

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

LA VACA LECHERA: ENTRE LA EFICIENCIA ECONÓMICA Y LA INEFICIENCIA BIOLÓGICA

THE DAIRY COW: BETWEEN ECONOMIC EFFICIENCY AND BIOLOGICAL INEFFICIENCY

Camargo, O.

Departamento de Producción Animal. Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín. Colombia. ocamargo@unal.edu.co

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Mejoramiento genético. Reproducción. Longevidad. Bienestar animal. Crisis. Racionalidad.

ADDITIONAL KEYWORDS

Breeding. Reproduction. Longevity. Animal welfare. Crisis. Rationality

RESUMEN

En los últimos 60 años la selección artificial en ganado de leche se ha venido acelerando, intensificando y apartando de su contraparte natural a medida que las necesidades y crisis humanas asociadas al desarrollo se fueron agudizando y la consolidación y expansión de la industria de la inseminación artificial lo fue permitiendo. Con la ayuda de las herramientas genéticas modernas y en función de la economía y el mercado, los criadores han logrado incrementar la productividad de sus animales y así contar con rebaños *mejorados* que producen más leche. Los costos de estos *éxitos* del desarrollo, son cargados directamente a los mismos animales *mejorados* a los que de manera colateral se les afecta su bienestar, su supervivencia, su reproducción y su biodiversidad. Es una consecuencia apenas previsible si se tiene en cuenta que se ha alterado en menos de 60 años algo que a la naturaleza le ha tomado armonizar 60 millones de años. El esquema de selección hasta hoy aplicado al ganado lechero lo ha afectado no solo en su desempeño como unidad zootécnica sino que también y principalmente lo ha hecho en su calidad de ente biológico. Para efectos de solución, la problemática ha sido abordado desde dos orillas opuestas: por quienes buscan solucionar el problema desde sus causas y por quienes buscan obtener dividendos de sus consecuencias.

SUMMARY

In the last sixty years, artificial selection in dairy cattle has been accelerating, intensifying

and going away from its natural counterpart as human needs and crises associated with development were worsening and the consolidation and expansion of insemination industry has allowed it. With the aid of modern genetic tools and based on the economy and the market forces, breeders have managed to increase the productivity of their animals and thus have improved herds that produce more milk. The costs of these successes of progress are charged directly to the same enhanced animals which collaterally are affected in their welfare, survival, reproduction and biodiversity. It is just a predictable consequence if it is taken in account that in less than 60 years has been changed something that nature has taken 60 million years to harmonize. The selection scheme so far applied to dairy cows has affected them not only their performance as a domestic unit but also and above all it has done in their quality as biological entity. For purposes of solution, the problem has been approached from two opposite sides: those who seek to solve the problem from its causes and those who seek obtain dividends from its consequences.

La naturaleza, para gastar en un lado, está obligada a economizar en otro. Goethe (en Stauffer, 1975).

INTRODUCCIÓN

En las vacas lecheras de alta producción, los rasgos asociados a la eficiencia biológica o *fitness*: la reproducción y la

longevidad se han venido deteriorando a pesar de su importancia para la viabilidad de la empresa como tal (Rauw *et al.*, 1998). Sería de esperar que estos rasgos, dada su importancia biológica y económica, hicieran parte de los objetivos de los programas de mejoramiento genético. No obstante, se observa por el contrario que estos programas conllevan regularmente a una disminución en el *fitness* ya sea como consecuencia de la consanguinidad o la de la selección basada en otros rasgos. Para muchos de estos rasgos, hay genes con un alelo que incrementa su valor pero que la selección natural los ha mantenido en baja frecuencia debido a sus efectos negativos sobre el *fitness*. Lo anterior sugiere, por lo tanto, que los rasgos determinantes del *fitness* tienden a declinar como consecuencia de la selección artificial para otros rasgos, aunque esto no sea predicho por la correlación genética en la población base (Goddard, 2009).

A lo largo de 60 millones de años de historia evolutiva (Murphy *et al.*, 2004) y al igual que la totalidad de los seres vivos que habitan el planeta, en la especie bovina solo han superado la prueba del espacio/tiempo aquellos arreglos genéticos (contenidos en individuos) que han resultado exitosos para sobrevivir y reproducirse a pesar de las condiciones ambientales. En teoría, la mayoría de las especies que habitan el mundo actual han llegado hasta aquí y tal vez lo seguirán haciendo por algún tiempo más debido a que están dotadas de cierta plasticidad comportamental y fisiológica necesarias para sortear condiciones ambientales novedosas, extrañas e impredecibles y siempre en función de su adaptación y su supervivencia.

No obstante hacer transcurrido 250 años desde que Robert Bakewell introdujera los métodos de selección y cruzamiento en la industria pecuaria (Willham, 1990), en el grueso de las ganaderías del planeta el hombre seguía seleccionando a sus animales domésticos mediante un esquema similar al de la selección natural, escogiendo a los de

mayor supervivencia y fertilidad. En los últimos 60 años, y tras los trabajos pioneros de J. L. Lush (Willham, 1990), este proceso de selección artificial se fue apartando de su curso natural, acelerando e intensificando a medida que las necesidades y crisis humanas asociadas al desarrollo se agudizaron y la consolidación y expansión de la industria de la inseminación artificial lo fue permitiendo. Con la ayuda de las herramientas genéticas modernas y en función de la economía y el mercado, los criadores han logrado incrementar la productividad de sus rebaños y así contar con subpoblaciones animales *mejoradas* que maduran más precozmente y producen más leche o carne o huevos. Los costos de estos *éxitos* del desarrollo, son cargados directamente a los mismos animales *mejorados* en quienes de manera colateral se les afecta su bienestar, su supervivencia, su reproducción y su biodiversidad (Rauw *et al.*, 1998). Es una consecuencia apenas previsible si se tiene en cuenta que se ha alterado en menos de 100 años algo que a la naturaleza le ha tomado armonizar 60 millones de años.

En ese orden de ideas, son objetivos del presente documento: revisar algunos conceptos de biología enmascarados por el campo de la zootecnia; revisar de qué forma los esquemas de mejoramiento intensivo usados en ganado bovino de leche han afectado negativamente la reproducción, la salud, la longevidad y el bienestar y; en tercer lugar, revisar algunas de las estrategias planteadas que para efectos de solucionar esta situación han sido propuestas: tanto las decididamente dispuestas a corregir el curso de vuelo, como las abiertamente condescendientes con el statu quo y al parecer interesadas en seguir sacando el mayor provecho comercial de esta espiral descendente mientras dure.

EL CONCEPTO DE *FITNESS* EN POBLACIONES NATURALES Y DOMÉSTICAS

En primer lugar debe decirse que *fitness* y *adaptación*, con frecuencia son confundi-

dos, y que aunque son conceptos relacionados, no son idénticos (Endler, 1986).

El concepto de *fitness*, deriva de una adopción que hizo Darwin de la expresión: *survival of the fittest*, usada por Herbert Spencer en 1964, como una alternativa para la selección natural. El término fue usado por Darwin (1868) por primera vez en la primera edición de *La variación de animales y plantas bajo domesticación*. Para Darwin el *fitness* está determinado por el conjunto de rasgos que la selección natural aflora en una población de individuos fenotípicamente heterogéneos y que compiten por recursos limitados. A partir de esta definición, el grupo de rasgos asociados al *fitness* se ha jerarquizado de la siguiente manera: i) rasgos principales: asociados fundamentalmente a la reproducción y la longevidad (p.e. número de partos y supervivencia de la progenie); ii) rasgos intermedios: como el tamaño del cuerpo y la producción de leche y, iii) rasgos neutros (algunos asociados al tipo). Dado el extenso periodo cubierto exclusivamente por la selección natural, se argumenta que los rasgos asociados con reproducción y longevidad debían encontrarse muy cerca de su óptimo al comienzo de la domesticación. Con el advenimiento la selección artificial (y el consecuente desplazamiento de la natural), cambió el esquema: se disminuyó la fuerte presión de selección de que venían siendo objeto los rasgos principales para aumentarla en los rasgos intermedios (producción y tipo) conduciendo así a la paulatina degeneración que de los primeros observamos en las especies domesticas mejoradas hoy día (Essl, 1998, Knaus, 2009).

En sentido amplio, *fitness* puede referirse a un genotipo, un individuo, una población o a una especie. Dado que el término ha sido usado con diferentes sentidos según el nivel de la jerarquía al que esté siendo aplicado, su definición precisa ha evadido a los biólogos evolutivos por muchos años (Barker, 2009). Para este caso, y de aquí en adelante en el presente documento se utili-

zará la acepción aportada por Goddard quien, en un contexto zootécnico, dice: *Definiré los rasgos del fitness como aquellos que miden las tasas de supervivencia y reproducción de los animales* (Goddard, 2009). Otros autores utilizan el término *vitality* (Knaus, 2009) en lugar de *survival*, no obstante igualmente abarcan con él los rasgos asociados con salud-longevidad-bienestar.

Para Goddard (2009), la preservación del *fitness* en ganadería no necesariamente significa la preservación de rasgos o genotipos ancestrales. La agresividad en la contienda por las hembras, por ejemplo, podría ser un rasgo asociado al *fitness* entre machos salvajes pero que no es un rasgo deseable en las poblaciones domésticas. Para el caso de las empresas pecuarias, Goddard sugiere maximizar sólo aquellos rasgos asociados al *fitness* que producen un beneficio, el cual no siempre corresponde a un valor económico. Debe entenderse que el *fitness* siempre será un recurso muy valioso, muy por encima de las ligerezas cortoplacistas derivadas de los precios del mercado o los objetivos comerciales del momento. La preservación y fortalecimiento de los rasgos asociados al *fitness* deberán obedecer a objetivos robustos a largo plazo. A manera de reflexión, Goddard (2009) propone pensar en un escenario hipotético: descontar el peso económico de los rasgos sujetos a mayores fluctuaciones comerciales para simular el riesgo de que no sean rentables en el futuro. Supóngase, por ejemplo, que en un futuro la *alfa kappa* caseína ya no será importante para el mercado de los lácteos; sin embargo, la reproducción y la supervivencia con seguridad lo seguirán siendo cualquiera sean las demandas del mercado de la leche. Los valores económicos de los rasgos asociados al *fitness* tienen una menor probabilidad de declinar en comparación con los valores económicos de los rasgos productivos por lo cual se debería tener más en cuenta a los primeros en los procesos de selección.

De valores óptimos de *fitness* (determi-

nantes de la adaptación) resulta la homeostasis. Sin embargo, desde una perspectiva biológica-evolutiva, en una vaca de alta producción la homeostasis se ha perdido para darle paso a una actividad homeorrética/teleoforética permanente. Mediante la homeorrexis/teleoforesis se tiende a no regresar al equilibrio de estabilidad inicial (como lo haría la homeostasis) sino más bien hacia algún espacio futuro en la trayectoria del tiempo. Todo porque, al margen de que el consumo de energía se encuentre o no alterado, la energía metabólica es preferencialmente canalizada o repartida hacia una de las funciones privilegiadas por la selección artificial en cumplimiento a una deriva genética y a costa de la armonía. En estos casos, la repartición desproporcionada de la energía estará conduciendo a competencias desiguales entre órganos, a asociaciones negativas entre funciones (*trade-off*) producto de las nuevas relaciones jerárquicas impuestas sobre ellas mediante la manipulación genética y no tanto al restablecimiento mancomunado de la homeostasis en respuesta a las contingencias ambientales como sucedería en el mundo silvestre (Friggens y Newbold, 2007).

LA VACA FRENTE A LAS EXIGENCIAS DEL MERCADO

A la vaca lechera de alto rendimiento, mediante una presión selectiva, continua, desbalanceada y descuidada se la ha venido *adaptando* mecánicamente a las necesidades del mercado y simultáneamente acercando al límite de su potencial vital. Cada vez se hace más difícil acondicionarle un medio ambiente no-limitante, siendo casi imposible lograrlo durante la fase inicial de su lactancia.

La necesidad histórica de aumentar la productividad por vaca se deriva del aumento en los costos de producción, incluida la mano de obra y los del recurso tierra. Según la experiencia europea, la mano de obra incrementó 16 veces entre 1960 y 1995, mientras el precio de la tierra lo hizo en 15

veces. Después de ajustar a la inflación, ambos recursos incrementaron en un factor de tres en este periodo. Sin embargo, debido a la inflación, el precio de un litro de leche en 1995 quedó valiendo un poco menos de la mitad (47%) de lo que valía en 1960. En ese contexto, una mayor producción de leche por hectárea ha sido y sigue siendo el rasgo que mayor atención y esfuerzo les merece a los productores lecheros en función de su supervivencia económica (Veerkamp *et al.*, 2009). En países como Colombia por ejemplo, además, la fragilidad en el sistema del mercado y de los precios (políticas cortoplacistas, sobreoferta estacional, revaluación de la moneda), la paulatina disminución de la participación de los productores en el margen final de ganancias (precio al consumidor) y sobre todo los elevados y crecientes costos de producción (Fedegan, 2007, 2009) son factores de peso que periódicamente arrastran a los productores a los niveles más bajos de subsistencia económica obligándolos a una mayor eficiencia productiva o a cerrar la empresa.

Las vacas Holstein norteamericanas modernas son más grandes (Agnew *et al.*, 2003), comen más y producen más leche (aunque de menor calidad) (Veerkamp *et al.*, 2003; Kennedy *et al.*, 2003; Linnane *et al.*, 2004; Kolver *et al.*, 2005), pero paren menos, se enferman más y no duran (Knaus, 2009; Rodríguez-Martínez *et al.*, 2009). El notable incremento en el desempeño productivo y la talla de las vacas modernas de alto rendimiento se ha logrado mediante el uso reiterado y asimétrico de una selección basada exclusivamente en la producción, el apoyo condescendiente pero insuficiente del área nutricional y a costa de sus funciones vitales como la reproducción y la supervivencia (salud, longevidad, bienestar), es decir, a costa de su *fitness*.

Producto de un esquema genético que privilegia los rasgos productivos (cantidad y últimamente calidad) pero que a la vez comporta una clara correlación genética

negativa (varias veces más fuerte que la fenotípica) entre producción:fertilidad y producción:salud (Roxstrom *et al.*, 2001a; Roxstrom *et al.*, 2001b), y objeto de una creciente incapacidad para adaptarse a nuevos ambientes, de responder adecuadamente a condiciones climáticas emergentes como el calentamiento global (Huang *et al.*, 2009), las vacas lecheras de alta producción, principalmente la Holstein norteamericana, han sido transformadas a tal punto que cada vez resulta más difícil cumplir con las metas reproductivas, sanitarias y algunas veces, por efecto de rebote, también las productivas, propuestas a alcanzar cuando se trabaja con ellas. Son cada vez menos robustas: ni aun con todos sus mecanismos fisiológicos combinados son capaces de superar con eficiencia los desafíos medioambientales. Su capacidad homeorrética parece no dar más (Friggens y Newbold, 2007) y, lo que es más grave aún, tiende a hundirse en la impotencia (Kolmodin *et al.*, 2003; van der Waaij, 2004). Se ha hallado también que la selección genética orientada para incrementar exclusivamente la producción de leche conlleva a una reducción en la rentabilidad debido a que las ganancias en la productividad son superadas por los incrementos asociados en los costos reproductivos en sistemas basados en pasturas (McCarthy *et al.*, 2007).

Además del incremento en el mérito genético, el rendimiento fenotípico también ha aumentado debido a las mejoras en las condiciones micro-ambientales representadas principalmente en mejoras en la nutrición, las instalaciones y el manejo sanitario entre otros. Aunque se sugiere que la relación inversa producción:fertilidad varía entre hatos tanto genotípica como fenotípicamente en función de la nutrición y el manejo (Windig *et al.*, 2005; Lof *et al.*, 2007; Windig *et al.*, 2006) se estima que alrededor de dos quinta partes del incremento en la producción pueden ser debidas a las mejoras ambientales (Veerkamp *et al.*, 2009). No obstante los vigentes y múltiples esfuerzos

y los cuantiosos recursos invertidos en la tarea de proporcionarles a las vacas de alto desempeño un *ambiente adecuado*, han aparecido momentos en su ciclo productivo para los cuales aun no se sabe cómo acondicionarles un ambiente confortable que las satisfaga. La persistencia obstinada en esta empresa costosa, empieza a asemejarse a una espectacular maniobra de caída en barrena. Mediante un modelo matemático, investigadores del Reino Unido han pronosticado que de continuar la tendencia actual, el hato lechero británico será insostenible para 2019, debido al creciente intervalo entre partos y la reducida fertilidad (Maas *et al.*, 2009). Algunos modelos esperanzadores muestran, sin embargo, que la reducción en la fertilidad no es necesariamente una consecuencia directa del mejoramiento genético en función de una mayor producción de leche sino que más bien se corresponde con esquemas de selección inapropiados en donde no se le da un peso suficiente a la fertilidad (Weigel, 2006).

EL IMPACTO SOBRE LA LONGEVIDAD

Con un margen de rentabilidad cada vez más reducido, mantener la productividad individual de cada vaca se convierte en un imperativo crítico para hacer financieramente sostenible la empresa. Sin embargo, a medida que se avanza en el *mejoramiento* genético para producción, se deteriora la longevidad de las vacas. En los últimos 25 años, el promedio de partos por vaca en razas especializadas ha caído de aproximadamente 3.5 a alrededor de 3.0 (Knaus, 2009).

Con una fertilidad cada vez más comprometida (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2009; Leroy *et al.*, 2008a) y una cada vez mayor predisposición a la enfermedad (Roche *et al.*, 2009; Mulligan *et al.*, 2006; Mulligan y Doherty, 2008; Goff, 2006; Waldron, 2007; Waldron y Revelo, 2008; Jorritsma *et al.*, 2000; Hiss *et al.*, 2009; Pryce *et al.*, 1997), las vacas actuales de alta producción se están convirtiendo en unidades económicamente

cada vez menos productivas para los productores aunque más rentables para los vendedores de insumos pecuarios. En una subpoblación con una eficiencia biológica comprometida en función de lo cual intereses comerciales han encontrado una oportunidad para establecer y mantener una penosa dependencia comercial con cargo al animal y al productor y en beneficio de la *industria*. En función del mercado, estas vacas caminan hacia la desechabilidad y hacia una mayor dependencia de insumos. A mayor especialización, mayor consumo (alimentos concentrados, sales mineralizadas, suplementos, semillas, fertilizantes, agroquímicos, farmacéuticos, semen, maquinaria, equipos, servicios profesionales, etc).

Longevidad ha sido definida como la cualidad de una vaca para demorar su descarte involuntario o para sobrevivir a los 48 meses de edad, mientras vida útil o productiva podría ser definida como el número de lactancias completadas por una vaca, antes del descarte (García, 2001). En términos evolutivos, la longevidad se correlaciona con una mayor oportunidad para la reproducción y por ende con una mayor eficacia biológica, es decir, con un mayor *fitness*. No obstante, las mejoras sin precedentes en el desempeño productivo de las vacas de alta producción han traído consigo igualmente una disminución sin precedentes en su longevidad: la desechabilidad. A la desechabilidad se llega por el mismo camino abierto por el binomio mejoras genéticas asimétricas: mercado. Cuando las finanzas mandan que se bajen los costos en la cría y levante de terneras y que se logre una pubertad precoz, se está forzando un descarte más temprano de la vaca ya que pubertad precoz y longevidad están negativamente correlacionadas (Knaus, 2009; Finch, 1994).

Una PTA (Predicted Transmitting Ability o Habilidad de Transmisión Predicha) para la longevidad de solo el 0,09 (Wiggans, 2008) está indicando que el manejo del ambiente es el factor más importante para lo-

grar ampliar la vida productiva de una vaca sobresaliente. En otras palabras, si se desea prolongar la estancia de una vaca de elevada producción en una explotación se debería apelar a una nutrición óptima, cuidados veterinarios preventivos, manejo cuidadoso, instalaciones y construcciones adecuadas y a una buena administración. Es decir, se debería apelar a una buena dosis de insumos externos. Debe destacarse que, dentro de la desbocada carrera por el *mejoramiento* desmesurado, se haya logrado incluir algunos conceptos de *nutrición óptima* en la industria lechera mediante los cuales además de propender a suplir las demandas con base en los niveles de producción, se busca cubrir las demandas necesarias para conservar la salud, mejorar el bienestar y reducir el riesgo de presentar enfermedades (McDowell, 2002; Spears y Weiss, 2008; Bowman *et al.*, 2008).

EXPLICACIÓN DEL PROBLEMA A LA LUZ DE LA BIOLOGÍA-EVOLUTIVA

Tal como acertadamente señaló Saint Hilaire (1818), la causa es muy simple: *cada una de las partes no puede disponer de una fuente ilimitada de recursos*. Para Saint Hilaire, un animal está conformado por unidades de construcción constantes, interactuantes y balanceadas entre las cuales se distribuye de manera proporcional un *presupuesto* limitado y fijo establecido por la naturaleza. En consecuencia, si una unidad es agrandada, otra tendrá que ser reducida para ajustarse al presupuesto y mantener el equilibrio. Al respecto, Goethe complementariamente anotó que si bien el presupuesto es fijado por la naturaleza, ella es libre de disponer de sumas particulares para cualquier apropiación que le plazca. Pero para gastar en un lado, ella está forzada a economizar en otro (en Stauffer, 1975). Actualmente, se considera que estas asociaciones negativas (*trade-offs*) o transacciones desbalanceadas que se registran en las historias de vida obedecen a la competición entre rasgos fisiológicos (producción, re-

producción, crecimiento...) por la apropiación de una limitada cantidad de recursos (Leroi, 2001; Roff, 2007). Estas asociaciones negativas corresponden a situaciones donde el incremento de una función impone un costo sobre otra, resultando en una correlación negativa (Van Straalen y Roelofs, 2006). Wilhelm Roux llamaría a este fenómeno *la guerra de los órganos* (Roux, 1881). En el contexto de la genética poblacional, una asociación negativa es generada ya sea por desequilibrio en el ligamiento (diferentes *loci* influenciando rasgos separados son situados muy cerca el uno del otro sobre el mismo cromosoma, impidiendo que los genes segreguen independientemente durante la meiosis) o por pleiotropía, (un solo gene afecta dos o más rasgos diferentes); las asociaciones negativas entre rasgos fisiológicos intraindividuales son asumidos más comúnmente como el resultado de esta última (Roff, 2007). Otros autores se referirán a esta asociación negativa como pleiotropía antagónica entre genes (Williams, 2001; Leroi *et al.*, 2005). Cada vez que se selecciona exclusivamente para producción, se deprimen la fertilidad, la salud, la longevidad y el bienestar de las vacas (Knaus, 2009; Rodriguez-Martinez *et al.*, 2009).

Descritas a manera ecuación podríamos resumir las relaciones entre los miembros que determinan el *fitness*. Como se puede inferir, una mayor producción de leche, tendría matemáticamente un doble efecto sobre el valor final del *fitness*, dada su adicional correlación negativa con los otros miembros del numerador.

$$\text{Fitness} = \frac{\text{Reproducción} + \text{Salud} + \text{Bienestar} + \text{Longevidad}}{\text{Producción de leche}}$$

A más leche, menos terneros, más riesgo de enfermedad, más descartes y por supuesto, menores ingresos. Es una simple ecuación en la que los productores se mantienen ocupados pero que tiende a empeorar en la medida que aquellos sigan empeña-

dos en mejorar el denominador (la producción) y en hacer poco por mejorar por lo menos las condiciones ambientales lo cual propiciaría en principio un mejoramiento en los factores del numerador, dada su baja heredabilidad.

Asociado a esto, se tiene que la prioridad esencial de una vaca, su única razón de existir, es la de pasar, cuantas más veces sea posible, sus genes a la siguiente generación repitiendo y repartiendo de manera estratégica para tal fin sus reservas disponibles entre los ciclos de preñeces y las lactancias subsiguientes. En el mundo natural, la inversión hecha por la madre en función del aseguramiento de la supervivencia de su cría actual afectará su compromiso con la cría futura. A medida que la cría actual crezca y gane autonomía, se disminuirá el compromiso materno (leche y otros cuidados) para con ella y las prioridades se concentrarán en la cría futura para lo cual en la vaca operarán los ajustes homeorréticos (entre ellos las transacciones lipídicas registradas en sus reservas) necesarios y ya programados en sus genes y en función de su función última: la reproducción (Bauman y Currie, 1980; Friggens y Newbold, 2007). La hembras de mamíferos se mueven en ciclos de prioridades reproductivas cambiantes: algunas veces la prioridad es la cría actual y otras veces la cría futura. El modo en que un animal acomodará su metabolismo dependerá de sus prioridades (Friggens, 2003).

Una producción de leche en exceso no mejorará las oportunidades de supervivencia de la cría actual pero si comprometerá las expectativas de la futura. En términos de *fitness* evolutivo hay una clara desventaja para la cría futura cuando se mantiene una elevada producción de leche. Esto se ve claramente cuando factores tales como número de crías y mejoramiento genético en función de una mayor producción de leche modifican las prioridades reproductivas. Y aunque ni los humanos que toman su leche ni la máquina de ordeño con la que se extrae son representativos de la contribución

materna a la viabilidad del ternero actual, las cargas y alteraciones de los ciclos reproductivos por efecto de la alta producción de leche parecen afectar el desempeño reproductivo en una manera aun no críticamente examinada (Friggens, 2003).

EXPLICACIÓN DEL PROBLEMA A LA LUZ DE LA FISIOLOGÍA Y LA GENÉTICA

A nivel fisiológico existe un volumen sustancial de información relacionando los factores metabólicos y endocrinos involucrados en el nexo entre movilización de reservas lipídicas y desempeño reproductivo (Butler, 2003; Leroy *et al.*, 2004). Igualmente, existe información relevante acerca del significado del componente genético en la relación movilización de reservas lipídicas y desempeño reproductivo (Veerkamp *et al.*, 2000; Pryce *et al.*, 2001). En un estudio reciente de genómica funcional en ganado de leche se halló que de 16 SNPs con efecto significativo sobre la producción y la fertilidad, 10 registraron efectos antagónicos (Pimentel *et al.*, 2011).

Las demandas metabólicas asociadas a una alta producción de leche conducen de manera inevitable y con intensidad un balance energético negativo (BEN) durante el posparto temprano, el cual se hace manifiesto mediante una pérdida de la condición corporal. Las vacas pierden peso por un lapso de 50 a 100 días durante el posparto temprano. Las medidas de manejo y alimentación que se tomen durante este período, sobre todo en las primeras 4 semanas, tienen poco efecto sobre estas pérdidas hasta que el período natural de resistencia a la insulina sea superado y el eje somatotrópico se haya reacomodado. Un adecuado manejo nutricional y una adecuada condición al momento del parto (3,00 a 3,25 en una escala de 1 a 5) ejercen un efecto amortiguador importante de los efectos negativos derivados de una elevada producción sobre el *fitness* (Roche *et al.*, 2009; Beever, 2006). A este estado fisiológicamente crítico (BEN) le subyace, en correspondencia con el perfil

genético, un perfil endocrino quien asegura que un mayor flujo de los recursos energéticos que ingresan, sintetiza o dispone el animal (Friggens y Newbold, 2007; Kirkland y Gordon, 2001) vaya con preferencia a la glándula mamaria y así satisfacer el desproporcionado privilegio de acceso y uso de los mismos del cual esta goza (Komatsu *et al.*, 2005).

No existe la fórmula costo/beneficio favorable con la cual sacar a las vacas posparto de alta producción de ese estado de intenso estrés metabólico. A una alta producción de leche indefectiblemente le seguirán y a manera de cascada un mayor BEN, una mayor pérdida de condición corporal, una mayor hipoglicemia, una mayor hipoinsulinemia, un mayor desacoplamiento del eje somatotrópico y una mayor movilización de las reservas grasas (esto, dentro de los efectos conocidos). Paralelamente y como consecuencia de la presencia casi exclusiva de receptores no dependientes de insulina (GLUT-1) en glándula mamaria, surge un casi-monopolio (cerca del 80%) en el uso y aprovechamiento de la glucosa por parte de este órgano (Komatsu *et al.*, 2005; Zhao y Keating, 2007). Adicionalmente, se registran también algunos efectos secundarios agrupados con el nombre de enfermedades metabólicas (hipocalcemia, cetosis, hígado graso, laminitis, desplazamiento del abomaso) y otros efectos colaterales relevantes como lo son el desacople del eje gonadotrópico (atenuación en los pulsos de LH) con consecuencias en el desempeño reproductivo (Leroy *et al.*, 2008a; Rodríguez-Martínez *et al.*, 2009) y la inmunosupresión (Morris *et al.*, 2009) precipitada principalmente por la hipocalcemia (Waldron y Revello, 2008) y/o la agresión al hígado (McCarthy *et al.*, 2010; Hiss *et al.*, 2009; Jorritsma *et al.*, 2000).

La mayoría de los modelos que buscan asociar la alta producción y el bajo desempeño reproductivo consideran que dicha relación negativa es mediada en la mayoría de los casos por el estado metabólico y en

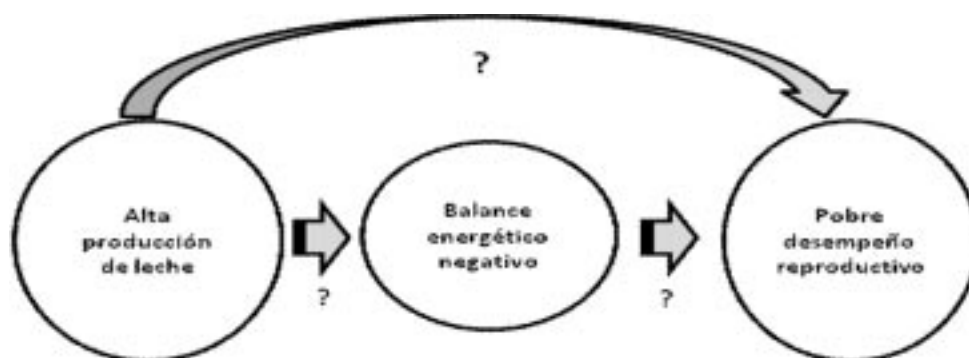


Figura 1. Vías hipotéticas mediante las cuales una alta producción de leche puede afectar el desempeño reproductivo en vacas de alta producción. (Hypothetical pathways by which high milk production may affect reproductive performance in high yielding cows).

consecuencia susceptible de medir mediante análisis de perfiles metabólico-endocrinos (Correa, 2001). Hay dificultades, sin embargo, para determinar cuáles efectos y en qué magnitud son ejercidos de manera directa y cuáles de manera indirecta (**figura 1**), no obstante, algunos autores sostienen que a pesar de la confusión que puede generarse a partir de los diferentes sistemas de alimentación utilizados existe un cambio genético real en la fertilidad debido a la selección por alto mérito genético (Pollott y Coffey, 2008).

Un estado metabólico comprometido caracterizado por una pobre condición corporal se explica por el proceso preferencial de repartición de nutrientes durante las fases iniciales de la lactancia lo cual conduce a que la vaca tenga cómo soportar de manera eficiente un rápido ascenso al pico de producción (Drackley *et al.*, 2006) pero colateralmente descuide la recuperación de su condición corporal (Roche *et al.*, 2006) y es precisamente este desajuste el que ha sido señalada como la responsable del pobre desempeño reproductivo (Chagas *et al.*, 2007; Roche *et al.*, 2007). La energía requerida para la ovulación, formación del cuerpo lúteo y mantenimiento de la preñez en sus comienzos es baja comparada con las demandas energéticas de otras funciones y tejidos en la vaca lactante. Sin embargo, los

tejidos reproductivos *sienten* el balance negativo de las transacciones energéticas y funcionan pobremente durante el estrés nutricional (Lucy *et al.*, 2001).

Un desacoplamiento del eje somatotrópico se caracteriza por un aumento de la hormona de crecimiento (GH) el cual conduce por un lado a una movilización de las reservas grasas y a una desviación preferencial de nutrientes hacia glándula mamaria y por otro, a una disminución de IGF-1, lo cual causa los efectos negativos directos sobre la reproducción. En hatos de pariciones continuas, como sucede en Norteamérica, esta repartición desequilibrada de nutrientes puede ser vista como deseable durante las fases iniciales de la lactancia (Hansen, 2000) en cambio, en hatos con pariciones estacionales, como en Nueva Zelanda, una muy sesgada repartición de nutrientes ha sido considerada indeseable debido a su potencial efecto negativo (prolongado) sobre el desempeño reproductivo (Harris, 2005; Roche *et al.*, 2007).

Estudios de comienzos de siglo confirmaban que la condición corporal relacionada con el estado reproductivo era controlada por factores endocrinos (Vernon *et al.*, 2001) así como la existencia de correlaciones genéticas entre condiciones corporales en diferentes momentos de la lactancia

(Coffey *et al.*, 2001; Pryce *et al.*, 2002). Las evidencias más recientes y sólidas que relacionan mejoramiento genético para la producción de leche, desacople del eje somatotrópico y pobre desempeño reproductivo provienen de estudios comparativos entre dos tipos de vacas: las Holstein Neozelandesas (de producción intermedia-HNZ) y las Holstein Norteamericanas (de alta producción-HNA):

- Las vacas HNA se *desacoplan* en mayor magnitud que las HNZ (Lucy *et al.*, 2009; Grala *et al.*, 2011).

- Tanto el tipo de vaca (HNZ o HNA) como la fase de lactancia influyen la expresión de genes que controlan el eje somatotrópico en tejido hepático (McCarthy *et al.*, 2009).

- Existen diferencias entre los dos tipos de vacas en cuanto a la magnitud de la pérdida de condición corporal, niveles séricos de GH, de IGF-1 y la expresión del receptor hepático 1A para GH (Grala *et al.*, 2011).

- Las vacas HNA presentan durante la lactancia temprana un mayor grado de resistencia a la insulina que las vacas HNZ (Chagas *et al.*, 2009).

Se sugiere que uno de los mayores impactos negativos del desacople del eje somatotrópico sobre el desempeño reproductivo se da a través de la salud del folículo y la calidad del oocito (Leroy *et al.*, 2004; Leroy *et al.*, 2008b). Adicionalmente, también se han hallado diferencias en el perfil de ácidos grasos en el tejido endometrial de estos dos tipos de vacas (Meier *et al.*, 2009).

Para algunos autores sin embargo, el BEN, el desacople del eje somatotrópico, la resistencia a la insulina y la falla reproductiva son atributos positivos o adaptaciones naturales que han evolucionado para permitirle al animal aumentar sus oportunidades de éxito evolutivo (Friggens y Newbold, 2007).

ESTRATEGIAS DE SOLUCIÓN

Uno de los horizontes hacia los cuales

apunta la industria pecuaria de hoy apuntan hacia el restablecimiento del bienestar, la longevidad y la fertilidad de los animales domésticos y hacia un menor uso de medicamentos sobre todo de los hormonales que se utilizan en el tratamiento de la falla reproductiva (Oltenucu y Algers, 2005). No obstante que para enfrentar este primer grupo de retos se requiere de un enfoque multifactorial, se pueden clasificar en dos las estrategias que han surgido para enfrentarlos: unas de orden genético que están enfocadas a corregir el problema desde sus orígenes y otras paliativas que se enfocan en las consecuencias, que en virtud de una mayor dependencia de insumos externos el mayor beneficiado resulta ser la agroindustria que obtiene el máximo provecho económico de la situación.

La estrategia más seria que busca solucionar el problema real desde sus causas se basa en la corrección del peso dado a los diferentes rasgos funcionales en los programas de mejoramiento genético. Aunque la heredabilidad para los rasgos asociados a la reproducción y la salud es baja, su variación genética es amplia lo cual hace posible, por ejemplo, seleccionar genéticamente para fertilidad sin afectar los rasgos de producción (Veerkamp y Beerda, 2007). Desde que en Escandinavia se decidió incluir los rasgos de fertilidad en los programas de selección y mejoramiento (Philipsson y Lindhé, 2003) muchos países han optado por seguir el esquema e incorporado similares criterios en los programas de selección (Lucy, 2005) con pesos relativos en salud o reproducción que varían ampliamente como índices de selección (p.e. de 0.03% a más de 30% (Miglior *et al.*, 2005)). Una completa revisión del tema puede ser consultada en Rodríguez-Martínez *et al.* (2009).

Esta tarea de selección genética se verá facilitada operativa y económicamente por el secuenciamiento del genoma bovino (The Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium *et al.*, 2009) que aunado a la

revolucionaria tecnología de la selección genómica (Veerkampy Beerda, 2007) permitirá seleccionar individuos con base en los valores de cría genómicos (VCG). Los VCG se calculan como la suma de los efectos de los marcadores genéticos densos o haplotipos de estos marcadores a lo largo de todo el genoma capturando potencialmente todos los *Quantitative trait loci* (QTLs) que contribuyen a la variación en un rasgo. Experiencias recientes nos hablan que mediante VCG se pueden evaluar hasta 50 000 marcadores a lo largo del genoma de toros jóvenes aun sin progenie con una confiabilidad que dependerá de la heredabilidad del rasgo, del número de toros en la población de referencia, del método estadístico para estimar el efecto del polimorfismo en un solo nucleótido -SNP en la población de referencia y del método usado para calcular la confiabilidad (Hayes *et al.*, 2009). En julio de 2010, la compañía Illumina Inc., lanzó al mercado un chip de alta densidad (BovineHD) con capacidad para analizar 777 962 SNPs (Illumina, 2010). A pesar que estas metodologías aun no están completamente desarrolladas su curso y velocidad prometen en el corto/mediano plazo un gran impacto en nuestro entendimiento acerca de los factores genéticos que controlan los rasgos asociados con el *fitness*.

Otra estrategia perteneciente al primer grupo, es la del cruzamiento con otras razas en las que la infertilidad aun no es problema. Este procedimiento ya ha probado ser útil para tales fines en el cruce por ejemplo de Jersey x Holstein (Heins *et al.*, 2008). Esta estrategia también puede ser usada para reducir la consanguinidad en poblaciones en donde esta sea un problema grave. Sin embargo, se debe tener en cuenta que esta estrategia no es per se un método de mejoramiento genético y que la selección genética es aun necesitada en las razas usadas (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2009).

En el segundo grupo de estrategias se

encuentran algunas estrategias paliativas de vocación comercial las más de las veces abiertamente oportunistas, aquí las principales:

- Regulación hormonal del ciclo estral, la dinámica folicular y la ovulación, la mayoría de las veces con el fin de corregir desórdenes y deficiencias endocrinas (Lucy *et al.*, 2004; Thatcher *et al.*, 2006; Macmillan, 2010).

- Manipulación de la alimentación basada principalmente en suministro de suplementos (Maas *et al.*, 2009; Chagas *et al.*, 2007).

- Acortamiento del periodo seco con el fin de reducir el desbalance metabólico inducido durante el mismo y su impacto sobre el desempeño reproductivo en la lactancia subsiguiente (Grummer, 2007; Watters *et al.*, 2009; Grummer *et al.*, 2010).

- Aplanamiento del pico de producción y/o prolongación del periodo de espera voluntaria y por lo tanto de la primera inseminación artificial hasta que la vaca haya superado el BEN (Patton *et al.*, 2006; Ratnayake *et al.*, 1998; Kadokawa y Martin, 2006).

- Mejoras en instalaciones, manejo y equipos que faciliten la implementación de programas de salud preventiva y manifestación y detección del estro (Platz *et al.*, 2008; Cook y Nordlund, 2009).

El concepto marco dentro del cual se mueven la mayoría de las alternativas (comerciales) de solución enfocadas en los efectos es el insistir en el modelo de la industrialización pecuaria conocida hoy como *revolución ganadera* (sospechosamente abanderada de la causa ambiental y la seguridad alimentaria) (FAO-UN, 2009) y se caracteriza por que al *mejoramiento* desproporcionado le sigue, por efecto dominó, una mayor producción, un mayor recambio (desechabilidad), una menor calidad del producto, un mayor consumo de bienes y servicios, una mayor dependencia de insumos externos y una mayor participación de la agroindustria (y una menor por parte del productor) en el precio final paga-

do por el consumidor. Al comienzo el productor recibía el 42% del precio del producto final (la agroindustria el restante 58%). Hoy, el productor recibe alrededor de un 20-25% y la proporción restante va para el sector agroindustrial. Así se resume la historia de la industria lechera de los últimos 70 años en la mayoría de los países del mundo.

CONSIDERACIONES FINALES

A manera de conclusión puede decirse que sin un entendimiento preciso de los procesos fisiológicos subyacentes sobre los cuales actúa la selección genética, el mejoramiento genético permanente y acumulativo a través de esta vía se convirtió esencialmente en una caja negra. Se aplicó mejoramiento genético en un sistema biológico pobremente conocido de la mano de la economía/mercado, más que de la biología, lo cual condujo a efectos colaterales desfavorables tal vez previsibles. Sólo un entendimiento del animal biológico (no del zootécnico) nos brindará la oportunidad de entender, anticipar y prevenir los efectos indeseables de la selección (Raw, 2008). Es necesario no perder de vista conceptos tan elementales como el que una vaca es más, mucho más que un mero tejido productor de leche.

Aunque la selección natural sigue operando, en alguna extensión, entre individuos seleccionados artificialmente, el grueso del marco teórico de la genética cuantitativa en apareamiento animal recae en la simplificación de asumir que la selección natural está ausente (Falconer, 1981). Esta simplificación, sin embargo, puede conducir a severas discrepancias entre lo esperado y lo observado en selección artificial (Essl, 1998). Aunque es posible que lo logrado mediante mejoramiento en el rendimiento fenotípico esté cubriendo en parte lo demandado por la selección natural.

No hay motivo para ser optimistas. No sólo en relación con lo que les está pasando a las vacas sino a todas las especies domésticas. Las tendencias globales hacia una

mayor rentabilidad por unidad animal y unidad de área están conllevando al aumento en el tamaño de los hatos y su orientación hacia la intensificación e integración con las grandes economías de escala. Una de las consecuencias obligadas de esta tiene que ver con el recorte del personal calificado con lo cual se afectan las bases fundamentales de los programas de buen manejo. Ya no será factible prestar la atención adecuada a las señales fisiológicas-comportamentales del rebaño, se limitarán nuestras posibilidades de prevenir y tratar enfermedades y de proporcionar bienestar al animal más allá del necesitado para que este produzca.

Finalmente, recogiendo el discurso de Enrique Leff (2008), puede decirse que esta crisis de la sostenibilidad, la biodiversidad y el bienestar es, al igual que la macrocrisis ambiental de la cual hace parte, una crisis de la racionalidad de la modernidad producto de una forma de pensamiento, de un modelo económico al cual no le importa que esta crisis terminare hundiéndose finalmente a la propia economía.

La *ciencia económica* es el instrumento más poderoso que modela nuestras vidas dado que se ha constituido como un paradigma totalitario y omnívoro del mundo que codifica todas las cosas, todos los objetos y todos los valores sin haber internalizado sus complejas relaciones con el mundo natural. Ningún otro paradigma científico está construyendo y destruyendo el mundo de manera tan contundente ni siquiera la biotecnología que ha invadido e intervenido el destino genético de la naturaleza pues esta también está a su servicio. La modernidad ha implantado en nuestras conciencias el fundamentalismo del mercado, la transparencia de lo real a través del conocimiento que ofrecen las ciencias y la creencia en el progreso sin límites. Ante la crisis actual debemos atrevernos a cuestionar esas certidumbres que ya no nos sostienen, para construir un mundo sustentable y abrir un futuro viable para la humanidad fundado en una racionalidad ambiental.

BIBLIOGRAFÍA

- Agnew, R.E., Yan, T., Murphy, J.J., Ferris, C.P. and Gordon, F.J. 2003. Development of maintenance energy requirement and energetic efficiency for lactation from production data of dairy cows. *Livest Prod Sci*, 82: 151-162.
- Barker, J. 2009. Defining *fitness* in natural and domesticated populations. . In: J. Van Der Werf, H.-U.G., Frankham, R. and Gondro, C. (Eds.) *Adaptation and fitness in animal populations*. Springer Netherlands. Berlin.
- Bauman, D.E. and Currie, W.B. 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J Dairy Sci*, 63: 1514-1529.
- Beever, D. E. 2006. The impact of controlled nutrition during the dry period on dairy cow health, fertility and performance. *Anim Reprod Sci*, 96: 212-226.
- Bowman, G., Richards, J. and Vázquez-Añón, M. 2008. Improving the antioxidant status of the dairy cows through nutrition. Intermountain Nutrition Conference: Dairy Nutritional Strategies to Meet Economic and Environmental Challenges 10th Annual Meeting. Salt Lake City, UT.
- Butler, W.R. 2003. Energy balance relationships with follicular development, ovulation and fertility in postpartum dairy cows. *Livest Prod Sci*, 83: 211-218.
- Chagas, L.M., Bass, J.J., Blache, D., Burke, C.R., Kay, J.K., Lindsay, D.R., Lucy, M.C., Martin, G.B., Meier, S., Rhodes, F.M., Roche, J.R., Thatcher, W.W. and Webb, R. 2007. Invited review: New perspectives on the roles of nutrition and metabolic priorities in the subfertility of high-producing dairy cows 1. *J Dairy Sci*, 90: 4022-4032.
- Chagas, L.M., Lucy, M.C., Back, P.J., Blache, D., Lee, J.M., Gore, P.J.S., Sheahan, A.J. and Roche, J.R. 2009. Insulin resistance in divergent strains of Holstein-Friesian dairy cows offered fresh pasture and increasing amounts of concentrate in early lactation. *J Dairy Sci*, 92: 216-222.
- Coffey, M.P., Emmans, G.C. and Brotherstone, S. 2001. Genetic evaluation of dairy bulls for energy balance traits using random regression. *Anim Sci*, 73: 29-40.
- Cook, N.B. and Nordlund, K.V. 2009. The influence of the environment on dairy cow behavior, claw health and herd lameness dynamics. *Vet J*, 179: 360-369.
- Correa, H. 2001. Relación producción-reproducción en vacas de alto potencial genético. Revisión. *Boletín Técnico de la Facultad de Ciencias Agropecuarias*, 10: 3-13.
- Drackley, J.K., Donkin, S.S. and Reynolds, C.K. 2006. Major Advances in fundamental dairy cattle nutrition. *J Dairy Sci*, 89: 1324-1336.
- Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*, Princeton University Press. Princeton, NJ. USA.
- Essl, A. 1998. Longevity in dairy cattle breeding: a review. *Livest Prod Sci*, 57: 79-89.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman. London.
- Fedegan. 2007. Los mercados mundiales de la leche y los impactos en la ganadería colombiana. Carta Fedegan, 2007. <http://portal.fedegan.org.co/pls/portal/docs>. (04/11/09).
- Fedegan. 2009. La leche otra vez. Carta Fedegan 111, 2009. <http://portal.fedegan.org.co/pls/portal/docs>. (04/11/09).
- Finch, C.E. 1994. *Longevity, senescence, and the genome*. University of Chicago Press. Chicago, IL. pp. 34.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO-UN. 2006. *Livestock's long shadow. Environmental issues and options*. Communication Division FAO. Rome.
- Friggens, N.C. 2003. Body lipid reserves and the reproductive cycle: towards a better understanding. *Livest Prod Sci*, 83: 219-236.
- Friggens, N.C. and Newbold, J.R. 2007. Towards a biological basis for predicting nutrient partitioning: the dairy cow as an example. *Animal*, 1: 87-97.
- Garcia, A. 2001. Cow longevity. <http://www.abs.sdstate.edu/abs/agnews.htm> (30/12/10).
- Goddard, M. 2009. *Fitness* traits in animal breeding programs. In: Van Der Werf, J., Graser, H.U., Frankham, R. and Gondro, C. (Eds.) *Adaptation and fitness in animal populations*. Springer Netherlands. Berlin.
- Goff, J.P. 2006. Nutritional and metabolic effects on immune competence of the periparturient cow. Florida Ruminant Nutrition Symposium. Best Western Gateway Grand, Gainesville FL. <http://dairy.ifas.ufl.edu/rns/2006/Goff.pdf>

- (30/12/10).
- Grala, T.M., Lucy, M.C., Phyn, C.V.C., Sheahan, A.J., Lee, J.M. and Roche, J.R. 2011. Somatotropic axis and concentrate supplementation in grazing dairy cows of genetically diverse origin. *J Dairy Sci.*, 94: 303-315.
- Grummer, R.R. 2007. Strategies to improve fertility of high yielding dairy farms: Management of the dry period. *Theriogenology*, 68: S281-S288.
- Grummer, R.R., Wiltbank, M.C., Fricke, P.M., Watters, R.D. and Silva-Del-Rio, N. 2010. Management of dry and transition cows to improve energy balance and reproduction. *J Reprod Dev*, 56 (Suppl): S22-28.
- Hansen, L.B. 2000. Consequences of selection for milk yield from a geneticist's viewpoint. *J Dairy Sci*, 83: 1145-1150.
- Harris, B.L. 2005. Breeding dairy cows for the future in New Zealand. *N Z Vet J*, 53, 384-390.
- Hayes, B.J., Bowman, P.J., Chamberlain, A.J. and Goddard, M.E. 2009. Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *J Dairy Sci*, 92: 433-443.
- Heins, B.J., Hansen, L.B., Seykora, A.J., Johnson, D.G., Linn, J.G., Romano, J.E. and Hazel, A.R. 2008. Crossbreds of Jersey x Holstein compared with pure Holsteins for production, fertility, and body and udder measurements during first lactation. *J Dairy Sci*, 91: 1270-1278.
- Hiss, S., Weinkauf, C., Hachenberg, S. and Sauerwein, H. 2009. Short communication: Relationship between metabolic status and the milk concentrations of haptoglobin and lactoferrin in dairy cows during early lactation. *J Dairy Sci*, 92: 4439-4443.
- Huang, C., Tsuruta, S., Bertrand, J.K., Misztal, I., Lawlor, T.J. and Clay, J.S. 2009. Trends for conception rate of Holsteins over time in the southeastern United States. *J Dairy Sci*, 92: 4641-4647.
- Illumina. 2010. BovineHD genotyping BeadChip. http://www.illumina.com/Documents/products/datasheets/datasheet_bovineHD.pdf. (01/07/11).
- Jorritsma, R., Jorritsma, H., Schukken, Y.H. and Wentink, G.H. 2000. Relationships between fatty liver and fertility and some periparturient diseases in commercial Dutch dairy herds. *Theriogenology*, 54: 1065-1074.
- Kadokawa, H. and Martin, G.B. 2006. A new perspective on management of reproduction in dairy cows: the need for detailed metabolic information, an improved selection index and extended lactation. *J Reprod Dev*, 52: 161-168.
- Kennedy, J., Dillon, P., Delaby, L., Faverdin, P., Stakelum, G. and Rath, M. 2003. Effect of genetic merit and concentrate supplementation on grass intake and milk production with Holstein Friesian dairy cows. *J Dairy Sci*, 86: 610-621.
- Kirkland, R. M. and Gordon, F. J. 2001. The effects of milk yield and stage of lactation on the partitioning of nutrients in lactating dairy cows. *J Dairy Sci*, 84: 233-240.
- Knaus, W. 2009. Dairy cows trapped between performance demands and adaptability. *J Sci Food Agric*, 89: 1107-1114.
- Kolmodin R., Strandberg E., Jorjani, H. and Danell, B. 2003. Selection in the presence of a genotype by environment interaction: response in environmental sensitivity. *Anim Sci*, 76: 375-386.
- Kolver, E. S., Roche, J.R., Burke, C.R. and Aspin, P.W. 2005. Influence of dairy cow genotype on milksolids, body condition and reproduction response to concentrate supplementation. *Proc N.Z. Soc Anim Prod*, 65: 46-52.
- Komatsu, T., Itoh, F., Kushibiki, S. and Hodate, K. 2005. Changes in gene expression of glucose transporters in lactating and nonlactating cows. *J Anim Sci*, 83: 557-564.
- Leff, E. 2008. *Discursos sustentables*. Editor Siglo XXI. México, D.F. 272 pp.
- Leroi, A.M. 2001. Molecular signals versus the Loi de Balancement. *Trends Ecol Evol*, 16: 24-29.
- Leroi, A.M., Bartke, A., Benedictis, G., Franceschi, C., Gartner, A., Gonos, E., Feder, M., Kivisild, T., Lee, S., Kartal-Özer, N., Schumacher, M., Sikora, E., Slagboom, E., Tatar, M., Yashin, A., Vijg, J. and Zwaan, B. 2005. What evidence is there for the existence of individual genes with antagonistic pleiotropic effects? *Mech Ageing Dev*, 126: 421-429.
- Leroy, J.L.M.R., Vanholder, T., Delanghe, J.R., Opsomer, G., Van Soom, A., Bols, P.E.J., Dewulf, J. and De Kruif, A. 2004. Metabolic changes in follicular fluid of the dominant follicle in high-yielding dairy cows early post partum. *Theriogenology*, 62: 1131-1143.
- Leroy, J., Vanholder, T., Van Knegsel, A.T.M., Garcia-Ispuerto, I. and Bols, P.E.J. 2008a.

VACA LECHERA: ENTRE LA EFICIENCIA ECONÓMICA Y LA INEFICIENCIA BIOLÓGICA

- nutrient prioritization in dairy cows early postpartum: mismatch between metabolism and fertility? *Reprod Domest Anim*, 43: 96-103.
- Leroy, J.L.M.R., Van Soom, A., Opsomer, G. and Bols, P.E.J. 2008b. The consequences of metabolic changes in high-yielding dairy cows on oocyte and embryo quality. *Animal*, 2: 1120-1127.
- Linnane, M., Horan, B., Connolly, J., O'connor, P., Buckley, F. and Dillon, P. 2004. The effect of strain of Holstein-Friesian and feeding system on grazing behaviour, herbage intake and productivity in the first lactation. *Anim Sci*, 78: 169-178.
- Lof, E., Gustafsson, H. and Emanuelson, U. 2007. Associations between herd characteristics and reproductive efficiency in dairy herds. *J Dairy Sci*, 90: 4897-4907.
- Lucy, M.C. 2005. Non-lactational traits of importance in dairy cows and applications for emerging biotechnologies. *N.Z. Vet J*, 53: 406-415.
- Lucy, M.C., Jiang, H. and Kobayashi, Y. 2001. Changes in the somatotrophic axis associated with the initiation of lactation. *J Dairy Sci*, 84: E113-E119.
- Lucy, M.C., McDougall, S. and Nation, D.P. 2004. The use of hormonal treatments to improve the reproductive performance of lactating dairy cows in feedlot or pasture-based management systems. *Anim Reprod Sci*, 82: 495-512.
- Lucy, M.C., Verkerk, G.A., Whyte, B.E., MacDonald, K.A., Burton, L., Cursons, R.T., Roche, J.R. and Holmes, C.W. 2009. Somatotrophic axis components and nutrient partitioning in genetically diverse dairy cows managed under different feed allowances in a pasture system. *J Dairy Sci*, 92: 526-539.
- Maas, J.A., Garnsworthy, P.C. and Flint, A.P.F. 2009. Modelling responses to nutritional, endocrine and genetic strategies to increase fertility in the UK dairy herd. *Vet J*, 180: 356-362.
- Macmillan, K.L. 2010. Recent advances in the synchronization of estrus and ovulation in dairy cows. *J Reprod Dev*, 56 (Suppl): S42-47.
- Mccarthy, S., Horan, B., Dillon, P., O'connor, P., Rath, M. and Shalloo, L. 2007. Economic comparison of divergent strains of Holstein-Friesian cows in various pasture-based production systems. *J Dairy Sci*, 90: 1493-1505.
- Mccarthy, S.D., Butler, S.T., Patton, J., Daly, M., Morris, D.G., Kenny, D.A. and Waters, S.M. 2009. Differences in the expression of genes involved in the somatotrophic axis in divergent strains of Holstein-Friesian dairy cows during early and mid lactation. *J Dairy Sci*, 92: 5229-5238.
- Mccarthy, S.D., Waters, S.M., Kenny, D.A., Diskin, M., Fitzpatrick, R., Patton, J., Wathes, D.C. and Morris, D.G. 2010. Negative energy balance and hepatic gene expression patterns in high-yielding dairy cows during the early postpartum period: a global approach. *Physiol Genomics*, 42A: 188-199.
- Mcdowell, L.R. 2002. Recent advances in minerals and vitamins on nutrition of lactating cows. *Pakistan J Nutr*, 1: 8-19.
- Meier, S., Peterson, A.J., Mitchell, M.D., Littlejohn, M., Walker, C.G. and Roche, J.R. 2009. Genetic strain and reproductive status affect endometrial fatty acid concentrations. *J Dairy Sci*, 92: 3723-3730.
- Miglior, F., Muir, B.L. and Van Doormaal, B.J. 2005. selection indices in Holstein cattle of various countries. *J Dairy Sci*, 88: 1255-1263.
- Morris, D.G., Waters, S.M., Mccarthy, S., Patton, J., Earley, B., Fitzpatrick, R., Murphy, J.J., Diskin, M.G., Kenny, D.A., Brass, A. and Wathes, D.C. 2009. Pleiotropic effects of negative energy balance in the postpartum dairy cow on splenic gene expression: repercussions for innate and adaptive immunity. *Physiol Genomics*, 39:28-37.
- Mulligan, F.J., O'grady, L., Rice, D.A. and Doherty, M.L. 2006. A herd health approach to dairy cow nutrition and production diseases of the transition cow. *Anim Reprod Sci*, 96: 331-353.
- Mulligan, F.J. and Doherty, M.L. 2008. Production diseases of the transition cow. *Vet J*, 176: 3-9.
- Murphy, W.J., Pevzner, P.A. and O'brien, S.J. 2004. Mammalian phylogenomics comes of age. *Trends Genet*, 20: 631-639.
- Oltenacu, P.A. and Algers, B. 2005. Selection for increased production and the welfare of dairy cows: are new breeding goals needed? *Ambio*, 34: 311-315.
- Patton, J., Kenny, D.A., Mee, J.F., O'mara, F.P., Wathes, D.C., Cook, M. and Murphy, J.J. 2006. Effect of milking frequency and diet on milk production, energy balance, and reproduction

CAMARGO

- in dairy cows. *J Dairy Sci*, 89: 1478-1487.
- Philipsson, J. and Lindhé, B. 2003. Experiences of including reproduction and health traits in Scandinavian dairy cattle breeding programmes. *Livest Prod Sci*, 83: 99-112.
- Pimentel, E.C.G., Tietze, M., Simianer, H., Reinhardt, F., Tetens, J., Thaller, G., Bauersachs, S., Wolf, E. and König, S. 2011. Study of relationships between production and fertility traits in dairy cattle using genomic data. *Anim Genet*, 42: 251-262.
- Platz, S., Ahrens, F., Bendel, J., Meyer, H.H.D. and Erhard, M.H. 2008. What happens with cow behavior when replacing concrete slatted floor by rubber coating: A case study. *J Dairy Sci*, 91: 999-1004.
- Pollott, G.E. and Coffey, M.P. 2008. The effect of genetic merit and production system on dairy cow fertility, measured using progesterone profiles and on-farm recording. *J Dairy Sci*, 91: 3649-3660.
- Pryce, J.E., Veerkamp, R.F., Esslemont, R.J., Kossaibati, M.A. and Simm, G. 1997. Genetic associations amongst health and fertility traits for two UK recording schemes. http://agtr.ilri.cgiar.org/library/docs/Interbull/bulletin15_files/Docs/PRYCE.pdf (30/12/10).
- Pryce, J.E., Coffey, M.P. and Simm, G. 2001. The Relationship between body condition score and reproductive performance. *J Dairy Sci*, 84: 1508-1515.
- Pryce, J.E., Coffey, M.P., Brotherstone, S. H. and Woolliams, J.A. 2002. Genetic relationships between calving interval and body condition score conditional on milk yield. *J Dairy Sci*, 85: 1590-1595.
- Ratnayake, D.R., Berglund, B., Bertilsson, J., Forsberg, M. and Gustafsson, H. 1998. Fertility in dairy cows managed for calving intervals of 12, 15 or 18 months. *Acta Vet Scand*, 39: 215-228.
- Rauw, W.M., Kanis, E., Noordhuizen-Stassen, E.N. and Grommers, F.J. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest Prod Sci*, 56: 15-33.
- Raw, W.M. 2008. Introduction. In: Rauw, W.M. (Ed.). Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI. Reno, USA.
- Roche, J.R., Berry, D.P. and Kolver, E.S. 2006. Holstein-Friesian strain and feed effects on milk production, body weight, and body condition score profiles in grazing dairy cows. *J Dairy Sci*, 89: 3532-3543.
- Roche, J.R., Macdonald, K., Burke, C.R., Lee, J. and Berry, D.P. 2007. Associations among body condition score, body weight, and reproductive performance in seasonal-calving dairy cattle. *J Dairy Sci*, 90: 376-391.
- Roche, J.R., Friggens, N.C., Kay, J.K., Fisher, M.W., Stafford, K.J. and Berry, D.P. 2009. Invited review: Body condition score and its association with dairy cow productivity, health, and welfare. *J Dairy Sci*, 92: 5769-5801.
- Rodriguez-Martinez H., Hultgren, J., Båge, R., Bergqvist, A-S., Svensson, C., Bergsten, C., Lidfors, L., Gunnarsson, S., Algers, B., Emanuelson, U., Berglund, B., Andersson, G., Håård, M., Lindhé, B., Stålhammar, H. and Gustafsson, H. 2009. Reproductive performance in high-producing dairy cows: Can we sustain it under current practice?. Available at <http://www.ivis.org/>, 1-23. (27/10/09)
- Roff, D.A. 2007. Contributions of genomics to life-history theory. *Nat Rev Genet*, 8: 116-125.
- Roux, W. 1881. Der kampf der theile im organismus. 1st ed. Engelman. Leipzig. Germany.
- Roxstrom, A., Strandberg, E., Berglund, B., Emanuelson, U. and Philipsson, J. 2001a. Genetic and environmental correlations among female fertility traits and milk production in different parities of Swedish Red and White dairy cattle. *Acta Agric Scand, Section A - Animal Sci*, 51: 7-14.
- Roxstrom, A., Strandberg, E., Berglund, B., Emanuelson, U. and Philipsson, J. 2001b. Genetic and environmental correlations among female fertility traits, and between the ability to show oestrus and milk production in dairy cattle. *Acta Agric Scand, Section A - Animal Sci*, 51: 192-199.
- Saint Hillaire, E.G. 1818. Philosophie anatomique: des organes respiratoires sous le rapport de la determination et de l'identité de leurs pièces osseuses Méquignon-marvis, Ed. Paris.
- Spears, J.W. and Weiss, W.P. 2008. Role of antioxidants and trace elements in health and immunity of transition dairy cows. *Vet J*, 176: 70-76.
- Spencer, H. 1864. The Principles of Biology, Vol.

VACA LECHERA: ENTRE LA EFICIENCIA ECONÓMICA Y LA INEFICIENCIA BIOLÓGICA

1. Williams and Norgate. London and Edinburgh. UK.
- Stauffer, R.C. 1975. Charles Darwin's natural selection: being the second part of his big species book written from 1836 to 1858, 1st edn. Cambridge University Press. Cambridge.
- Thatcher, W.W., Bilby, T.R., Bartolome, J.A., Silvestre, F., Staples, C.R. and Santos, J.E.P. 2006. Strategies for improving fertility in the modern dairy cow. *Theriogenology*, 65: 30-44.
- The Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium, Elsik, C.G., Tellam, R.L. and Worley, K.C. 2009. The genome sequence of taurine cattle: a window to ruminant biology and evolution. *Science*, 324: 522-528.
- Van Der Waaij, E.H. 2004. A resource allocation model describing consequences of artificial selection under metabolic stress. *J Anim Sci*, 82: 973-981.
- Van Straalen, N.M. and Roelofs, D. 2006. An introduction to ecological genomics, 1st ed. Oxford University Press. Oxford.
- Veerkamp, R.F., Oldenbroek, J. K., Van Der Gaast, H.J. and Werf, J.H.J.V.D. 2000. Genetic correlation between days until start of luteal activity and milk yield, energy balance, and live weights. *J Dairy Sci*, 83: 577-583.
- Veerkamp, R.F., Beerda, B. and Van Der Lende, T. 2003. Effects of genetic selection for milk yield on energy balance, levels of hormones, and metabolites in lactating cattle, and possible links to reduced fertility. *Livest Prod Sci*, 83: 257-275.
- Veerkamp, R.F. and Beerda, B. 2007. Genetics and genomics to improve fertility in high producing dairy cows. *Theriogenology*, 68: S266-S273.
- Veerkamp, R.F., Windig, J.J., Calus, M.P.L., Ouweltjes, W., De Haas, Y. and Beerda, B. 2009. Selection for high production in dairy cattle. In: Rauw, W. (Ed.) Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI. Wallingford, Oxfordshire. UK.
- Vernon, R.G., Denis, R.G.P. and Sørensen, A. 2001. Signals of adiposity. *Domest Anim Endocrinol*, 21: 197-214.
- Waldron, M.R. 2007. Nutritional strategies to enhance immunity during the transition period of dairy cows. Florida Ruminant Nutrition Symposium o Best Western Gateway Grand o Gainesville, FL. <http://dairy.ifas.ufl.edu/rns/2007/Waldron.pdf> (30/12/10).
- Waldron, M.R. and Revelo, X.S. 2008. Causes and effects of periparturient immunosuppression. *WCDS Adv Dairy Technol*, 20: 97-109.
- Watters, R.D., Wiltbank, M.C., Guenther, J.N., Brickner, A.E., Rastani, R.R., Fricke, P.M. and Grummer, R.R. 2009. Effect of dry period length on reproduction during the subsequent lactation. *J Dairy Sci*, 92: 3081-3090.
- Weigel, K. 2006. Prospects for improving reproductive performance through genetic selection. *Anim Reprod Sci*, 96: 323-330.
- Wiggans, G.R. 2008. Genetic trends in dairy cattle over the next 25 years where are we headed and how will we get there. Animal Improvement Programs Laboratory. Agricultural Research Service. USDA. Beltsville, MD.
- Willham, R.L. 1990. Humanities' livestock exposition. 39th annual National Breeders Roundtable. Iowa State University. Ames.
- Williams, G.C. 2001. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Sci Aging Knowl Environ*, cap. 13.
- Windig, J.J., Calus, M.P.L., Beerda, B. and Veerkamp, R.F. 2006. Genetic correlations between milk production and health and fertility depending on herd environment. *J Dairy Sci*, 89: 1765-1775.
- Windig, J.J., Calus, M.P.L. and Veerkamp, R.F. 2005. Influence of herd environment on health and fertility and their relationship with milk production. *J Dairy Sci*, 88: 335-347.
- Zhao, F.Q. and Keating, A.F. 2007. Expression and regulation of glucose transporters in the bovine mammary gland 1. *J Dairy Sci*, 90: E76-E86.