Genetic Evaluation of Sheep (PROVINO).

Key words. genetic improvement, breeding goals, gene flow, small ruminants, Patagonia.

Introducción

La superioridad genética de un individuo se expresa en su descendencia directa y en la descendencia de futuras generaciones. Dentro de una misma generación los rasgos de interés económico pueden expresarse en diferentes momentos de la vida del descendiente. Desde el punto de vista económico es importante, entonces, imputar correctamente los beneficios del mejoramiento genético contemplando la demora en la expresión de los caracteres a través de las generaciones y a través de la vida de los animales. A los fines de considerar el impacto económico de estas demoras en la expresión genética se suele analizar el flujo de genes en la población y luego aplicar tasas de descuento a los saldos económicos anuales para así actualizar beneficios económicos por mejoramiento genético obtenidos a través del tiempo (Hill 1971). McClintock y Cunningham (1974) discuten que, en la práctica, es conveniente aplicar los descuentos no a los saldos económicos

directamente sino a las expresiones genéticas de los individuos seleccionados en cada período de tiempo y propusieron para ello una metodología basada en el flujo genético descontado. Este método permite calcular el número de las denominadas Expresiones Genéticas Descontadas (EGD) que computan las expresiones de los genes de un individuo seleccionado a través de las generaciones, actualizadas en función de una tasa de descuento. En consecuencia las EGD reflejan la expresión de superioridad genética de un individuo o de un grupo de individuos seleccionados a través del tiempo. La ventaja de este enfoque es que las EGD son independientes de los valores económicos circunstanciales y sólo requieren definir un horizonte de planificación y una tasa de descuento. Las EGD son independientes de los procedimientos usados para determinar el mérito genético del animal evaluado, pero dependen de la cantidad y el destino de su progenie y de los parámetros de disseminación de genes de esa progenie.

Recibido: Febrero 2022

Aceptado: Octubre 2022

Las EGD permiten responder algunas preguntas que se hacen productores de ovinos tales como: ¿Cuánto más debería pagar por un carnero superior o por una borrega de reemplazo con mérito genético superior? ¿Cuánto debería estar dispuesto a pagar por un carnero terminal? (Amer 1999). Estas preguntas se responden conociendo los méritos genéticos de los animales de interés, el valor económico del rasgo y las correspondientes EGD. En el caso de programas de mejora genética donde el objetivo es la mejora simultánea de varios rasgos las EGD actualizan los correspondientes valores económicos que a su vez ponderan los méritos genéticos para cada rasgo de los candidatos a selección. Los procedimientos de McClintock y Cunningham (1974) para obtener las EGD fueron desarrollados para un caso específico de producción lechera e implican cálculos complejos y engorrosos si se desean replicar en otras especies y en otros sistemas de producción. Amer (1999) presentó un procedimiento con la misma lógica, pero basado en cálculos matriciales que permiten la generalización del método. Aquí utilizamos la metodología de Amer (1999) con algunas modificaciones y extensiones pertinentes para los sistemas de producción ovina argentina, con el objetivo de presentar un procedimiento estándar para el cálculo de las EGD para distintas categorías de animales. En particular se modificó el criterio para calcular EGD anuales y en ovejas al descarte o venta (excluyendo expresiones en ovejas muertas), se consideró que todas las borregas retenidas son seleccionadas para reposición (fijando el factor u de las ecuaciones de Amer (1999) a uno) y se incorporaron ecuaciones para el cálculo de EGD en rasgos de capones (machos castrados). Finalmente ilustramos su aplicación en la definición de los objetivos multi-carácter utilizados por el servicio argentino de evaluación genética de ovinos (PROVINO).

Materiales y Métodos

Sistema de producción y rasgos

Las expresiones genéticas son descontadas asumiendo que los carneros se compran seis meses antes de que nazca su progenie. En el caso de las hembras (o también, capones) se asume que son compradas, o que se incurre en el costo de oportunidad de no venderlas, cuando tienen un año de edad (categoría de borrega/o). Estas edades de compra de carneros o de borregas son las habituales para los productores comerciales. Las situaciones para las cuales se calcularon las EGD comprenden carneros y ovejas cuya progenie puede ser terminal, es decir ser vendida, o cuya progenie puede producir su propio reemplazo y ser vendido el remanente. Los rasgos considerados abarcan aquellos que se expresan al nacimiento, a la faena, a la edad de borrega/o, anualmente y al descarte por edad. Para denominar las EGD se utiliza la nomenclatura de Amer (1999) quien identifica machos y hembras con las letras **M** y **F**, macho terminal con la letra **T**, ovejas terminales con la letra **E** y ovejas que producen su propio reemplazo con la letra **R**. Los rasgos expresados al nacimiento, a la faena, a la edad de borrega/o, anualmente y al descarte o venta por edad se identifican con las letras **L**, **S**, **H**, **A** y **B**, respectivamente. En este trabajo agregamos además la letra **W** para identificar las EGD correspondientes a rasgos expresados en capones (Tabla 1).

En la Patagonia argentina y en ambientes de producción ovina similares suele haber una proporción de capones en las majadas de ovejas que se auto-reemplazan. En esas majadas la

reposición de ovejas y capones proviene de la propia majada y las expresiones de un carnero o de una oveja se contabilizan en la progenie de ambos sexos (columnas de la Tabla 1 encabezadas por **MR-** y **FR-**, respectivamente). Mucho menos frecuentes son majadas de ovejas terminales que incluyen capones, ya que requieren la reposición anual tanto de las ovejas como de los capones con borregas y borregos externos. En ese caso, las expresiones de un carnero proveedor de los reemplazos o de una oveja proveedora de reemplazos se agotan en cada generación (columnas de la Tabla 1 encabezadas por **ME-** y **FE-**, respectivamente). En la Tabla 2 se muestran ejemplos de los rasgos que se expresan en diferentes momentos de la vida del ovino.

La probabilidad de supervivencia de las ovejas de una edad a la siguiente y el número de corderos producidos por cada grupo de edad que sobrevive hasta la faena se encuentra implícita en los cálculos necesarios para obtener todas las EGD. Los grupos de edades se definen en unidades anuales desde el nacimiento (edad = 0). Consideramos un vector $\mathbf{s}_{n \times 1}$, de n probabilidades de que una oveja del grupo de edad $i - 1$ sobreviva y sea apareada en el grupo de edad i ($i = 1, \dots, n$). En el trabajo original este vector contempla la probabilidad de que las ovejas sobrevivan y tengan un parto. Aquí introducimos la primera modificación respecto de Amer (1999) redefiniendo el vector \mathbf{s} , esto permite calcular la expresión de caracteres anuales que no dependen de la reproducción (e.g. producción de lana). Luego consideramos un vector $\mathbf{p}_{n \times 1}$, de números de corderos nacidos por oveja en el grupo i que alcanzan la edad de faena o la edad reproductiva. La edad de faena no requiere otra especificación más que no estar en el periodo entre nacimiento y un año (edad = 1). Por su parte, la supervivencia de corderos (\mathbf{s}) se define a la edad de un año. Se asume que la edad de las ovejas al primer parto posible es de dos años por lo tanto $\mathbf{s}_1 = 0$ y $\mathbf{p}_1 = 0$.

Con esta información y conociendo el umbral de edad de descarte o venta de las ovejas, c ($c \leq n$), se calcula un vector $\mathbf{a}_{n \times 1}$ de probabilidades de que una oveja permanezca en la majada a la edad i dado que estaba presente a la edad 1, como:

$$\mathbf{a}_i = \prod_{j=2}^i \mathbf{s}_j, \text{ para } i = 2 \text{ hasta } c, \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

También se define un vector $\mathbf{b}_{n \times 1}$ con $\mathbf{b}_c = \mathbf{a}_c$ y los demás elementos iguales a cero. Este vector reemplaza al vector \mathbf{d} en el desarrollo de Amer (1999). Análogamente, definimos además un vector $\mathbf{sw}_{n \times 1}$, de n probabilidades de que un capón del grupo de edad $i - 1$ sobreviva al grupo de edad i , considerando $\mathbf{sw}_1 = 0$. Luego, para capones y conociendo el umbral de descarte o venta cw ($cw \leq n$) se construye un vector $\mathbf{aw}_{n \times 1}$, tal que:

$$\mathbf{aw}_i = \prod_{j=2}^i \mathbf{sw}_j, \text{ para } i = 2 \text{ hasta } cw, \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

Al igual que para las ovejas, se define un vector $\mathbf{bw}_{n \times 1}$ con $\mathbf{bw}_{cw} = \mathbf{aw}_{cw}$ y los demás elementos iguales a cero. Los vectores \mathbf{a} y \mathbf{aw} permiten trazar las oportunidades de expresión de rasgos a través de la vida de una oveja y de un capón a partir de los dos años de edad y los vectores \mathbf{b} y \mathbf{bw} permiten ubicar en un vector de igual dimensión la probabilidad de expresión de rasgos al descarte o venta de ovejas y capones, respectivamente.

Expresiones de ovejas terminales

Las EGD de una oveja de una majada con reposición externa de hembras cuya progenie se faena en su totalidad, es decir una oveja terminal, permite introducir el concepto de expresiones

genéticas descontadas en la forma más simple. Si la oveja terminal se adquiere cuando tiene un año de edad, es decir como borrega, las expresiones de rasgos de esa categoría (**FEH**) no requieren descuentos y por definición:

$$\mathbf{FEH} = 1,0.$$

Un ejemplo de **FEH** = 1,0 es la expresión del peso de vellón en una borrega de reposición comprada antes de su primera esquila. Para caracteres que se expresan a otras edades es necesario descontar esas expresiones a la edad de borrega (edad = 1). Para esa tarea se requiere construir una matriz de descuentos $\mathbf{Q}_{n \times n}$, con una tasa de descuento r , tal que:

$$Q_{i,i} = \left(\frac{1}{1+r}\right)^{i-1} \text{ para } i = 1, \dots, n \text{ y } Q_{i,j} = 0 \text{ para } i \neq j.$$

Observar que a la edad = 1, $Q_{1,1} = 1,0$ y las expresiones no sufren descuento, tal cual requiere la definición para esa categoría de edad. Multiplicando la matriz **Q** por el vector **a** (de probabilidad de la oveja de estar viva a través de los años), se obtiene un vector columna con los valores descontados de las expresiones anuales de la oveja. Luego, pre-multiplicando con un vector fila $\mathbf{1}'_{1 \times n}$ cuyos elementos son 1,0 se obtiene un escalar que representa las EGD para caracteres expresados

anualmente durante la vida de la oveja (**FEA**), descontadas a la edad de 1 año, como:

$$\mathbf{FEA} = \mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{a}.$$

Las EGD para caracteres expresados cuando la oveja es descartada por edad (**FEB**) a la edad c (información contenida en el vector **b**) se obtiene como:

$$\mathbf{FEB} = \mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{b}.$$

Por otro lado, el número de las EGD para rasgos de los corderos de una oveja que se expresan al nacimiento (**FEL**) requiere multiplicar las oportunidades de apareamiento descontadas con el vector de tasa reproductiva **p**, tal que:

$\mathbf{FEL} = \frac{1}{2} \mathbf{p}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{a}$, donde el factor $\frac{1}{2}$ es la contribución genética de la oveja a su progenie.

A partir de **FEL** se obtiene el número de expresiones descontadas para caracteres expresados a la faena (**FES**) tomando en consideración la sobrevida ls de los corderos desde el nacimiento hasta la faena:

$$\mathbf{FES} = ls \cdot \mathbf{FEL}.$$

Tabla 1. Terminología usada para las expresiones genéticas descontadas (EGD) de rasgos expresados en diferentes momentos de la vida en descendientes de carneros y ovejas terminales y de carneros y ovejas usados en majadas que se auto-reemplazan.

Table 1. Terminology used for discounted genetic expressions (EGD) of traits expressed at different moments in the life of the descendants of terminal rams and ewes and rams and ewes of self-replacing flocks.

Expresión del rasgo	EGD para carneros			EGD para ovejas		EGD para capones terminales
	Terminal	Majada con reposición externa	Majada con reposición propia	Majada con reposición externa	Majada con reposición propia	
Corderos al nacimiento	MTL	MEL	MRL	FEL	FRL	n.a.
Corderos a la faena	MTS	MES	MRS	FES	FRS	n.a.
Borrega al año	n.a.	MEH	MRH	FEH	FRH	n.a.
Oveja anual	n.a.	MEA	MRA	FEA	FRA	n.a.
Oveja a la venta	n.a.	MEB	MRB	FEB	FRB	n.a.
Borrego al año	n.a.	MEHW	MRHW	FEHW*	FRHW	FEHW
Capón anual	n.a.	MEAW	MRAW	FEAW*	FRAW	FEAW
Capón a la venta	n.a.	MEBW	MRBW	FEBW*	FRBW	FEBW

n.a.: no aplica.

Tabla 2. Expresiones de rasgos en ovinos de diferente edad y categoría.

Table 2. Expressions of traits in sheep of different age and category.

Expresión de rasgo	Ejemplos de rasgos
Cordero al nacimiento	Tipo de nacimiento, peso al nacimiento
Cordero a la faena	Sobrevida a la faena, peso a la faena, ganancia de peso, calidad de carne de cordero, rendimiento comercial, conformación y engrasamiento de carcasa, porcentaje de cortes valiosos
Borrega/o al año	Peso del primer vellón, calidad del primer vellón, peso corporal al año
Oveja anualmente	Peso de vellón adulto, calidad de vellón adulto, producción de leche, calidad de leche, número de corderos destetados
Oveja a la venta	Peso al descarte, calidad de carne de oveja, rendimiento comercial, conformación y engrasamiento de carcasa
Capón anualmente	Peso de vellón adulto, calidad de vellón adulto
Capón a la venta	Peso al descarte, calidad de carne de capón, rendimiento comercial, conformación y engrasamiento de carcasa

Expresiones de capones terminales

Majadas de capones terminales son poco frecuentes, aunque se podrían considerar como tales las secciones de establecimientos de gran escala que utilizan esta categoría para producir lana o emprendimientos de producción de lana sin cría. En todo caso, y de manera análoga al razonamiento utilizado para derivar las expresiones de ovejas terminales, si el capón se adquiere a la edad de un año es decir como borrego castrado, las expresiones de rasgos a esa edad (**FEHW**) no requieren descuentos y por definición serían igual a 1,0. Además, las expresiones anuales de ese capón (**FEAW**) y las expresiones a su edad de descarte por edad (**FEBW**) se obtendrían como $\mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{aw}$ y $\mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{bw}$, respectivamente.

Como se mencionó estas expresiones son útiles para sistemas que producen lana sin cría pero para obtener las expresiones de capones en majadas terminales con ovejas es necesario calcular el número de borregos castrados de reemplazo por cada borrega de reposición externa, categoría de referencia por definición, es decir redefinir **FEHW** y demás EGD en relación a **FEH** = 1,0. Para ello se define un escalar pw de capones por oveja:

$$pw = \text{nro. capones} / \text{nro. ovejas}.$$

Luego se puede calcular el número de borregas (f) para reemplazo de ovejas y el número de borregos castrados (fw) para reemplazo de capones, ambos números calculados por oveja y por año, de modo tal que $f + fw$ involucran toda la reposición. Bajo el supuesto de estructuras de edades constantes en la majada:

$$f = \frac{1}{\sum_{i=1}^c \mathbf{a}_i} v$$

$$fw = pw \cdot \left(\frac{1}{\sum_{i=1}^{cw} \mathbf{aw}_i} \right).$$

El cociente fw/f representa el número de borregos castrados de reposición por cada borrega de reposición. Denominando esta relación rwf se obtienen las ecuaciones para calcular las EGD de borregos castrados, capones anuales y capones descartados por edad o venta, ahora comparables con la expresión de referencia **FEH** = 1,0 e identificadas con un asterisco, como:

$$\mathbf{FEHW}^* = rwf,$$

$$\mathbf{FEAW}^* = rwf \cdot \mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{aw}$$

$$\mathbf{FEBW}^* = rwf \cdot \mathbf{1}' \cdot \mathbf{Q} \cdot \mathbf{bw}, \text{ respectivamente.}$$

Expresiones de carneros que producen ovejas terminales (o capones)

Las borregas hijas de un carnero pueden ser destinadas a reposición de ovejas terminales o pueden ser destinadas a reposición de ovejas que se auto-reemplazan. En el primer caso, las EGD del carnero se obtienen multiplicando las EGD obtenidas anteriormente para una sola oveja terminal (**FEH**, **FEA** y **FEB**) por la cantidad de ovejas terminales producidas por el carnero en su vida útil. Este número depende de la cantidad de ovejas servidas por año (e) y de la cantidad de progenie hembra viva al año de edad de cada oveja servida ($\frac{1}{2}v$, donde el factor $\frac{1}{2}$ toma en cuenta la proporción de hembras en el total v de la progenie). El promedio anual, por oveja, de progenie (de ambos sexos) que llega a edad de faena o a la edad de un año, se obtiene como:

$$v = a'p \cdot (\mathbf{1}'a)^{-1}.$$

El producto $e \cdot \frac{1}{2}v$, representa entonces el número promedio de ovejas terminales que produce en promedio el

carnero por año. Si el carnero se mantiene en servicio por y años, es necesario sumar las expresiones descontadas en esos años. Para ello se usa un vector de coeficientes de descuentos \mathbf{z} , de dimensión y . Asumiendo que los carneros se compran un año antes de que nazca la progenie de su primer servicio, es decir, que al nacimiento de estos corderos se cumple un año de descuento ($i + 1$), los elementos de \mathbf{z} se definen como:

$$z_i = \left(\frac{1}{1+r} \right)^{i+1} \text{ para } i = 1, \dots, y.$$

El vector \mathbf{z} multiplicado por un vector de unos ($\mathbf{1}'$) de dimensión y , permite hacer esa suma de expresiones descontadas en los y años. Luego, considerando que los carneros transmiten un cuarto de sus genes a nietos hijos de sus hijas, las EGD de carneros que generan ovejas terminales para rasgos expresados a la edad de borrega (**MEH**), expresados anualmente (**MEA**) y expresados a la edad de su descarte o venta (**MEB**) son:

$$\mathbf{MEH} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FEH},$$

$$\mathbf{MEA} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FEA}$$

$$\mathbf{MEB} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FEB}, \text{ respectivamente.}$$

Las ecuaciones para calcular las EGD de carneros que generan ovejas terminales para rasgos expresados al nacimiento (**MEL**) y a la faena (**MES**) de sus corderos son:

$$\mathbf{MEL} = \frac{1}{2} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \left[\frac{1}{2} \mathbf{FEL} + \frac{(1+r)}{ls} \right] y$$

$$\mathbf{MES} = \frac{1}{2} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \left[\frac{1}{2} \mathbf{FES} + \frac{1}{2} (1+r) \right], \text{ respectivamente.}$$

Observar que el término $(1+r)$ permite tomar en cuenta que los rasgos de corderos se expresan aproximadamente un año antes que los rasgos de sus medias hermanas destinadas a reemplazo. Cabe señalar que en las ecuaciones **MEL** y **MES** se corrige el error de tipeado en Amer (1999) donde el vector \mathbf{w} corresponde al vector \mathbf{z} (ver pág. 59 en James 2006).

La presencia de capones en una majada de ovejas terminales es muy infrecuente. En tales majadas, tanto las ovejas como los capones que expresan rasgos de un carnero no pueden haber nacido en la misma majada, ya que la misma está compuesta de ovejas terminales y la reposición anual, tanto de ovejas como de capones es externa. Sería el caso de un productor comercial que compra borregas y borregos castrados de un mismo carnero durante y años y , de acuerdo al número de expresiones de ese carnero en esas borregas/ovejas y borregos/capones, el comprador estaría interesado en estimar su valor económico, o el vendedor podría estar interesado en estimar el precio de carneros con ese destino.

De haber una proporción de capones en la majada de ovejas terminales habría que contemplar las expresiones de esa categoría. El producto $e \cdot \frac{1}{2}v$ representa el número promedio de capones terminales por carnero por año. Para relacionar estas expresiones con las de ovejas es necesario multiplicar este producto por rwf . Por lo tanto, luego de considerar la contribución genética del carnero y descontar las expresiones al momento de compra del mismo las EGD para capones son:

$$\mathbf{MEHW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot rwf \cdot \mathbf{FEHW},$$

$$\mathbf{MEAW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot rwf \cdot \mathbf{FEAW}$$

$$\mathbf{MEBW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot rwf \cdot \mathbf{FEBW}, \text{ respectivamente.}$$

Expresiones de ovejas que producen sus propios reemplazos

En el caso de ovejas que crían su propia reposición hay menos expresiones de corderos porque algunos de estos se retienen para reposición de madres. Además, cuando la majada incluye una proporción de capones es necesario considerar que habrá una reducción adicional de expresiones en corderos para atender la reposición de capones. Estas reducciones en expresiones suelen ser compensadas parcialmente, por las expresiones adicionales que se producen en los capones y en los descendientes de las ovejas. El flujo de probabilidad de sobrevivida y parición de una oveja respecto a la edad 1 se describe con una matriz de transición $\mathbf{D}_{h_{hx}}$ dentro del horizonte de planificación h con columnas de probabilidad de sobrevivida y parición desde el nacimiento de la oveja, tal que:

$$\mathbf{D}_{i,j} = \mathbf{a}_{i-j} \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq c \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

Se define una matriz de transición $\mathbf{F}_{h_{hx}}$ de las corderas/os producidos por cada grupo de edad de oveja, ajustado por su probabilidad de sobrevivida (vector \mathbf{a}) y reproducción (vector \mathbf{p}), con elementos especificados de la siguiente manera:

$$\mathbf{F}_{i,j} = \mathbf{a}_{i-j} \cdot \mathbf{p}_{i-j} \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq c \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

También se define una matriz de transición $\mathbf{E}_{h_{hx}}$ de las corderas/as terminales producidos por cada grupo de edad de oveja que están disponibles para la venta, con elementos especificados de la siguiente manera:

$$\mathbf{E}_{i,j} = \mathbf{a}_{i-j} \cdot (\mathbf{p}_{i-j} - f - fw) \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq c \text{ y } 0 \text{ de lo contrario,}$$

donde f es el número de corderas requeridas como reemplazo de ovejas y fw es el número de corderos requeridos como reemplazo de capones, ambos calculados por oveja y por año tal como se definió previamente. Observar que el vector \mathbf{p} se refiere a corderos/as producidos a la edad de faena o reproducción, a través de la vida de una oveja. Entonces la matriz \mathbf{E} representa el flujo de corderos disponibles para la venta. Las matrices de transición correspondientes a la edad de borrega $\mathbf{H}_{h_{hx}}$ y al descarte o venta de la oveja por edad $\mathbf{B}_{h_{hx}}$, se construyen como:

$$\mathbf{H}_{i,j} = 1,0 \text{ para } i - 1 = j \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

$$\mathbf{B}_{i,j} = \mathbf{b}_{i-j} \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq c + 1 \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

La matriz de transición para expresiones en capones de un año de edad (borregos) (\mathbf{Hw}) es igual a la correspondiente de borregas (\mathbf{H}) y las matrices de transición para capones adultos y capones de descarte o venta por edad se construyen como:

$$\mathbf{Dw}_{i,j} = \mathbf{aw}_{i-j} \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq cw \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

$$\mathbf{Bw}_{i,j} = \mathbf{bw}_{i-j} \text{ para } j < i - 1 \text{ e } i - j \leq cw + 1 \text{ y } 0 \text{ de lo contrario.}$$

Es necesario también calcular el incremento en el flujo de genes a través de cada generación. En cada parto la contribución genética de una oveja es $\frac{1}{2}f$ y $\frac{1}{2}fw$ para hembras y capones de la siguiente generación, respectivamente. Si se multiplica la contribución genética a la reposición de hembras en cada parto por la probabilidad de que esté presente en la majada y que tenga un parto para cada año, se puede calcular la proporción de sus genes que se expresan en su descendencia femenina. Para ello se define un vector \mathbf{g} para cada generación considerada como:

$$\mathbf{g}_k = \frac{1}{2}f \cdot \mathbf{D} \cdot \mathbf{g}_{k-1} \text{ para } k = 1 \text{ hasta } m \text{ generaciones.}$$

El factor $\frac{1}{2}$ representa la contribución genética de la oveja a su progenie y la matriz \mathbf{D} su probabilidad de sobrevivida. Para la primera generación ($k = 1$) definimos que la oveja expresa sus genes en la descendencia por primera vez en el año 1, tal que el primer elemento de \mathbf{g}_1 es 1,0 y los demás elementos son iguales a 0. La suma de las expresiones genéticas anuales a través de las m generaciones consideradas se obtiene como:

$$\mathbf{g}_{sum} = \sum_{k=1}^m \mathbf{g}_k.$$

Las matrices de transición \mathbf{D} , \mathbf{E} , \mathbf{F} , \mathbf{B} y \mathbf{H} se utilizan para multiplicar las primeras expresiones por las múltiples expresiones de los genes de cada oveja. Así, por ejemplo, al multiplicar la matriz \mathbf{D} por \mathbf{g}_{sum} obtenemos un vector columna en el que cada elemento representa las expresiones genéticas de caracteres que se expresan anualmente a lo largo de la vida de una oveja, para cada año del horizonte de planeamiento, considerando la expresión en el individuo y en sus descendientes. La suma de todos los elementos de $\mathbf{D} \cdot \mathbf{g}_{sum}$ representa la cantidad de expresiones de caracteres que se expresan anualmente durante la vida de los animales, para todo el horizonte de planeamiento. Ahora bien, dado que estas expresiones se producen en distintos años, es necesario actualizarlas a la edad de un año (edad tomada como referencia). Para ello se utiliza un vector \mathbf{q} , cuyos elementos representan los coeficientes de descuentos definidos como:

$$\mathbf{q}_i = \left(\frac{1}{1+r}\right)^{i-2} \text{ para } i = 1, \dots, h.$$

La potencia $i - 2$ establece un coeficiente de descuento de 1,0 en expresiones al año de edad, considerando que el año 2 se corresponde con la edad de un año (como se mencionó anteriormente, h es el horizonte de planificación en años desde el nacimiento de la oveja). Ahora se puede usar este vector de descuentos para calcular las EGD de los caracteres que se expresan anualmente (\mathbf{FRA}) como:

$$\mathbf{FRA} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{D} \cdot \mathbf{g}_{sum}.$$

Las expresiones genéticas de caracteres de borrega (\mathbf{FRH}) y caracteres que se expresan cuando las ovejas se descartan o venden por edad (\mathbf{FRB}), se pueden calcular pre-multiplicando las matrices \mathbf{H} y \mathbf{B} por la suma de las expresiones anuales respectivamente. Luego, utilizando el vector de coeficientes de descuento se calculan las EGD para:

$$\mathbf{FRH} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{H} \cdot \mathbf{g}_{sum} \text{ y}$$

$$\mathbf{FRB} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{B} \cdot \mathbf{g}_{sum}.$$

En este caso el producto $\mathbf{H} \cdot \mathbf{g}_{sum}$ da como resultado un vector cuyos elementos representan las expresiones de caracteres de borregas. De manera análoga, el producto $\mathbf{B} \cdot \mathbf{g}_{sum}$ genera un vector con elementos correspondientes a las expresiones de caracteres al descarte o venta por edad. Luego, la suma de estos elementos representa las expresiones de estos caracteres para todo el horizonte de planeamiento. Las EGD de estos caracteres se obtienen pre-multiplicando estos vectores por el vector fila de los coeficientes de descuento. Para calcular las EGD de los caracteres expresados en los corderos al nacimiento (\mathbf{FRL}) y a la faena (\mathbf{FRS}) se utilizan las matrices \mathbf{F} y \mathbf{E} que representan el flujo de genes de corderos que sobreviven por oveja viva a la edad 1 y el flujo de genes de corderos disponibles para venta, respectivamente. Entonces:

$$\mathbf{FRL} = \frac{1}{2} \mathbf{q}' \cdot \mathbf{F} \cdot \mathbf{g}_{sum} \text{ y}$$

$$\mathbf{FRS} = \frac{1}{2} \mathbf{q}' \cdot \mathbf{E} \cdot \mathbf{g}_{sum}.$$

A los fines de contemplar las expresiones de genes de ovejas en los capones de la majada, es necesario considerar su contribución genética a la reposición de esos capones. Como se mencionó anteriormente esa contribución es $\frac{1}{2}fw$. Dado que los capones no se reproducen es necesario considerar por separado el flujo de genes en esta categoría. Para ello utilizamos vectores diferentes a los de hembras identificados como \mathbf{gw}_k y \mathbf{gw}_{sum} . En este caso también se multiplica la contribución genética en cada parto por la probabilidad de que la oveja esté presente en la majada y que tenga un parto para cada año. Por lo tanto:

$$\mathbf{gw}_k = \frac{1}{2}fw \cdot \mathbf{D} \cdot \mathbf{g}_{k-1} \text{ para } k = 1 \text{ hasta } m \text{ generaciones.}$$

Para la primera generación ($k = 1$) hay que considerar la proporción de capones de edad 1 en relación a las ovejas la misma edad, por lo tanto el primer elemento de \mathbf{gw}_1 es rwf y los demás elementos son iguales a 0. Nótese que la acumulación de expresiones de capones en cada generación depende de las hembras presentes en la generación anterior que se reproducen, lo cual está representado por el producto $\mathbf{D} \cdot \mathbf{g}_{k-1}$. La suma de las expresiones genéticas anuales de los capones a través de las generaciones se puede calcular como:

$$\mathbf{gw}_{sum} = \sum_{k=1}^m \mathbf{gw}_k.$$

Los capones típicamente expresan características como el peso del vellón anualmente hasta la edad cw y a esa edad expresan rasgos al descarte o venta como el peso corporal. Para actualizar esas expresiones es necesario el vector \mathbf{q} de descuentos y las matrices de transición de expresiones de capones \mathbf{Hw} , \mathbf{Dw} y \mathbf{Bw} , tal que:

$$\mathbf{FRHW} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{Hw} \cdot \mathbf{gw}_{sum}$$

$$\mathbf{FRAW} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{Dw} \cdot \mathbf{gw}_{sum}$$

Asumiendo que no se producen rechazos de capones entre años y que, por lo tanto, las pérdidas son solo debidas a mortandad, las expresiones genéticas descontadas de ovejas que generan sus propios reemplazos para capones que finalizan la vida útil son:

$$\mathbf{FRBW} = \mathbf{q}' \cdot \mathbf{Bw} \cdot \mathbf{gw}_{sum}$$

Expresiones de carneros terminales cuya progenie se destina a faena

Para este caso es conveniente definir el promedio de corderos que se venden o alcanzan la edad reproductiva como reemplazos por año y por oveja que pare. Este escalar se definió como v . También es necesario considerar el número promedio de ovejas por carnero en servicio, e y el número de años promedio que se usan los carneros, y . El caso más simple es cuando toda la progenie de los carneros terminales se destina a faena. En este caso las EGD para caracteres de corderos a la faena (\mathbf{MTS}) y al nacimiento (\mathbf{MTL}) se calculan como:

$$\mathbf{MTS} = \frac{1}{2} \mathbf{1}' \mathbf{w} \cdot e \cdot v \quad y$$

$$\mathbf{MTL} = \frac{1}{2 \cdot ls} \mathbf{1}' \mathbf{w} \cdot e \cdot v = \frac{1}{ls} \mathbf{MTS},$$

respectivamente, donde $\mathbf{1}$ es un vector de dimensión y cuyos elementos son unos, mientras que \mathbf{w} es un vector de dimensión y que contiene los coeficientes de descuento calculados como:

$$\mathbf{w}_i = \left(\frac{1}{1+r} \right)^i \text{ para } i = 1, \dots, y.$$

La potencia i implica que los carneros se compran un año antes de que su primera cohorte de crías nazca o se venda.

Expresiones de carneros que producen ovejas que generan sus propios reemplazos

Para calcular las EGD de carneros que producen ovejas de majadas con reposición propia, sólo hay que reemplazar en las ecuaciones anteriores los valores de las EGD de ovejas terminales, por los de ovejas que generan sus propios reemplazos. De esta manera las ecuaciones para estimar las EGD de caracteres que se expresan cuando son borregas (\mathbf{MRH}), anualmente cuando son ovejas (\mathbf{MRA}) o cuando son descartadas o vendidas por edad (\mathbf{MRB}) quedan expresadas de la siguiente manera:

$$\mathbf{MRH} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRH},$$

$$\mathbf{MRA} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRA} \quad y$$

$$\mathbf{MRB} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRB}.$$

Las EGD de caracteres que se expresan en la progenie de esas ovejas al nacimiento (\mathbf{MRL}) o a la faena (\mathbf{MRS}) se obtienen de (ver Amer 1999):

$$\mathbf{MRL} = \frac{1}{2} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \left[\frac{1}{2} \mathbf{FRL} + \frac{(1+r)}{ls} \right] y$$

$$\mathbf{MRS} = \frac{1}{2} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \left[\frac{1}{2} \mathbf{FRS} + \frac{1}{2} (1+r) \right].$$

A continuación se calculan las EGD de los carneros que producen ovejas que generan sus propios reemplazos, pero para rasgos de capones que se expresan al año como borregos (\mathbf{MRHW}), anualmente (\mathbf{MRAW}) y al final de su vida útil o, más bien, a la edad de venta para faena (\mathbf{MRBW}) como:

$$\mathbf{MRHW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRHW},$$

$$\mathbf{MRAW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRAW} \quad y$$

$$\mathbf{MRBW} = \frac{1}{4} \mathbf{1}' \mathbf{z} \cdot e \cdot v \cdot \mathbf{FRB}.$$

Ejemplos numéricos

Las fórmulas para obtener las EGD se aplicaron a sistemas de producción ovina típicos de la Patagonia, con majadas de razas laneras (e.g. Merino) o de razas de doble propósito (e.g. Corriedale) que, a veces, incluyen una proporción de capones. Se asume que los establecimientos producen sus propios reemplazos de ovejas y producen o compran sus carneros. Las EGD de interés para estos sistemas son entonces las que en su símbolo incluyen la letra \mathbf{R} (auto-reemplazo de ovejas). De todos modos, también se calcularon las EGD para majadas de razas carniceras productoras de carneros terminales (e.g. Texel), siendo que algunas majadas patagónicas retienen una fracción de animales, por ejemplo, ovejas de último servicio, para cruzarlos con carneros carniceros terminales. En esos casos, también interesan las EGD que incluyen en su identificación la letra \mathbf{T} (carneros terminales). En otros casos el interés puede estar en la producción de ovejas terminales cuyas EGD incluyen en su símbolo la letra \mathbf{E} (ovejas terminales).

Los parámetros biológicos utilizados para describir majadas típicas de razas laneras, doble propósito y carniceras se obtuvieron de bases de datos Provino y de publicaciones específicas (Álvarez et al. 2010, 2014 y 2016; Villagra et al. 2015). Se determinó una sobrevida de ovejas en las tres razas del 95% y para capones del 98%, con registros de sobrevida mayores en animales de menor edad y menores en animales de mayor edad. La producción de corderos para faena o reproducción de ovejas Merino, Corriedale y Texel se determinó en 70%, 80% y 90%, respectivamente, con registros de reproducción bastante menores al primer parto y superiores

a edades intermedias. Se consideró una sobrevida de corderos entre nacimiento y faena o un año de edad similar para las tres razas y del 74%. Se presentan los vectores de sobrevida para ovejas (**s**) y capones (**sw**), el vector de reproducción (**p**) (Tabla 3), y otros parámetros biológicos y económicos utilizados (Tabla

4). Los cálculos se realizaron en una planilla Excel y en un programa en código Fortran que están disponibles de los autores y permiten visualizar los procedimientos utilizados y recalcular las EGD para sistemas de producción alternativos.

Tabla 3. Parámetros de sobrevida de ovejas y capones entre años a partir de la edad de borrega/o y tasa reproductiva de ovejas (número de corderos nacidos por oveja).

Table 3. Survival parameters of ewes and wethers between years since hogget age and ewe reproduction rate (number of lamb born by ewe).

Raza	Parámetro (vector)	Edad en años (elemento del vector)						Promedio
		1	2	3	4	5	6	
Lanera	Sobrevida de ovejas (s')	0,00	0,96	0,96	0,96	0,95	0,92	0,95
	Número de corderos por oveja (p')	0,00	0,53	0,77	0,76	0,74	0,71	0,70
	Sobrevida de capones (sw')	0,00	0,98	0,98	0,98	0,98	0,98	0,98
Doble propósito	Sobrevida de ovejas (s')	0,00	0,96	0,96	0,96	0,95	0,92	0,95
	Número de corderos por oveja (p')	0,00	0,60	0,90	0,90	0,84	0,77	0,80
	Sobrevida de capones (sw')	0,00	0,98	0,98	0,98	0,98	0,98	0,98
Carnicera	Sobrevida de ovejas (s')	0,00	0,96	0,96	0,96	0,95	0,92	0,95
	Número de corderos por oveja (p')	0,00	0,70	1,00	0,98	0,94	0,90	0,90

Tabla 4. Definición y símbolos de parámetros utilizados para el cálculo de las expresiones genéticas descontadas (EGD) en razas de ovinos.

Table 4. Parameter definition and symbols used for calculation of discounted genetic expressions (EGD) in sheep breeds.

Parámetro	Símbolo	Raza		
		Lanera	Doble propósito	Carnicera
Edad de oveja al descarte	<i>c</i>	6	6	6
Edad de capón al descarte	<i>cw</i>	3	3	n.a.
Número de ovejas servidas por carnero	<i>e</i>	25	25	25
Número de años de carnero en servicio	<i>y</i>	3	3	3
Número de corderos a faena o reproducción por oveja	<i>p</i>	0,70	0,80	0,90
Sobrevida desde nacimiento a faena o a reproducción	<i>ls</i>	0,74	0,74	0,74
Proporción de capones por oveja	<i>pw</i>	0 y 0,15	0 y 0,15	n.a.
Número de generaciones consideradas	<i>m</i>	4	4	4
Horizonte de planificación	<i>h</i>	10	10	10
Tasa de descuento	<i>r</i>	0,07	0,07	0,07

n.a.: no aplica.

Resultados y Discusión

Resultados numéricos

El desarrollo numérico de los cálculos se presenta solamente para el sistema de razas laneras (sin y con capones) pero los resultados se presentan para las tres razas. Usando los valores de las Tablas 3 y 4 para razas laneras y las correspondientes fórmulas se obtuvieron los siguientes vectores para ovejas y capones en producción **a** y **aw**, y vectores para ovejas y capones al descarte o venta por edad **b** y **bw**:

$$\begin{aligned}
 \mathbf{a}' &= [0 \ 0,9600 \ 0,9216 \ 0,8847 \ 0,8405 \ 0,7733], \\
 \mathbf{b}' &= [0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0 \ 0,7733], \\
 \mathbf{aw}' &= [0 \ 0,9800 \ 0,9604 \ 0 \ 0 \ 0] \text{ y} \\
 \mathbf{bw}' &= [0 \ 0 \ 0,9604 \ 0 \ 0 \ 0].
 \end{aligned}$$

Con el factor de descuento $r = 0,07$ se calculó la matriz de transición de factores de descuento **Q** (matrices provistas como material suplementario; Anexo S1) luego conociendo *ls* y utilizando los vectores **a** y **b** definidos previamente se calcularon las EGD para ovejas terminales **FEA**, **FEB**, **FES** y **FEL**, además de **FEH** = 1,00 por definición. Con los vectores **a** y **b** también se obtuvieron los números de corderos para reemplazo de ovejas, capones y la relación entre ambos, $f = 0,2283$, $fw = 0,0773$ y $rwf = 0,3386$. Luego se construyeron las matrices de transición **D**, **E**, **Ew**, **F**, **B**, **Bw** y **H** (Anexo S1) y se obtuvieron los siguientes vectores de flujo genético a través de generaciones para ovejas y capones:

$$g_1 = \begin{bmatrix} 1,0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, g_2 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0,1096 \\ 0,1052 \\ 0,1010 \\ 0,0959 \\ 0,0883 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, g_3 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0,0120 \\ 0,0231 \\ 0,0332 \\ 0,0423 \\ 0,0497 \\ 0,0380 \end{bmatrix}, g_4 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0,0013 \\ 0,0038 \\ 0,0073 \\ 0,0116 \end{bmatrix}, g_{sum} = \begin{bmatrix} 1,0 \\ 0 \\ 0,1096 \\ 0,1052 \\ 0,1130 \\ 0,1190 \\ 0,1228 \\ 0,0461 \\ 0,0570 \\ 0,0496 \end{bmatrix}$$

y

$$gw_1 = \begin{bmatrix} 0,3386 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, gw_2 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0,0371 \\ 0,0356 \\ 0,0342 \\ 0,0325 \\ 0,0299 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, gw_3 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0,0041 \\ 0,0078 \\ 0,0112 \\ 0,0143 \\ 0,0168 \\ 0,0129 \end{bmatrix}, gw_4 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0,0004 \\ 0,0013 \\ 0,0025 \\ 0,0039 \end{bmatrix}, gw_{sum} = \begin{bmatrix} 0,3386 \\ 0 \\ 0,0371 \\ 0,0356 \\ 0,0383 \\ 0,0403 \\ 0,0416 \\ 0,0156 \\ 0,0193 \\ 0,0168 \end{bmatrix}$$

Observar que la consideración de más de tres generaciones de descendientes contribuyó menos de una centésima a la suma de contribuciones genéticas. Se calcularon los vectores de tasas de descuento q , w y z usadas para actualizar expresiones de

ovejas de reemplazo, carneros terminales y carneros que producen ovejas terminales, respectivamente. Los vectores transpuestos resultaron los siguientes:

$$q' = [1,07 \quad 1,0 \quad 0,9346 \quad 0,8734 \quad 0,8163 \quad 0,7629 \quad 0,7130 \quad 0,6663 \quad 0,6227 \quad 0,5820],$$

$$w' = [0,9346 \quad 0,8734 \quad 0,8163] \text{ y}$$

$$z' = [0,8734 \quad 0,8163 \quad 0,7629].$$

Tabla 5. Expresiones genéticas descontadas (EGD) de carneros, ovejas y capones de razas laneras para grupos de caracteres expresados en diferentes momentos de acuerdo al tipo de reposición y composición de la majada (sin y con capones). Componentes de las expresiones indicados en negrita y definidos en la Tabla 1.

Table 5. Discounted genetic expressions (EGD) of rams, ewes and wethers of wool sheep breeds for grouped traits expressed in different moments according to the replacement type and flock composition (with or without wethers). Expressions components in bold and defined in table 1.

Grupo de caracteres	Carneros					Ovejas				Capones
	Majada terminal	Majada con reposición externa		Majada con reposición propia		Majada con reposición externa		Majada con reposición propia		Majada terminal
		Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	
Corderos al nacimiento	MTL 31,0	MEL 49,2	MEL 49,2	MRL 55,5	MRL 55,5	FEL 1,70	FEL 1,70	FRL 2,29	FRL 2,29	n.a.
Corderos a la venta	MTS 22,9	MES 24,9	MES 24,9	MRS 23,6	MRS 21,6	FES 1,26	FES 1,26	FRS 1,14	FRS 0,95	n.a.
Borregos al año	n.a.	MEH 10,7	MEH 10,7	MRH 16,0	MRH 16,0	FEH 1,00	FEH 1,00	FRH 1,50	FRH 1,50	n.a.
Ovejas anuales	n.a.	MEA 38,8	MEA 38,8	MRA 52,6	MRA 52,6	FEA 3,62	FEA 3,62	FRA 4,91	FRA 4,91	n.a.
Ovejas a la venta	n.a.	MEB 5,91	MEB 5,91	MRB 6,98	MRB 6,98	FEB 0,55	FEB 0,55	FRB 0,65	FRB 0,65	n.a.
Borregos al año	n.a.	n.a.	MEHW 3,63	n.a.	MRHW 5,43	n.a.	FEHW* 0,34	n.a.	FRHW 0,51	FEHW 1,00
Capones anuales	n.a.	n.a.	MEAW 6,37	n.a.	MRAW 9,23	n.a.	FEAW* 0,59	n.a.	FRAW 0,86	FEAW 1,75
Capones a la venta	n.a.	n.a.	MEBW 3,04	n.a.	MRBW 4,37	n.a.	FEBW* 0,28	n.a.	FRBW 0,41	FEBW 0,84

n.a.: no aplica.

Utilizando el promedio de corderos por oveja $v = 0,70$ y el número de ovejas expuestas por carnero $e = 25$ (presentados en Tabla 4) se obtuvieron las EGD de carneros que producen ovejas terminales y ovejas que se auto-reemplazan. Se

presentan los resultados obtenidos para razas laneras (Tabla 5), para razas doble propósito (Tabla 6) y para razas carniceras (Tabla 7).

Tabla 6. Expresiones genéticas descontadas (EGD) de carneros, ovejas y capones de razas doble propósito para grupos de caracteres expresados en diferentes momentos de acuerdo al tipo de reposición y composición de la majada (sin y con capones). Componentes de las expresiones indicados en negrita y definidos en la Tabla 1.

Table 6. Discounted genetic expressions (EGD) of rams, ewes and wethers of dual-purpose sheep breeds for grouped traits expressed in different moments according to the replacement type and flock composition (with or without wethers). Expressions components in bold and defined in table 1.

Grupo de caracteres	Carneros					Ovejas				Capones
	Majada terminal	Majada con reposición externa		Majada con reposición propia		Majada con reposición externa		Majada con reposición propia		Majada terminal
		Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	Sin capones	Con capones	
Corderos al nacimiento	MTL 35,5	MEL 59,3	MEL 59,3	MRL 67,7	MRL 67,7	FEL 1,94	FEL 1,94	FRL 2,63	FRL 2,63	n.a.
Corderos a la venta	MTS 26,2	MES 30,7	MES 30,7	MRS 30,1	MRS 27,8	FES 1,44	FES 1,44	FRS 1,38	FRS 1,20	n.a.
Borregas al año	n.a.	MEH 12,3	MEH 12,3	MRH 18,3	MRH 18,3	FEH 1,00	FEH 1,00	FRH 1,50	FRH 1,50	n.a.
Ovejas anuales	n.a.	MEA 44,3	MEA 44,3	MRA 60,2	MRA 60,2	FEA 3,62	FEA 3,62	FRA 4,91	FRA 4,91	n.a.
Ovejas a la venta	n.a.	MEB 6,76	MEB 6,76	MRB 7,99	MRB 7,99	FEB 0,55	FEB 0,55	FRB 0,65	FRB 0,65	n.a.
Borregos al año	n.a.	n.a.	MEHW 4,15	n.a.	MRHW 6,21	n.a.	FEHW* 0,34	n.a.	FRHW 0,51	FEHW 1,00
Capones anuales	n.a.	n.a.	MEAW 7,28	n.a.	MRAW 10,6	n.a.	FEAW* 0,59	n.a.	FRAW 0,86	FEAW 1,75
Capones a la venta	n.a.	n.a.	MEBW 3,48	n.a.	MRBW 5,00	n.a.	FEBW* 0,28	n.a.	FRBW 0,41	FEBW 0,84

n.a.: no aplica.

Tabla 7. Expresiones genéticas descontadas (EGD) de carneros y ovejas de razas carniceras para grupos de caracteres expresados en diferentes momentos de acuerdo al tipo de reposición. Componentes de las expresiones indicados en negrita y definidos en la Tabla 1.

Table 7. Discounted genetic expressions (EGD) of rams and ewes of meat sheep breeds for groups of traits expressed in different moments according to the replacement type. Expressions components in bold and defined in table 1.

Grupo de caracteres	Carneros			Ovejas	
	Majada terminal	Majada con reposición externa	Majada con reposición propia	Majada con reposición externa	Majada con reposición propia
Corderos al nacimiento	MTL 39,90	MEL 70,2	MRL 80,8	FEL 2,19	FRL 2,96
Corderos a la venta	MTS 29,60	MES 37,2	MRS 37,3	FES 1,62	FRS 1,63
Borregas/os al año	n.a.	MEH 13,8	MRH 20,7	FEH 1,00	FRH 1,50
Ovejas anuales	n.a.	MEA 50,0	MRA 67,8	FEA 3,62	FRA 4,91
Ovejas a la venta	n.a.	MEB 7,61	MRB 9,00	FEB 0,55	FRB 0,65

n.a.: no aplica.

Utilización de las EGD

Veamos el uso de las EGD para responder preguntas habituales. Por ejemplo, el productor de corderos terminales para faena se puede preguntar por la diferencia de precio a pagar por un carnero de raza carnicera con mayor mérito genético que otro. Supongamos dos carneros, 1 y 2, similares en todos sus rasgos salvo por sus valores de cría predichos (VC) para peso a la faena de corderos (PCD), VC_{PCD1} y VC_{PCD2} , respectivamente. En este caso aplican las EGD de **MTS** tal que la diferencia de precio a pagar por el carnero de mayor VC será:

$$(VC_{PCD1} - VC_{PCD2}) \times VE_{PCD} \times \mathbf{MTS},$$

donde VE_{PCD} es el valor económico del rasgo de interés, en este ejemplo el valor de un kg de cordero. Observar que las EGD a utilizar son las calculadas para su propio sistema de producción.

Otro productor que desea comprar borregas de reemplazo para una majada que produce corderos y lana se puede preguntar por la diferencia de precio a pagar por borregas similares salvo por su mérito genético para peso de vellón sucio (VC_{PVS}) y peso corporal al destete (VC_{PCD}). En ese caso aplican las EGD **FRS** y **FRA** tal que la diferencia en términos de expectativa de ingreso económico será:

$$VC_{PVS1} - VC_{PVS2}) \times VE_{PVS} \times \mathbf{FRA} + (VC_{PCD1} - VC_{PCD2}) \times VE_{PCD} \times \mathbf{FRS},$$

donde VE_{PVS} y VE_{PCD} son los valores unitarios de la lana y el peso vivo de corderos.

En planes de mejoramiento genético suelen ser varios los rasgos de interés aparte de PVS y PCD. Por ejemplo, la producción de corderos al destete (NCD) y la finura de la lana (PDF). En ese caso el mérito genético agregado o índice de cada

candidato a selección será la suma de los méritos genéticos ponderados por las EGD y el valor económico unitario de cada rasgo. Por ejemplo, al seleccionar padres con alto mérito genético agregado para esos caracteres el índice de selección sería:

$$VC_{NCD} \times VE_{NCD} \times \mathbf{MRL} + VC_{PCD} \times VE_{PCD} \times \mathbf{MRS} + VC_{PVS} \times VE_{PVS} \times \mathbf{MRA} + VC_{PDF} \times VE_{PDF} \times \mathbf{MRA}$$

Un índice más completo para seleccionar carneros de la raza Merino para majadas con capones posiblemente incluiría EGD para producción de lana de borregos/as (**MRH**) y de capones (**MRAW**) y producción de carne de ovejas y capones de descarte o venta (**MRB** y **MRBW**).

Provino, el servicio argentino de evaluación genética de ovinos, provee los méritos genéticos para estos rasgos y provee un mérito genético agregado utilizando funciones objetivo que consideran expresiones a lo largo de la vida útil de las ovejas, aunque sin considerar descuentos ni expresiones en más descendientes. El uso de EGD permitiría una mejor ponderación de los méritos genéticos provistos por Provino y por consiguiente un mayor progreso económico en las majadas que aprovechan ese servicio. Por ejemplo, para la selección de carneros Merino Astado, destinados a majadas sin capones que se auto-reemplazan, la función objetivo utilizada por Provino incluye NCD, PCD, PVL, PDF y PCA, donde PCA es el peso corporal al descarte o venta de ovejas. Diferenciando la producción de lana de borregas y ovejas con subíndices b y o, los rasgos incluidos en una función objetivo son NCD, PCD, PVL_b, PVL_o, PDF_b, PDF_o y PCA. Se presentan estos rasgos con el cálculo de sus valores económicos (ingreso menos costo de

producción) ponderados por las expresiones genéticas descontadas (Tabla 8).

Si bien el método presentado en este trabajo se basa en el desarrollo de Amer (1999), las modificaciones planteadas son relevantes ya que modifican los resultados. En el trabajo original el autor sólo considera la expresión de caracteres anuales de las ovejas que paren. Este enfoque no aplica a los sistemas doble propósito u orientados a la producción de lana ya que los principales caracteres involucrados se expresan independientemente de la reproducción. Probablemente el enfoque original se relacione con la mayor representatividad de los sistemas orientados a la producción de carne en Nueva Zelanda, país para el cuál calculó las EGD. Aplicando el enfoque de Amer (1999) con la tasa de parición media que utilizamos en este trabajo (0,95), las EGD de caracteres que se expresan anualmente para ovejas que generan sus reemplazos (**FRA**) serían 4,15 mientras que el valor que hemos obtenido en este trabajo es 4,91 (ver Tabla 5). Si se aplicará la definición original se estaría subestimando la importancia económica de caracteres sumamente relevantes para los sistemas de nuestro país como el peso de vellón o el diámetro de fibra. Para características que dependen de la reproducción como NCD sólo habría que considerar que el carácter se expresa por oveja en servicio y no por oveja parida. Otra diferencia relevante se refiere al cálculo de las EGD de caracteres que se expresan al final de la vida como el peso de venta de los animales adultos ya que como se mencionó anteriormente Amer (1999) incluye las expresiones de ovejas muertas lo cual sobreestima la importancia económica de este carácter.

Tabla 8. Ejemplo del cálculo de las ponderaciones de rasgos de interés en programas de mejoramiento genético de ovinos de raza lanera utilizando expresiones genéticas descontadas (EGD) y valores económicos (VE) unitarios.

Table 8. Example of weighing calculation for traits of interest in genetic improvement breeding programs of wool sheep breeds using discounted genetic expressions (EGD) and economic unit values (VE).

Rasgo	Sigla Rasgo	Sigla EGD	Valor EGD	Ingreso ^a	Costo ^b	VE = Ingreso - Costo	Ponderación = EGD x VE
Número de corderos destetados	NCD	MRL	55,50	50,57	32,73	17,84	989,86
Peso corporal al destete	PCD	MRS	23,60	1,81	0,56	1,25	29,42
Peso vellón limpio borrega	PVL _b	MRH	16,00	11,49	0,00	11,49	183,79
Diámetro fibras borrega	PDF _b	MRH	16,00	-2,41	0,00	-2,41	-38,60
Peso vellón limpio oveja	PVL _o	MRA	52,60	8,54	0,00	8,54	449,12
Diámetro fibras oveja	PDF _o	MRA	52,60	-2,48	0,00	-2,48	-130,24
Peso corporal oveja	PCA	MRB	6,98	1,16	0,66	0,50	3,48

^a Precios promedio de corderos y carne ovina según INTA - Informe de Precios de Carne y Ganado de Patagonia. Precios del kg de lana según Prolana – SIPyM y diferencial de precio por lanas un micrón más gruesas igual al 10% de su precio.

^b Costos promedio para la producción de un cordero adicional y un kg carne adicional en base al costo de requerimientos de forraje adicional. Precios y costos al 18 de noviembre de 2021, expresados en dólares comprador Banco Nación Argentina.

Implicancias

En este trabajo hemos extendido y adecuado la metodología desarrollada en Amer (1999) para calcular las expresiones genéticas descontadas al excluir expresiones en animales muertos e incluir expresiones en capones. Aplicamos esa metodología a sistemas de producción habituales en la Patagonia Argentina y usamos los valores obtenidos para definir funciones objetivo que permitirán ajustar los índices de selección usados en el Servicio Argentino de Evaluación Genética de Ovinos, PROVINO. Asimismo, los resultados obtenidos podrán ser utilizados por productores y criadores para estimar el valor relativo de reproductores o animales terminales a comercializar.

Bibliografía

Álvarez JM, Rodríguez RM, García Vinent JC, Giorgetti H, Baselga M (2010) Introduction of sheep meat breeds in extensive systems of Patagonia: Lamb growth and survival. *Journal of Animal Science* **88**, 1256-1266.

Álvarez JM, Mueller JP, Vozzi PA, Milicevic F (2014) Objetivos de mejoramiento e índices de selección para la raza Corriedale en Argentina. *Memorias del XV Congreso Mundial de Corriedale*, pp. 19-22. (Palermo, Buenos Aires, Argentina).

Álvarez JM, Vozzi PA, La Torraca A, Epper C (2016) Objetivo de mejoramiento e índices de selección para Dohne Merino en la Argentina. *Asociación Argentina Criadores de Merino*, Anuario 2016, pp. 64-71.

Amer PR (1999) Economic accounting of numbers of expressions and delays in sheep genetic improvement. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **42**, 325-336.

Hill WG (1971) Investment appraisal for national breeding programmes. *Animal Production* **13**, 37-50.

James JW (2006) Optimizing breeding program design. Balancing short-term and long-term selection response. Calculation of discounted genetic expressions. *Armidade Animal Breeding Summer Course 2006*, pp. 57-60. <https://jvanderw.une.edu.au/BPDesignJJ.pdf>

McClintock AE, Cunningham EP (1974) Selection in dual purpose cattle populations: defining the breeding objective. *Animal Production* **18**, 237-247.

Villagra ES, Easdale MH, Giraud CG, Bonvissuto GL (2015) Productive and income contributions of sheep, goat, and cattle, and different diversification schemes in smallholder production systems of Northern Patagonia, Argentina. *Tropical Animal Health and Production* **47**, 1373-1380.

Material Suplementario

Anexo S1. Matrices de transición para el ejemplo de razas laneras con capones.

Annex S1. Transition matrices for the example of wool breeds with wethers.

$$Q = \begin{bmatrix} 1,0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,9346 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8734 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8163 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,7629 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,7130 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,6663 \end{bmatrix}$$

$$D = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,8405 & 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,7733 & 0,8405 & 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7733 & 0,8405 & 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,7733 & 0,8405 & 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,7733 & 0,8405 & 0,8847 & 0,9216 & 0,9600 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,3651 & 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,3127 & 0,3651 & 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,3127 & 0,3651 & 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,3127 & 0,3651 & 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,3127 & 0,3651 & 0,4020 & 0,4280 & 0,2154 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

