



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MEXICO

MAESTRIA EN CIENCIAS DE LA
PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

ESTIMACIÓN DE EFECTOS GENÉTICOS PARA
CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS EN POBLACIONES
MULTIRRACIALES DE BOVINOS DE DOBLE PROPÓSITO
EN EL TRÓPICO HÚMEDO DE MÉXICO

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A

SANDRA GIOVANNA NÚÑEZ SOTO

TUTOR:

HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO

COMITÉ TUTORAL:

FELIPE DE JESÚS RUIZ LÓPEZ
HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ

MÉXICO, DF.

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

La autora desea expresar su total gratitud a todas las personas que participaron de alguna manera en este trabajo, en especial a mis padres CP. José Gaspar Antonio Núñez Balderas y Sra. Dulce Ma. Soto de Núñez ya que sin ellos no hubiera logrado este trabajo y por darme su gran amor y apoyo.

Asimismo, agradezco a mi familia: Sra. Alta Gracia Soto Soto, Angélica L. Núñez Soto, Ileana V. Núñez Soto, Xavier A. Núñez Soto, César A. Pérez Núñez y José A. Pérez Núñez por darle luz a mi vida e inspirarme para el término de este trabajo, al MVZ. Mario E. Sandoval C. por compartir su vida conmigo, paciencia, consejos y apoyo incondicional.

En horas de trabajo extraordinario: al Dr. Felipe de J. Ruiz López, Director de la Asociación Holstein de México y al Dr. Héctor Castillo Juárez académico de la Universidad Autónoma Metropolitana, por haberme proporcionado su apoyo académico y personal para el término de este estudio.

Al Dr. Heriberto Román Ponce, Director Regional del Centro de Investigación Regional-Golfo Centro-INIFAP, y a los doctores Oscar Castañeda, Delio Hernández Hernández, Rene Calderón Robles, Santos Sánchez Reyes, Lorenzo Granados Zurita responsables de los centros experimentales de Playa Vicente, Las Margaritas, Matías Romero y Balancán, por su apoyo al proporcionarme la información necesaria para llevar acabo este trabajo.

Agradezco al Dr. Hugo H. Montaldo Valdenegro, por sus enseñanzas, paciencia, amistad, por compartir sus experiencias profesionales y personales ayudándome a mi desarrollo tanto profesional como personal. Este trabajo no habría sido posible sin su estímulo intelectual.

A los académicos de la Facultad que fungieron como mi jurado, por aportarme sus conocimientos y amistad, y por ser parte de mi formación académica.

Y por último agradezco a mi *Alma Mater* “Universidad Nacional Autónoma de México” y en especial al Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal de la “Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia” quien me dio la oportunidad de continuar mi formación académica y desarrollo personal, y de todos mis profesores que participaron en ella.

“Por mi raza hablará el espíritu”.

INDICE

	<u>Página</u>
INTRODUCCIÓN.....	3
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
I. Sistemas de Producción de Doble Propósito.....	5
1.1 El medio ambiente.....	5
II. Recursos Genéticos y Sistemas de Cruzamiento en los Trópicos...	6
III. Importancia de las Características Reproductivas.....	7
3.1 Desempeño Reproductivo en el Ganado Bovino.....	7
3.2 Importancia Económica de las Características Reproductivas	8
IV. Efectos Genéticos en Características Reproductivas.....	10
4.1 Efectos de Cruzamiento.....	11
4.2 Modelos Estadísticos para la Estimación de los Efectos Genéticos.....	18
4.3 Efectos Genéticos de Cruzamiento Estimados para Características Reproductivas en Bovinos.....	18
V. Heredabilidad de las Características Reproductivas.....	19
5.1 Bases Teóricas.....	19
5.2 Estimación de las Heredabilidades.....	19
5.3 Heredabilidades Estimadas en Climas Templados.....	20
5.4 Heredabilidades Estimadas en Climas Tropicales.....	21
5.5 Repetibilidades.....	21
5.6 Estimación de la Repetibilidad.....	22
5.7 Repetibilidades en Climas templados y Tropicales.....	22
VI. Correlaciones entre Características.....	22

6.1 Bases Teóricas.....	22
6.2 Estimación de las Correlaciones.....	23
6.3 Correlaciones Estimadas entre Características Productivas y Reproductivas en Climas Templados y Tropicales.....	24
JUSTIFICACIÓN.....	26
OBJETIVOS.....	26
MATERIAL Y MÉTODOS.....	27
VII. Ambiente y Manejo del Ganado en los Centros del INIFAP.....	27
VIII. Datos.....	30
IX. Modelos Estadísticos.....	33
RESULTADOS.....	35
X. Medias Descriptivas.....	35
XI. Efectos de Cruzamiento.....	35
11.1 Efectos Directos.....	35
11.2 Efectos de Heterosis.....	36
11.3 Efectos de Recombinación.....	37
11.4 Efectos de Epistasis.....	37
XII. Parámetros Genéticos Univariados.....	37
12.1 Heredabilidades.....	38
12.2 Repetibilidades.....	38
XIII. Componentes de (co)varianza.....	38
DISCUSIÓN.....	40
XIV. Efectos de Cruzamiento.....	40
14.1 Efectos Directos de Raza.....	40

14.2 Efectos de Heterocigocidad.....	41
14.3 Efectos de Pérdidas por Recombinación y Epistáticos.....	43
XV. Heredabilidades y Repetibilidades.....	45
XVI. Correlaciones Genéticas y Fenotípicas.....	46
CONCLUSIONES.....	47
REFERENCIAS.....	48
FIGURAS.....	62
CUADROS.....	66

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1.	Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Oaxaca, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Matías Romero” Matías Romero, Oax.	62
2.	Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Oaxaca, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Matías Romero” Matías Romero, Oax.	62
3.	Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Veracruz, en donde se encuentran los centros experimentales del INIFAP “La Posta” Veracruz, Ver. y “Playa Vicente” Playa Vicente, Ver.	63
4.	Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Veracruz, en donde se encuentran los centros experimentales del INIFAP “La Posta” Veracruz, Ver. y “Playa Vicente” Playa Vicente, Ver.	63
5.	Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Puebla, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Las Margaritas” Hueytamalco, Pue.	64
6.	Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Puebla, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Las Margaritas” Hueytamalco, Pue.	64
7.	Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Tabasco, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Balancán” Villa El Triunfo, Tab.	65
8.	Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Tabasco, en donde se encuentra el centro experimental de INIFAP “Balancán” Villa El Triunfo, Tab.	65

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro</u>	<u>Página</u>
1. Temperatura y Precipitación Pluvial de las épocas del año en el trópico húmedo del Sureste de México.	66
2. Medias de producción de leche (PTL) e intervalo entre partos (IEP) para las diferentes razas puras y sus cruizas en medios tropicales.	67
3. Medias \pm ee de producción de leche (PTL), edad al primer parto (EPP) e intervalo entre partos (IEP) de varios grupos genéticos <i>Bos taurus</i> x <i>Bos indicus</i> .	68
4. Efectos aditivos y no aditivos (ee) estimados en producción de leche y algunas características reproductivas de varios grupos genéticos <i>Bos taurus</i> x <i>Bos indicus</i> en diferentes climas.	69
5a. Heredabilidades para características reproductivas reportados en ambientes templados por varios autores.	71
5b. Heredabilidades para características reproductivas reportados en ambientes tropicales por varios autores.	72
6a. Repetibilidades para algunas características reproductivas reportados en ambientes templados por algunos autores.	73
6b. Repetibilidades para algunas características reproductivas reportados en ambientes tropicales por algunos autores.	74
7a. Correlaciones genéticas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por varios autores.	75
7b. Correlaciones genéticas entre algunas características reproductivas reportadas en un ambiente tropical.	76

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro</u>	<u>Página</u>
8a. Correlaciones fenotípicas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por algunos autores.	77
8b. Correlaciones fenotípicas entre algunas características reproductivas reportadas en un ambiente tropical.	78
9. Tipos de clima de los cinco centros de investigación regional de INIFAP.	79
10. Número de partos por grupo genético.	80
11. Coeficientes de los efectos de cruzamiento para los diferentes grupos genéticos.	81
12. Medias \pm d.e. por subpoblación para las variables reproductivas estudiadas.	82
13. Medias, valores mínimos y máximos para los coeficientes de cruzamiento.	83
14. Efectos directos de raza (D) y de heterosis (HT) para el modelo de Dominancia.	84
15. Efectos directos de raza (D), heterosis (HT) y de recombinación (RC) para el modelo de Dickerson.	85
16. Efectos directos de raza (D), heterosis (HT) y de epistasis (EX) para el modelo de Kinghorn.	86
17. Componentes de varianza aditiva (VA), fenotípica (VF), ambiente permanente (VP), heredabilidades (h^2) y repetibilidades (t) para el modelo de Dickerson.	87
18. Componentes de varianza aditiva (VA), fenotípica (VF), ambiente permanente (VP), heredabilidades (h^2) y repetibilidades (t) para el modelo de Kinghorn.	88

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro</u>	<u>Página</u>
19. Proporción de la varianza debida al efecto hato-año de parto.	89
20. Comparación de los logaritmos de verosimilitud de los modelos usando el criterio de Akaike.	90
21. Estimación de parámetros genéticos en la población multirracial usando los modelos de Dickerson y Kinghorn	91

RESUMEN

NÚÑEZ SOTO, SANDRA GIOVANNA. Estimación de efectos genéticos para características reproductivas en poblaciones multirraciales de bovinos de doble propósito en el trópico húmedo de México. (Bajo la dirección de HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, FELIPE DE JESÚS RUIZ LÓPEZ Y HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ).

Se evaluó la influencia de algunos efectos aditivos y no aditivos sobre las características reproductivas en bovinos doble propósito utilizando modelos mixtos que incluyeron las definiciones de los efectos de cruzamiento de Dickerson, Kinghorn y de un modelo de dominancia, sobre la edad al primer parto (EPP), edad al primer calor registrado (EPCR), intervalo entre partos (IEP), intervalo parto-calor registrado (IPCR), intervalo parto-servicio registrado (IPSR), número de servicios por concepción (SXC), peso al primer parto (P1P) y peso al parto (PP), así como la producción de leche a 305 días (PL305) en una población multirracial resultado de cruces de las razas Holstein, Simmental y Suizo Pardo por Cebú, en el trópico de México. Los datos comprendieron 5511 registros de las cuatro primeras lactancias y 1432 registros de la primera lactancia para los análisis univariados y bivariados. Los registros provienen de 1412 vacas y 369 sementales pertenecientes a 51 grupos genéticos registrados desde los años de 1969 a 2004 de 6 campos experimentales pertenecientes al INIFAP en la región tropical húmeda del golfo de México. Se estimaron efectos de cruzamiento, heredabilidades (h^2), repetibilidades (t), correlaciones genéticas (r_g) y correlaciones fenotípicas (r_f). Los análisis se realizaron usando modelos lineales mixtos que incluyeron como efectos fijos a los efectos directos de raza (D), efectos de heterosis (HT) y efectos de pérdidas por recombinación (RC)/efectos de epistasis aditivo x aditivo (EX) como coeficientes de regresión, la época de parto y el número de parto, así como los efectos aleatorios de animal, de ambiente permanente y de año de parto-hato usando el método de la Matriz Promedio de Información-REML (AI-REML), usando el programa ASREML. Para la mayoría de las características, los modelos incluyendo RC ó EX ajustaron los datos mejor que el modelo de dominancia. Se observaron efectos de D negativos para el IEP en todas las razas europeas. La HT fue favorable para Holstein y Suizo Pardo para la PL305 y varias características reproductivas siendo mayor usando el modelo de Kinghorn. Los efectos de RC y EX fueron desfavorables y significativos para todas las variables reproductivas y PL305. Las h^2 para las características reproductivas estuvieron entre 0.01 a 0.40. Para IEP (0.05) y SXC (0.01) las h^2 estuvieron dentro del rango reportado en estudios previos en climas templados y tropicales. Para PL305 (0.27) fue similar a la encontrada en climas templados. No se encontró evidencia de relaciones desfavorables entre PL305 y varias características reproductivas en esta población, exceptuando por la r_g positiva entre PL305 y EPP (0.38). Las r_g entre PL305 con IPCR (-0.26), IPSR (-0.19) e IEP (-0.11) fueron

moderadamente negativas. La r_g entre PP con SXC (0.45) fue positiva. Las r_g entre IEP con PP (-0.51), IPCR con SXC (-0.47), IPCR con PP (-0.40), e IPSR con SXC (-0.47) fueron altas y negativas. La r_g entre IPSR con PP (-0.34) fue moderadamente negativa. Las consideraciones de estas correlaciones pueden ayudar en la inserción de características reproductivas en el índice de selección para esta población. Las r_f entre las características de fertilidad y PL305 fueron moderadamente bajas. Las h^2 de las características estudiadas estuvieron dentro del rango de muchas estimaciones previas para ganado lechero en climas templados, indicando una oportunidad para incorporar algunas de estas características en programas de selección para esta población. Las implicaciones prácticas de estos resultados en el diseño de estrategias óptimas de mejoramiento dependerán de los valores económicos relativos de las características de reproducción y producción de leche.

Palabras Clave: Dominancia, pérdidas por recombinación, epistasis, heterosis, heredabilidad, cruzamientos, características reproductivas.

INTRODUCCIÓN

En México el hato bovino esta constituido por 30.6 millones de cabezas. En la zona tropical de México, aproximadamente 12 millones de bovinos (40% del inventario nacional) producen el 29% y 39% de la leche y carne que se consume en México, respectivamente. La mayor parte de estos productos provienen de vacas que se manejan bajo el sistema de doble propósito (SAGARPA, 2002; Koppel *et al.*, 2002).

El sistema de producción de bovinos de doble propósito en el trópico mexicano se caracteriza por producir carne y leche, combinando el ordeño con el amamantamiento de los becerros hasta el destete. Las unidades de producción generalmente tienen entre 5 y 50 animales y se manejan en forma familiar. El pastoreo es la principal fuente de alimentación. Las vacas son cruza de varias razas europeas (Suizo Pardo, Holstein, Simmental, Charolais, Jersey, entre otras) con razas Cebuínas en distintas proporciones; y presentan producciones inferiores de leche a la que se observan en climas templados (Koppel *et al.*, 2002).

A pesar de la importancia numérica y de los volúmenes de producción de los bovinos de doble propósito en el trópico mexicano, sus índices productivos son considerados bajos en comparación con los obtenidos en de climas templados con sistemas más intensivos. Algunos rangos de valores promedio de características productivas y reproductivas en el trópico húmedo de México son: producción de leche de 1985-2021 kg en 205-305 días de lactancia, intervalo entre partos de 13-15 meses, edad al primer parto de 30-35 meses, edad a la pubertad de 13-34 meses, intervalo parto-primer calor de 78-100 días, intervalo parto-inseminación efectiva ó días abiertos de 102-202 días, servicios por concepción de 1.7-2.0, tasa de concepción de 40-60; peso al destete y peso al año de edad de 160 y 195 kg respectivamente (Menéndez, 1989; De Dios, 2001; Román-Ponce *et al.*, 2005; Díaz-Hernández *et al.*, 2005).

Entre los factores que limitan el desarrollo de este sistema de producción se encuentran: el medio ambiente tropical, el conservadurismo de los ganaderos, escasa adopción de tecnología, canales de comercialización inadecuados y falta de estímulos al productor, debido a que el precio de los productos no aumenta al mismo ritmo que el de los insumos (Koppel *et al.*, 2002).

Algunos estudios han confirmado que las razas *Bos Taurus* (Holstein-Friesian, Pardo Suizo y Jersey) por sus efectos genéticos directos de raza favorables para producción de leche, son predominantemente usadas en esquemas de cruzamiento en los sistemas lecheros en el trópico (Singh *et al.*, 1989; Bracho y Perozo, 1990; Parmar *et al.*, 1990).

La falta de conocimientos sobre cuales son los esquemas más eficientes de cruzamiento y selección limita la productividad de las ganaderías de doble propósito existentes en climas tropicales de América Latina (Pariacote *et al.*, 1997).

La estimación de los efectos de cruzamiento es un requisito para optimizar el uso de diferentes razas y cruzamientos en la producción animal (Notter y Cundiff, 1991). La incorporación de características de importancia económica, tales como las características de reproducción en los programas de mejoramiento genético es fundamental para maximizar la rentabilidad en el ganado (Van Raden, 2002), siendo una clave de esto el determinar como usar este tipo de características o alguna otra característica correlacionada, para producir programas de mejoramiento óptimos (Rogers, 1994).

REVISIÓN DE LITERATURA

Sistemas de producción de doble propósito.

El medio ambiente.

El trópico mexicano corresponde al grupo de Climas A (tropicales lluviosos, con temperatura media del mes más frío mayor de 18°C). Los climas A (Af, Am y Aw) se extienden a lo largo de las vertientes mexicanas de ambos mares. En la del Pacífico desde el paralelo 24° norte hacia el sur y abarcan desde el nivel del mar hasta una altitud de unos 800 ó 1000 metros. Por el lado del Golfo de México comprenden desde el paralelo 23° norte hacia el sur a lo largo de la llanura costera y de la base de los declives correspondientes de la Sierra Madre Oriental y de las montañas del norte de Chiapas; se encuentran, también, en la mayor parte de la península de Yucatán, así como en algunas zonas interiores, tales como la Cuenca del Balsas y la depresión central de Chiapas en donde se extiende una altitud de 1300 m (García, 1973).

El tipo de clima Af (caliente húmedo con lluvias todo el año) se encuentra situada al sur del paralelo 20°N a lo largo de la base del declive este de la Sierra Madre Oriental y a lo largo del pie septentrional de los plegamientos del norte de Chiapas. El tipo Am (caliente húmedo con lluvias en verano) se localiza en la llanura tabasqueña, en la base y en el declive este de la Sierra Madre Oriental y en el declive del Pacífico de la porción sureste de la Sierra Madre de Chiapas. Y los lugares con clima Aw (caliente subhúmedo con lluvias en verano) se extienden a lo largo de la vertiente del Pacífico desde el paralelo 24° N hacia el sur y abarcan desde el nivel del mar hasta una altitud de unos 800 ó 1000 m; por el lado del Golfo de México, se les encuentra al sur del paralelo 23° N en algunas de las partes más bajas de la llanura costera, y también en la mayor parte de la península de Yucatán, así como la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas (García, 1973).

En el cuadro 1 se presentan las diferentes temperaturas y precipitaciones pluviales que se dan en las diferentes épocas del año en el trópico húmedo del sureste mexicano.

Recursos genéticos y sistemas de cruzamiento en los trópicos.

Los sistemas de producción de leche típicos de los ambientes tropicales aprovechan genes de las razas especializadas desarrolladas en ambientes templados (Holmann *et al.*, 1990). La razón para incorporar los genes de estas poblaciones ha sido incrementar los niveles productivos de los grupos locales y/o aprovechar la heterosis.

En el cuadro 2, se muestra los niveles de producción de leche e intervalo entre partos de los animales de raza pura y algunas de sus cruzas (*Bos taurus* x *Bos indicus*) en medios ambientes tropicales que han sido obtenidos por varios autores (McDowell *et al.*, 1975; Coleman *et al.*, 1985; McDowell, 1983 y 1987; Nieuwhof *et al.*, 1987; Webb, 1989; Ponce de León *et al.*, 1982; Cunningham, 1989; Silva *et al.*, 1992; Fuerst y Sölkner, 1994; Mackinnon *et al.*, 1996; Ferreira y Madalena, 1997; Negussie *et al.*, 1998; Ozoje, 2001; Wall *et al.*, 2005).

Entre las causas por las que algunas cruzas con razas lecheras y cárnicas (Jersey, Suizo Pardo Americano, Simmental) están aumentando en número en el trópico, se tienen la adaptación al medio ambiente y la importancia económica de los sólidos totales en la leche y en el crecimiento antes del destete en los sistemas de doble propósito (Koppel *et al.*, 2002; SAGARPA, 2002; Rosales-Alday *et al.*, 2004).

Estudios realizados en Brazil (Madalena, 1981) mostraron que la F₁ Holstein x Cebú generalmente tuvo más alta producción de leche y menores intervalos entre partos en comparación con cruzas con una proporción de genes europeos mayor a los de la F₁.

Por su parte Syrstad (1996), en una revisión basada en varios trabajos previos menciona que la proporción genotípica 5/8 en los diferentes niveles de cruzas *Bos taurus* x *Bos indicus* es considerada como la proporción más alta de genes europeos compatible con la adaptación al ambiente tropical porque aparte de generar un aumento en la producción de leche, presenta valores promedio bajos en la edad al primer parto e intervalo entre partos (ver Cuadro 3).

Rege (1998) en una revisión basada en varios trabajos previos mencionó que bajo condiciones tropicales, la raza Frisona y sus cruzas no fueron superiores en producción de leche, intervalo entre partos y edad al primer parto en comparación a las cruzas de Jersey, Pardo Suizo, Ayrshire y Danesa Roja. La raza Danesa Roja y Suizo Pardo fueron superiores a la raza Frisona en producción de leche, pero no difirió a la Frisona en intervalo entre partos y edad al primer parto. La raza Jersey fue la de mejor eficiencia reproductiva (intervalo entre partos y edad al primer parto), pero la más baja en producción de leche.

Importancia de las características reproductivas.

Desempeño reproductivo en el ganado bovino.

La rentabilidad de los hatos lecheros depende de la producción de leche, composición de la leche, el desempeño reproductivo y de la salud de las vacas. En general se acepta que una alta producción de leche predispone a una mayor susceptibilidad a las enfermedades (Shanks *et al.*, 1978; Hansen *et al.*, 1979; Simianer *et al.*, 1991; Uribe *et al.*, 1995; Oltenacu y Algers, 2005) y a un menor desempeño reproductivo de las vacas lecheras (Shanks *et al.*, 1978; Hageman *et al.*, 1991; Oltenacu *et al.*, 1991; Bagnato y Oltenacu, 1993; Nebel y McGilliard, 1993; Pryce *et al.*, 2004).

También se reconoce que aún en hatos con producciones de leche modestas, el *status* de salud puede influir seriamente en el desempeño productivo y reproductivo (Young *et al.*, 1985).

Un pobre desempeño reproductivo incrementa los costos de producción. Pecsok *et al.* (1994) encontraron que los costos por días abiertos adicionales eran atribuibles a pérdidas en producción, incremento en los costos por servicios, reemplazos y los relacionados al médico veterinario.

La eficiencia reproductiva de los bovinos doble propósito es afectada negativamente por ambientes con temperaturas altas acompañadas de concentraciones elevadas de humedad relativa, así como por las deficiencias nutricionales comunes en áreas tropicales. El tiempo para la iniciación de la actividad reproductiva en vaquillas o vacas durante el posparto, así como los intervalos entre partos y días abiertos son mayores que los considerados para bovinos en climas templados (Menéndez, 1989; Anta, 1987). El proceso de tecnificación en aspectos de manejo reproductivo en el trópico ha sido lento debido a la falta de un programa de registros reproductivos, el manejo sanitario y nutricional ideales para tal sistema de producción (Menéndez, 1989).

Los días a primer servicio posparto, número de servicios por concepción y los días abiertos son medidas comunes del desempeño reproductivo y de la fertilidad (Dunklee *et al.*, 1994), pero en estas tres medidas reproductivas influye de manera relevante el manejo reproductivo que se les da a las vacas y vaquillas, mientras que la tasa de concepción al primer servicio es menos dependiente del mismo (Nebel y McGilliard, 1993).

Importancia económica de las características reproductivas.

En varios países de Europa, el valor económico por desviación estándar genética de la fertilidad de las vacas es aproximadamente la mitad que la de la producción de proteína en la leche (Philipsson *et al.*, 1994).

Otros caracteres que influyen en la eficiencia económica de un sistema de producción de leche en el trópico en Brasil son la edad al primer parto, cuya

disminución resulta una reducción de los costos de crianza de novillas y puede resultar en una mayor vida útil (Cardoso *et al.*, 2004).

Nitter y Wolfová (2003) mencionaron que en los esquemas de mejoramiento animal, los valores económicos de características incluidas en los objetivos de selección, dependen del tiempo y frecuencia de las generaciones de la progenie, medidos en el número de expresiones derivadas de los genes. Estas expresiones ocurren en dos grupos; el primer grupo de características ocurre una sola vez en la vida del animal y estas son primordialmente las características de crecimiento y de la canal. Y el segundo grupo se expresa en las hembras adultas varias veces durante su vida, usualmente acompañada por un ciclo reproductivo. En los mamíferos estas son principalmente las lactancias y las características de fertilidad, la facilidad al parto y tasa de viabilidad de la preñez.

Negussie *et al.*, (1998) mencionaron que la evaluación precisa de los registros reproductivos de vacas locales y sus cruzas son fundamentales para el desarrollo de estrategias apropiadas de mejoramiento. La eficiencia reproductiva es vital para el incremento de la eficiencia económica.

Debido a que hacer máxima la rentabilidad es la principal meta de los ganaderos y dado que la producción de leche y el desempeño reproductivo han mostrado tener variación genética aditiva, algunos autores han sugerido utilizar índices de selección que incluyan una combinación de variables de producción, reproducción, salud y tipo (Andrus y McGilliard, 1975; Rogers, 1993; Dunklee *et al.*, 1994; Philipsson *et al.*, 1994; Uribe *et al.*, 1995; Haile-Mariam *et al.*, 2003).

González-Recio *et al.*, (2004), encontraron que la importancia económica relativa de las características de fertilidad con respecto a la producción de proteína, es de 64% para el intervalo entre partos y 8% para la edad al primer parto.

Efectos genéticos en características reproductivas.

La evaluación del potencial reproductivo de animales locales y cruzados es un requerimiento básico para diseñar estrategias apropiadas de mejoramiento genético para el ganado tropical (Negussie et al., 1998). La incorporación de los efectos genéticos de las características reproductivas en programas de mejoramiento genético es importante para maximizar rentabilidad por vida en los bovinos (Van Raden, 2002).

Los programas de mejoramiento genético implican dos principales metodologías para el aumento de la productividad del ganado: la selección de los mejores animales dentro de una raza o población; y/o el uso de las mejores razas ó combinaciones de razas a través de los sistemas de cruzamiento (Montaldo y Kinghorn, 2003). Uno de los principales objetivos del cruzamiento es la incorporación de genes de poblaciones diferentes para aprovechar la heterosis (Kinghorn, 1987).

La selección dentro de razas explota la variación genética aditiva para las características seleccionadas. La selección entre poblaciones explota ambos efectos: aditivos y no aditivos. Al integrar los cruzamientos y la selección, se puede optimizar el uso de todos los tipos de variación genética (Notter y Cundiff, 1991). Para utilizar los efectos genéticos se necesita estimarlos en forma precisa e insesgada.

Los individuos cruzados frecuentemente exhiben heterosis (palabra dada por Shull en 1914 (Shull, 1948), para describir el incremento del vigor de las poblaciones cruzadas con respecto a las poblaciones parentales). La heterosis para las características relacionadas a la fertilidad en bovinos es usualmente entre 5 y 25% (Kinghorn, 1987; Darwash *et al.*, 1997).

En el cuadro 3, se observa el comportamiento productivo y reproductivo de varios grupos genéticos de cruzas *Bos taurus* x *Bos indicus* resultado del promedio de varios estudios (Cunningham y Syrstad, 1987; Syrstad, 1996).

Efectos de cruzamiento.

Bases teóricas.

El mejoramiento genético del ganado puede ser generado por selección, cruzamiento o por una combinación de ambas estrategias (Cunningham, 1987).

En el caso de la selección, la base teórica está bien establecida. El modelo genético básico es muy simple, especifica la acumulación de efectos genéticos aditivos favorables en un gran número de loci independientes. En ciertas circunstancias, este modelo necesitaría algunas modificaciones para tomar en cuenta límites genéticos, interacciones genotipo por ambiente, la presencia de fuentes no aditivas significativas de variación genética y las complejidades producidas por objetivos múltiples de selección. Sin embargo, este modelo genético simple, traducido dentro de la noción de heredabilidad, forma unas bases adecuadas para el planeamiento de muchos programas de mejoramiento y selección de las especies de ganado doméstico (Smith, 1984).

En el caso del cruzamiento, la base teórica es menos satisfactoria. La reunión de efectos de dominancia favorables en muchos loci es generalmente aceptado como las bases genéticas de muchos sistemas de cruzamiento. Sin embargo, Cunningham (1987), menciona que este objetivo básico es frecuentemente obscurecido por los siguientes factores adicionales: 1) El deseo a lograr un balance particular de contribuciones aditivas provenientes de las líneas ó razas usadas. Esto se puede relacionar a una sola característica para la cual un óptimo intermedio es deseado, ó se puede relacionar a la idea de “complementariedad” en el cual el balance deseado es logrado para un número de características. 2) La falta de claridad acerca de cual estrategia de cruzamiento

preferir (rotacional, sintética, F_1 , reemplazos). 3) Los conflictos posibles entre estrategias diseñadas para maximizar los efectos genéticos directos y maternos. 4) El poco interés que ha existido en muchos estudios para saber si los efectos epistáticos son suficientemente importantes para justificar su consideración, y 5) La existencia de posibles interacciones genotipo por ambiente.

Los elementos básicos de la teoría del cruzamiento refieren a los inicios de la genética, Mendel, 1866 (citado por Cunningham, 1987) en su clásico trabajo "Investigación sobre hibridación de plantas", provee el modelo básico sobre los efectos de dominancia. Bruce (1910) usó el modelo de dominancia como una explicación para la heterosis. Fisher (1918) empleó un modelo estadístico involucrando efectos aditivos y de dominancia. Cockerham (1954) extendió este modelo estadístico, y las definiciones de los efectos genéticos incluyen todas las formas de epistasis. Gardner y Eberhardt (1966) generalizaron estos modelos para estructuras de cruzamiento. Dickerson (1969, 1973) y Eisen *et al.* (1983) han descrito las esperanzas matemáticas de las contribuciones genéticas para la expresión en diferentes sistemas de cruzamiento de animales. Hill (1982), Kinghorn (1980, 1982) y Sheridan (1981) han hecho consideraciones más avanzadas a la forma de las contribuciones epistáticas en la expresión de los animales cruzados.

Cunningham (1987) mencionó que la expresión promedio de un grupo de animales está determinada por su capacidad genética y por las condiciones ambientales en las cuales ellos se encuentran. Los modelos genéticos de los cuales se desarrolla el trabajo de mejoramiento genético comienzan a nivel del gen. Dado que los genes ocurren en pares, y están reunidos en cromosomas, es conveniente considerar los efectos génicos en tres niveles: 1) *Efectos aditivos*. Son los efectos debidos a genes individuales actuando independientemente del resto del genotipo. 2) *Efectos de dominancia*. Son los efectos debido a la acción conjunta de pares de genes dentro de loci, y, 3) *Efectos de epistasis*. Son los efectos debido a la acción conjunta de dos o más alelos en dos o más loci.

Por su parte, Kinghorn (1987) mencionó que las bases genéticas de los efectos de cruzamiento pueden ser divididas dentro de dos componentes importantes, los *efectos aditivos y no aditivos*. Los componentes o efectos aditivos para las características de interés son debido a un simple promedio del mérito entre las líneas o razas parentales involucradas. En cruzas complejas, tales como los cruzamientos rotacionales, el componente aditivo es simplemente la multiplicación de la proporción del aporte de cada línea parental por el mérito asociada con esta línea. Los componentes o efectos no aditivos del cruzamiento son lo que observamos como *heterosis*, que es la cantidad en la cual el mérito en los animales cruzados se desvía del componente aditivo, y que a su vez se divide en dos componentes: dominancia y epistasis.

La teoría de la selección está basada en la acumulación de los efectos aditivos favorables de generación a generación. La teoría del cruzamiento está grandemente (pero no exclusivamente) basada en la disposición de los efectos de dominancia en cada generación, estos efectos de dominancia no son acumulativos de una generación a la siguiente, pero a través de ellos pueden ser incrementados por medio de una selección apropiada (Rich y Bell, 1980; Orozco, 1976). En cambio, los efectos epistáticos pueden tomar un número infinito de formas involucrando muchos alelos y loci. Es, por lo tanto, imposible construir una consideración general de efectos de epistasis dentro de los modelos de selección y de cruzamiento.

Cunningham (1987), mencionó que la suma de todos los efectos de dominancia beneficiosos y positivos en loci individuales es la base del concepto de heterosis. La heterosis es definida como una desviación (positiva o negativa) de un individuo ó grupo cruzado con respecto a la media de las poblaciones parientes. La heterosis es usualmente positiva y surge de un modelo de un locus, los efectos de la heterosis se espera que sean una función lineal del nivel de *heterocigocidad*. Así que extendiendo el modelo aditivo-dominancia a un nivel

multi-loci, se dice que el promedio esperado de la expresión de algún grupo de individuos producido por la combinación de las fuentes genéticas de dos líneas parentales a través de algunas formas de cruzamiento será: $Media = \mu + X_1 A + X_2 H$, en donde la μ es el valor medio promedio, A es la diferencia aditiva entre dos líneas parentales (es la suma de los efectos genéticos aditivos de las dos diferentes líneas parentales), y H es la heterosis desarrollada por su progenie F_1 (es la suma de los efectos de dominancia expresados cuando las dos líneas son cruzadas), el factor de ponderación X_1 mide la proporción de genes contribuidos por cada línea, y X_2 mide el nivel esperado de heterocigocidad.

De la misma forma, Hill (1982) mencionó que la heterosis es debida a dominancia sin interacciones entre loci, y es proporcional a la heterocigocidad (proporción de heterocigotos en loci distintos).

Cunningham (1987), propone un modelo llamado “Modelo del Templo Griego”, en donde, describe o predice el valor genético de un grupo por aplicación de los primeros cuatro tipos de cruzamiento (F_1 , F_2 , y las retrocruzas recíprocas) producidas de dos líneas o razas parentales diferentes. En este modelo se describen los cuatro diferentes niveles de dominancia (ausencia de dominancia, dominancia parcial, dominancia completa, sobredominancia) generados por el modelo de aditividad-dominancia que puede situar la proporción de genes provenientes de las razas ó líneas parentales y la proporción de máxima heterocigocidad. En cambio en las razas sintéticas, que son formadas por otros grupos cruzados (p.e. retrocruza) tendrán $\frac{3}{4}$ de los efectos aditivos, y podrían tener 37.5% de los efectos de heterosis. En general, la proporción de máxima heterocigocidad, y de aquí de heterosis retenida en estas poblaciones es $1 - \sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de genes contribuidos a las razas sintéticas por el i -ésima fuente racial, y la proporción de heterocigocidad retenida es 0.375 (Dickerson, 1973). En las cruza rotacionales entre dos razas que se alternan en cada generación, la proporción de máxima heterocigocidad y expresión esperada de heterosis retenida es $\frac{2}{3}$.

En el caso de las características reproductivas, McGloughlin (1980) encontró una relación lineal casi perfecta entre la heterosis para el comportamiento reproductivo y la heterocigocidad entre varias cruas recíprocas de dos líneas de ratones.

Kinghorn (1987) mencionó que el cruzamiento en los progenitores puede tener un gran efecto sobre la progenie. Las hembras cruzadas pueden exhibir heterosis considerable en su fecundidad y su capacidad para llegar rápidamente a la pubertad y gestar. Los toros cruzados frecuentemente exhiben mejor fertilidad, y llegan a tener progenie en una edad más temprana.

Efectos epistáticos. El término epistasis es usado para describir todos los múltiples efectos génicos en donde se involucra más de un locus. La causa es la conjunción de efectos de dos genes en dos loci separados. Este específico tipo de efecto de epistasis es un efecto aditivo x aditivo (Cunningham, 1987). Existen otros tipos de epistasis las cuales son los efectos aditivos x dominancia, dominancia x dominancia, generando en total nueve diferentes tipos de epistasis. Estas interacciones pueden ser positivas o negativas. Varios investigadores han estudiado estos efectos (Cockerham, 1954; Dickerson, 1973; Kinghorn, 1980; Hill, 1982; Cunningham, 1981; Sheridan, 1981; Koch *et al.*, 1985; Syrstad, 1986).

En animales cruzados los genes epistáticos interactúan de forma muy compleja, por lo cual se espera que la epistasis si sea importante y llegue a tener efectos negativos. Esto se muestra notablemente en la producción de animales que se encuentran en el trópico. La epistasis es difícil de medir (Dickerson, 1973; Kinghorn, 1980; Hill, 1982; Cunningham, 1981).

A partir de Dickerson, (1969) ha llegado a ser común describir los efectos de interacción entre loci en términos de “*pérdidas por recombinación*”. Por su parte, Rutledge, (2001) menciona que son las pérdidas genéticas resultantes de la

recombinación en la meiosis. Este coeficiente es igual a la fracción promedio de pares segregando independientemente de loci en gametos provenientes de ambos padres, los cuales se espera que sean “combinaciones no parentales”. Las pérdidas por recombinación son parecidas a una combinación de los efectos de interacción únicamente entre pares de genes, ambos en los mismos loci (dominancia) y en diferentes loci (epistasia A x A). El término pérdidas por recombinación implica que los heterocigotos en repulsión y acoplamiento son diferentes. La eficiencia de varios métodos para la utilización de la diversidad genética entre razas (Dickerson, 1969 y 1970) es determinada principalmente por factores tales como la tasa de reproducción de las especies, por ejemplo, en el exceso de reemplazo necesario, disponible para el uso en cruzamientos comerciales, las magnitudes de heterosis individual, materna y paterna (h^I , h^M y h^P) y de pérdidas por epistasia de las razas puras debidas a la recombinación en gametos producidos por padres cruzados (r^I , r^M , r^P), los efectos directos individual, paterno y materno de cada razas (g^I y g^P vs. g^M) y la importancia de interacciones de estos componentes genéticos con los sistemas de producción y mercado.

Dickerson (1970), desarrolló fórmulas para el cálculo de coeficientes de los efectos de cruzamiento mencionados, para el comportamiento esperado de la media de una característica cuantitativa para cruza de n razas parentales. Estos se muestran a continuación,

$$2\text{-razas } \text{ó } F_1 (A\text{♂} \times B\text{♀}) = h^I_{AB} + \frac{1}{2}(g^M_B - g^M_A + g^P_A - g^P_B)$$

$$3\text{-razas, } C\text{♂} (AB\text{♀}) = \frac{1}{2}(h^I_{CA} + h^I_{CB}) + h^M_{AB} + \frac{1}{4}r^I_{AB} + \frac{1}{2}(g^M_{A,B} - g^M_C + g^P_C - g^P_{A,B})$$

$$4\text{-razas } (CD\text{♂})(AB\text{♀}) = h^I + h^M_{AB} + h^P_{CD} + \frac{1}{2}r^I + \frac{1}{2}(g^M_{A,B} - g^M_{C,D} + g^P_{C,D} - g^P_{A,B})$$

$$\text{Rotacional, } n \text{ razas paternas en equilibrio} = \frac{(2n-2)}{(2n-1)} [h^I + h^M + 1/3(r^I + r^M)]$$

$$C\text{♂} \quad \times \quad \text{Rotacional} \quad \text{♀} \quad \text{en} \quad \text{equilibrio} \quad =$$

$$h^I_{C(Rot)} + \frac{(2^n - 2)}{(2^n - 1)} [h^M + 1/3(r^I + r^M)]_{Rot} + 1/2(g^M_{Rot} - g^M_C + g^P_C - g^P_{Rot})$$

$$\text{Sintéticas,} \quad n \quad \text{razas} \quad =$$

$$\frac{(n-1)}{n} (h^I + h^M + h^P + r^I + r^M + r^P) \left(1 - \sum_1^n q_1^2 \right) (h^I + h^M + h^P + r^I + r^M + r^P),$$

donde q_1 = es la fracción de cada una de las n razas en porcentaje.

g , h ó r significan un promedio de razas indicada por subíndices, incluyendo la palabra Rot = n razas usadas en cruzamiento rotacional.

En cada caso, el coeficiente de r^I describe la fracción promedio de pares de loci segregando en gametos independientemente de ambos padres los cuales se espera que formen combinaciones no parentales. Los coeficientes de r^M y r^P corresponden a la madre y el padre respectivamente (Dickerson, 1965; Sprague *et al.*, 1962).

Kinghorn (1987) menciona que las bases genéticas de la heterosis son la dominancia y la epistasis. Los grados de expresión de los efectos aditivos y de dominancia en un genotipo cruzado tienen bases teóricas simples, pero con los efectos epistáticos la situación es más difícil.

Por lo anterior, Kinghorn (1980) ajustó un número de diferentes parámetros genéticos relacionados a efectos epistáticos, lo que hace que sea impracticable y entonces se use un único parámetro en el modelo genético. Kinghorn (1987) describe siete diferentes interpretaciones de la naturaleza biológica de las interacciones génicas dependiendo en como los genes de dos diferentes loci cooperan en una vía bioquímica.

Siguiendo la notación de Kinghorn y Vercoe (1989) el modelo para la estimación de parámetros es escrita como $y = \mu X_1 + g^I X_2 + g^M X_3 + g^{MG} X_4 + d^I X_5 + d^M X_6 + e^I X_7 + e^M X_8 + error$. Esta fórmula es similar al modelo de Koch *et al.*, (1985) con un cambio en la notación para los efectos epistáticos (e en vez de gg). X_1 a X_8 son los coeficientes para los diferentes grupos genéticos las cuales describen las frecuencias esperadas de cada uno de los parámetros de cruzamiento. La

hipótesis X de Kinghorn, (1980) indica: “el coeficiente de pérdidas epistáticas bajo la hipótesis $X(p(e_x))$ es la probabilidad de que dos genes no alélicos (derivados de ambos padres) escogidos al azar difieren de las razas originales”.

Modelos estadísticos para la estimación de los efectos genéticos.

El enfoque mas simple para estimar efectos de cruzamiento es el uso de contrastes entre medias de diversas cruzas. Como ejemplo tenemos que la parametrización usada por Cockerham (1954) y Kempthorne (1954 y 1957) en donde describen el valor genotípico en términos de efectos de promedio de los genes (aditivos), efectos de dominancia, efectos aditivo x aditivo y todas las otras combinaciones epistáticas, fueron usadas para expresar el comportamiento de las razas puras y cruzadas.

Cuando existen muchos tipos de cruzas, un enfoque práctico para estimar los parámetros de cruzamiento es por medio de regresión múltiple de registros de comportamiento sobre la proporción de genes contribuidos por diferentes líneas de acuerdo a modelos genéticos mencionados anteriormente (Kinghorn, 1987). El enfoque actual de análisis es usar un modelo animal e incluir los efectos genéticos de cruzamiento en el modelo como coeficientes de regresión (Van der Werf y De Boer, 1989; Hirooka *et al.*, 1998). Esto permite obtener estimados insesgados de efectos de cruzamiento y estimar parámetros genéticos simultáneamente.

Efectos genéticos de cruzamiento estimados para características reproductivas en bovinos.

En el cuadro 4, se observan efectos aditivos y no aditivos de cruzamiento estimados sobre la producción de leche y características reproductivas de varios grupos genéticos provenientes de cruzas *Bos taurus x Bos indicus* en climas templados y tropicales.

Heredabilidad de las características reproductivas.

Bases teóricas.

La heredabilidad (h^2) es un parámetro poblacional que permite para un carácter determinado establecer la importancia relativa del medio ambiente y herencia en el fenotipo. Para un carácter mensurable es una de sus propiedades más importantes (Falconer, 1986). Los valores de la heredabilidad son específicos para cada población particular que se desarrolla también bajo condiciones particulares (Falconer, 1986; Van Vleck *et al.*, 1987; Warwick y Legates, 1980; Bath *et al.*, 1986; Lasley, 1982; Schmidt y Van Vleck, 1975; Turner y Young, 1969).

El valor de la h^2 es afectado por cualquier cambio en los componentes de varianza, incluyendo por supuesto los componentes de las varianzas genéticas que son influidas por las frecuencias génicas y pueden diferir de una población a otra según la historia de la población (Falconer, 1986; Turner y Young, 1969). Los valores de la h^2 pueden estar entre el intervalo de 0 a 1.0 (Lasley, 1982; Turner y Young, 1969; Warwick y Legates, 1980).

Estimación de las heredabilidades.

En la estimación de heredabilidad se requieren estimados de varianzas aditivas y fenotípicas (σ^2_A y σ^2_P), la primera puede ser solo estimada a partir de la correlación entre parientes, mientras que la segunda puede ser obtenida directamente de una población (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

Y se representa en la siguiente fórmula:

$$h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_P}$$

Donde:

h^2 = heredabilidad.

σ^2_A = varianza debida a los efectos aditivos de los genes

σ^2_P = varianza fenotípica.

Cuando la heredabilidad de un carácter es alta, la correlación entre el fenotipo y el genotipo de los individuos es también alta, y la selección sobre la base del fenotipo individual será efectiva (Lasley, 1982).

Heredabilidades estimadas para características reproductivas.

Climas templados. La mayoría de la investigación en ganado lechero muestra que la producción de leche presenta una heredabilidad media. Seykora y McDaniel (1983) la estimaron en 0.27, Weigel *et al.*, (1997) en 0.35, y Marti y Funk (1994) la estimaron en un rango de 0.27. Raheja *et al.*, (1989) encontraron la heredabilidad para producción de leche a primer parto en 0.18, mientras que Jairath *et al.*, (1994) la estimaron en 0.25.

Se han estimado heredabilidades de características reproductivas en diversos países (Interbull, 1996). En Austria, Alemania y Luxemburgo, la heredabilidad directa para las características reproductivas relacionadas a la tasa de no retorno a los 90 días es de 0.02; en República Checa la heredabilidad directa para la característica de tasa de preñez es de 0.04.

En Dinamarca, las heredabilidades directas para las características de la tasa de no retorno a los 56 días en las vaquillas, tasa de no retorno a los 56 días en las vacas e intervalo parto primera inseminación, son 0.01, 0.01 y 0.07; mientras que en Países Bajos las heredabilidades para la tasa de no retorno a los 56 días en vacas, intervalo parto-primera inseminación e intervalo entre partos son de 0.02, 0.06 y 0.04 respectivamente (Interbull, 1996).

En Finlandia y Suecia las heredabilidades directas para los días abiertos son de 0.05 y 0.10 respectivamente. En Israel, la heredabilidad directa para los servicios por concepción es de 0.02 (Interbull, 1996).

En Suiza las heredabilidades directas para los servicios por concepción e intervalo parto-primera inseminación son de 0.02 a 0.05 y de 0.03 a 0.04 respectivamente. (Interbull, 1996).

En el cuadro 5a, se reportan heredabilidades de algunas características estimadas en ambientes templados reportados por varios autores.

Climas tropicales. En el cuadro 5b, se muestran las heredabilidades de algunas características reproductivas estimadas en ambientes tropicales.

En poblaciones multirraciales, la información respecto de las heredabilidades y repetibilidades de las características reproductivas en ambientes tropicales es escasa (Sodakar *et al.*, 1998; Negussie *et al.*, 1998). En nuestro conocimiento no hay información sobre efectos genéticos de cruzamiento para características reproductivas en el trópico mexicano.

Repetibilidades.

Cualquier característica cuantitativa de los animales va a variar en un período a otro, si es medido en diferentes momentos en la vida del animal (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

Factores como la edad, la estación, preñez y lactación pueden afectar los valores de muchas características productivas y reproductivas, por lo tanto los cambios en estos de un período a otro son probablemente debidos a cambios en el ambiente (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

La repetibilidad es el límite superior de la heredabilidad (Turner y Young, 1969). Y se utiliza para realizar predicciones acerca del valor relativo de registros individuales o medias de varios registros para predecir el desempeño del hato actual y en combinación con la heredabilidad, de las siguientes generaciones (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

Estimación de la repetibilidad.

Se utilizan métodos similares a los utilizados en la estimación de la heredabilidad, con la diferencia de que se suma a la varianza genotípica la varianza de ambiente permanente.

$$t = \frac{\sigma^2_G + \sigma^2_{EP}}{\sigma^2_P}$$

Donde:

t = Repetibilidad.

σ^2_G = varianza genética total.

σ^2_P = varianza fenotípica.

σ^2_{EP} = varianza ambiental permanente.

Climas templados y tropicales. En el cuadro 6a, se muestran repetibilidades de algunas características reproductivas en ambientes templados.

En el cuadro 6b, se muestran repetibilidades de algunas características reproductivas en ambientes tropicales.

Correlaciones entre características.

Bases teóricas.

Muchas de las características en los animales no son independientes, es decir se encuentran correlacionadas. El conocimiento del signo y grado de las correlaciones es importante en la formulación de planes eficientes de selección. Como en el caso de la heredabilidad, la estimación de la correlación es necesaria, y no solo el grado sino también el signo pueden cambiar con la selección (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

La correlación fenotípica entre dos características tiene dos componentes, el genético y el ambiental. El componente genético puede deberse al ligamiento de genes que afectan las dos características o a la acción pleiotrópica de genes, es

decir la acción de un mismo gen en más de una característica. El componente ambiental resulta de un ambiente de desarrollo compartido por dos características. Este componente no afecta la asociación entre las características de la siguiente generación (Becker, 1975; Turner y Young, 1969). Se pueden distinguir tres tipos de correlaciones: Genética, Ambiental y Fenotípica.

Estimación de las correlaciones.

La correlación genética citado por Hazel (1943) citado por Turner y Young (1969), fue el primero en definirla como:

$$r_g = \frac{Cov(A_1 A_2)}{\sqrt{\sigma^2_{A_1} \sigma^2_{A_2}}}$$

Donde:

$Cov(A_1 A_2)$ = Covarianza entre el valor genético aditivo de la característica 1 con el valor genético aditivo de la característica 2.

$\sigma^2_{A_1}$ = Varianza genética aditiva de la característica 1.

$\sigma^2_{A_2}$ = Varianza genética aditiva de la característica 2.

La covarianza entre el valor aditivo de la característica 1 con el de la característica 2, es solo parte de la covarianza genética total, la cual contiene también contribuciones de los efectos genéticos no aditivos.

La correlación fenotípica que es la observada entre características que proviene del efecto combinado del genotipo y el ambiente (Becker, 1975; Turner y Young, 1969), se estima como:

$$r_p = \frac{Cov(P_1 P_2)}{\sqrt{\sigma^2_{P_1} \sigma^2_{P_2}}}$$

Donde:

$Cov(P_1 P_2)$ = Covarianza entre el valor fenotípico de la característica 1 con el valor fenotípico de la característica 2.

σ^2_{P1} = Varianza fenotípica de la característica 1.

σ^2_{P2} = Varianza fenotípica de la característica 2.

La relación entre la correlación fenotípica (r_P) y la correlación genética (r_G) no es simple. Cuando una característica tiene una baja heredabilidad, la correlación fenotípica entre estas es casi enteramente debida a factores genéticos no aditivos o de origen ambiental (Becker, 1975; Turner y Young, 1969).

La correlación ambiental se estima como:

$$r_E = \frac{Cov(E_1 E_2)}{\sqrt{\sigma^2_{E1} \sigma^2_{E2}}}$$

Donde:

$Cov(E_1 E_2)$ = Covarianza entre el valor fenotípico de la característica 1 con el valor fenotípico de la característica 2.

σ^2_{E1} = Varianza fenotípica de la característica 1.

σ^2_{E2} = Varianza fenotípica de la característica 2.

Correlaciones estimadas entre características productivas y reproductivas.

Climas Templados. Las relaciones fenotípicas y genéticas entre producción y reproducción en climas templados han demostrado ser consistentemente antagónicas (Laben *et al.*, 1982; Freeman y Lindberg, 1993; Roxström, 2001; Pryce *et al.*, 2004; Oltenacu y Algers, 2005) pero existe alguna evidencia que muestra que la relación fenotípica antagónica entre producción de leche y eficiencia reproductiva se redujo al elevar el nivel de manejo (Laben *et al.*, 1982).

En el cuadro 8a, se reportan algunas correlaciones genéticas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por algunos autores.

En el cuadro 8b, se reportan algunas correlaciones fenotípicas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por algunos autores.

Climas Tropicales. En el cuadro 9a, se reportan algunas correlaciones genéticas, entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes tropicales por algunos autores. En el cuadro 9b, se reportan algunas correlaciones fenotípicas, entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes tropicales por algunos autores.

JUSTIFICACIÓN

Por lo anterior, es necesario diseñar y operar programas eficientes de selección y cruzamiento, cuyo objetivo sea generar animales de genotipos más productivos en sistemas doble propósito, seleccionando animales dentro y entre poblaciones en condiciones tropicales y determinar cuales son los cruzamientos óptimos para este tipo de sistema.

No hay información sobre los efectos genéticos y no genéticos que afectan las características reproductivas en poblaciones multirraciales ó cruza entre *Bos Indicus* y *Bos Taurus* utilizando modelos con efectos de cruzamiento en sistemas de doble propósito en el trópico mexicano.

El conocimiento de los parámetros genéticos de estos efectos en estos sistemas permitirá contribuir a la optimización del uso de los recursos genéticos de bovinos en los sistemas de producción de doble propósito.

OBJETIVOS

GENERAL: Estimar efectos genéticos para características de reproducción en una población multirracial de bovinos doble propósito en el trópico húmedo mexicano que involucra diversas cruza de hembras Cebú con sementales Holstein, Simmental y Suizo Pardo con el propósito de generar poblaciones sintéticas.

ESPECIFICOS:

- Estimar parámetros genéticos (heredabilidades y repetibilidades) entre razas para las características reproductivas.
- Estimar efectos directos de raza.
- Estimar efectos de heterosis.
- Evaluar si existen pérdidas por recombinación epistática/efectos de epistasis.
- Evaluar las correlaciones genéticas y fenotípicas existentes entre características reproductivas y producción de leche.

MATERIAL Y MÉTODOS

La información usada en este estudio se obtuvo en 6 hatos experimentales del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en la región Golfo Centro de los estados de Veracruz, Puebla, Oaxaca y Tabasco.

La información se generó dentro del “Proyecto Nacional de Mejoramiento Genético del Ganado Bovino de Doble Propósito Utilizando Sementales Híbridos” que en 1987 se inició en el INIFAP con la colaboración de la SAGARPA. El objetivo fue desarrollar una población de bovinos de doble propósito con una composición racial de 5/8 proveniente de varios orígenes europeos con 3/8 de genes de origen cebuino. En 1989 se incorporaron sementales Simmental.

La información a utilizar en este estudio proviene de un segundo proyecto que se deriva del anterior llamado “Proyecto Nacional de Mejoramiento Genético del Ganado Bovino de Doble Propósito”, el cual tiene por objetivos generar bovinos cruzados con genotipos apropiados para un sistema de doble propósito, generar un esquema eficiente de selección de machos y cálculo de BLUP en forma eficiente.

Ambiente y Manejo del ganado en los centros del INIFAP.

En el cuadro 9 se muestran los diferentes tipos de clima que presentan los cinco centros de investigación de la región golfo centro del INIFAP.

En las figuras del 1 al 8 se muestran las diferentes temperaturas y precipitaciones pluviales medias anuales de las diferentes estaciones meteorológicas en los diferentes centros experimentales del INIFAP, indicando como se comportan dichas temperaturas y precipitaciones durante todo el año.

El manejo de los becerros en la fase de crianza, inicia al permanecer éstos con la vaca durante los primeros cinco días de vida y se pasa al lote de becerros lactantes. Los tres primeros meses de edad se alimenta con leche de un cuarto de la ubre más la leche residual. De los cuatro meses hasta el destete, sólo consumen la leche residual del ordeño. Los becerros después de la ordeña se separan de las vacas y se alojan en potreros donde consumen hasta 2 kg de un suplemento con 18 % de proteína cruda y 70% de total de nutrimentos digestibles; el forraje, agua, vitaminas y sales minerales se ofrecen a libertad. Los becerros son descornados, vacunados, desparasitados e identificados, se destetan a los 10-12 meses de edad, con un peso promedio de 150 kg y con una mortalidad inferior al 7 %. Lo que se busca en esta fase es incrementar el peso y el número de becerros al destete. Las metas son lograr que los becerros se desteten a los 7 meses con un peso aproximado de 180 kg, e incrementar en un 5 % el número de animales destetados (Koppel *et al.*, 2002).

La fase de desarrollo de las hembras comprende desde el destete al primer parto y en ella se efectúan prácticas de manejo que garantizan el adecuado crecimiento de los reemplazos del hato. El manejo en esta fase consiste en dividirlos en grupos, el primero integrado por las hembras desde el destete hasta el inicio de su manejo reproductivo y el segundo por las vaquillas en manejo reproductivo hasta el parto. Esta diferenciación es importante teniendo como consecuencia que el desarrollo de los animales sea más homogéneo. Se manejan a las becerras en pastoreo rotacional en praderas de pastos introducidos, integrados por animales homogéneos. Se pesan a las becerras mensualmente para monitorear el desarrollo de los reemplazos. El manejo nutricional consiste en el pasto que consumen de la pradera (*Digitaria decumbens*, *Brachiaria decumbens*, *Cynodon dactylon*), un suplemento de buena calidad, agua, vitaminas y sales minerales. Los animales obtienen ganancias diarias que permiten alcanzar un peso al parto de 450 kg a los 28-30 meses. De igual manera, los animales en esta fase se vacunan, se desparasitan interna y externamente. El manejo reproductivo se inicia cuando las vaquillas llegan a 330-340 kg de peso

integrándolas con el hato de vacas en producción para hacer más eficiente la detección de estros, para lo cual se observan diariamente las vaquillas durante una hora por la mañana (antes de las 8 am) y una hora por la tarde (de las 5 pm en adelante). Se cuenta con un toro con pene desviado como auxiliar para la detección de estros. Las hembras que se detectan se inseminan a las 12 horas después de que se les detecto el calor. A estas vaquillas se les da tres oportunidades para quedar gestantes, de lo contrario se desecharán del hato. La gestación se diagnostica por palpación rectal 45 días después del último servicio. Las vaquillas que se diagnostican gestantes se regresan al área de desarrollo, donde permanecerán hasta un mes antes de la fecha estimada de parto en que se transfieren al grupo de vacas secas. Todos los eventos reproductivos se registran en las tarjetas de identificación de las vacas. Las metas para esta fase son lograr que las vaquillas conciban por primera vez como máximo a los 21 meses y con 350 kg de peso y el primer parto ocurra a los 30 meses con un peso de 480 kg (Koppel *et al.*, 2002).

La fase de producción se inicia con el primer parto y continúa durante la vida productiva de la vaca. Se manejan a las vacas en dos lotes: el primero incluye a las vacas en producción, del sexto día posparto hasta el secado y en el segundo, a las vacas secas y vaquillas próximas al parto. Las vacas se ordeñan con la cría al pie. Durante los tres primeros meses de la lactancia se ordeñan tres cuartos, el becerro consume el cuarto no ordeñado y la leche residual de los otros cuartos. Después de los tres meses, se ordeñan todos los cuartos y el becerro solo se alimenta de la leche residual. Las vacas se ordeñan dos veces al día. Las vacas se secan cuando tienen 7 meses de gestación o produce menos de 2 litros de leche diarios. En el secado se les suspende el suministro de concentrados, se ordeñan a fondo y se les aplica medicamento intramamario. La vaca se integra al grupo de las secas y luego a parideros. Después del quinto día de parida se le separa la cría y se incorpora al grupo de ordeño. La alimentación depende casi del recurso forrajero (*Digitaria decumbens*, *Brachiaria decumbens*, *Cynodon dactylon*), cuya disponibilidad y calidad es muy variable, lo que ocasiona que

únicamente en la época de lluvias se cubran los requerimientos de mantenimiento y una producción moderada lo cual se tiene que suplementar en la época de secas. La forma de alimentación depende de la etapa de producción y grado de razas europeas. El manejo sanitario consiste en vacunación solo contra las enfermedades que provocan muertes. Se desparasitan internamente, externamente y se tratan enfermedades que afectan la producción. El manejo reproductivo en un sistema de doble propósito es importante, ya que de su eficiencia depende en gran medida la producción de leche y el reemplazo del hato. La meta es obtener una cría por vaca por año. Las vacas son gestadas en no más de 150 días posparto, llevando así un sistema de empadre continuo con inseminación artificial o monta controlada. Se registran todos los eventos reproductivos en las tarjetas descritas en el apartado de manejo genético. En lo sucesivo, la revisión rutinaria de las vacas se hace cada 15 días o por lo menos una vez al mes, con base en una lista de enfermedades reproductivas obtenida de las tarjetas individuales de registro. La detección de calores en las vacas es visual durante dos veces al día apoyándose de un toro con pene desviado. Las vacas que no queden gestantes después de más de 150 días abiertos o más de 3 servicios se desechan. Las metas productivas son alcanzar de 1500 a 2500 kg de leche en 210 a 260 días de lactancia, dependiendo de la proporción de raza europea y cebuina, 14 meses de intervalo entre partos, 70% de gestaciones y 90% de pariciones (considerando que cada año se reemplazan 20 % de las vacas por vaquillas gestantes) (Koppel *et al.*, 2002).

Datos

Los datos fueron obtenidos entre 1969 y 2004 y comprenden 5511 registros de 1412 vacas y 369 sementales pertenecientes a 51 grupos genéticos en tres diferentes subpoblaciones, resultado de cruzamientos de las razas europeas Holstein (HOL) y Suizo Pardo (SUI) y Simmental (SIM) con Cebú (principalmente Indobrasil, Brahman y una cantidad pequeña de animales cruzados de Brahman x Nelore, tomada como la población base). Los datos provienen de los centros de investigación del INIFAP: La Posta (1), La Posta Establo (15), Las Margaritas (3),

Playa Vicente (4), Matías Romero (2) y Balancán (5). En el cuadro 10, se muestra el número de partos por grupo genético por subpoblación.

Las características reproductivas estudiadas fueron: edad al primer parto (EPP), edad al primer calor registrado (EPCR) generada como fecha de primer calor registrado – fecha de nacimiento, intervalo entre partos (IEP), intervalo parto-primer calor posparto (IPCR) generada como fecha de primer calor posparto registrado – fecha de parto, intervalo parto-primer servicio posparto (IPSR) generada como fecha del primer servicio posparto registrado – fecha de parto, número de servicios por concepción (SXC), producción de leche a los 305 días (PL305), peso al primer parto (P1P) y peso al parto (PP).

Se generaron los archivos de datos y de los sementales, vacas y vaquillas eliminando aquellos valores erróneos y genealogía errónea. El archivo de genealogía final incluye la identificación de la vaca, padre y madre. Con un total de 166 sementales HOL, 111 sementales SUI, 34 sementales SIM y 58 sementales Cebú. Y un total de 2406 hembras de la subpoblación HOL, 2152 hembras de la subpoblación SUI y 953 hembras de la subpoblación SIM.

Se establecieron los límites inferiores y superiores a las variables reproductivas de acuerdo a consideraciones biológicas (mínimos) y a consideraciones prácticas (máximos). EPP 695.8 a 1522.2 días, EPCR 350.6 a 1223.6 días, IEP 225.1 a 690.4 días, IPCR 12.9 a 251.5 días, IPSR 11.5 a 276.6 días, P1P 310.1 a 548.6 kg, PP 345.7 a 643.3 kg.

Los coeficientes de heterocigocidad (HT) y los efectos de pérdida por recombinación (RC) se evaluaron según Van der Werf y De Boer, (1989) de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$HT = (P_s(1 - P_m)) + (P_m(1 - P_s)) \quad RC = (P_s(1 - P_s)) + (P_m(1 - P_m))$$

Donde P_S = Proporción de genes del padre y P_M = Proporción de genes de la madre.

Los coeficientes de efectos por epistasis se calcularon como $Ex = 1 - \sum p_i^2$, fórmula descrita por Kinghorn (1980), al describir la hipótesis X, donde p_i es la proporción de genes de la raza i (HOL, SUI, SIM y Cebú) en el animal.

En el cuadro 11, se presentan los coeficientes de regresión de los efectos aditivos y no aditivos de los diferentes grupos genéticos. En este cuadro, hay grupos genéticos similares en cuanto a proporción de genes, cuyos coeficientes difieren, debido a la diferente proporción de genes en ambos padres que generan diferentes valores en los coeficientes de heterocigocidad y recombinación.

El efecto del hato-año de parto se consideró aleatorio por que el número de observaciones por subclase varió mucho.

Posteriormente, se analizó la base de datos para ver los efectos que fueron significativos usando el programa SAS (SAS Institute Inc., 1990), para consecuentemente generar los modelos a usar en los análisis genéticos.

La base de datos final incluye aparte de las identificaciones del pedigrí, las variables independientes: hatos (6), número de parto (1-4), subpoblación (HOL, SUI y SIM) incluyendo todos los grupos genéticos por subpoblación, época de parto (lluvias y secas), año de parto (1969 a 2004), efecto de hato-año de parto, coeficientes de los efectos directos de raza (D HOL, D SUI, D SIM), de heterocigocidad (HT HOL, HT SUI, HT SIM), de pérdidas por recombinación (RC HOL, RC SUI, RC SIM) y de epistasis (EX HOL, EX SUI, EX SIM) para las tres subpoblaciones.

En el cuadro 12, se describen el número de observaciones, las medias \pm desviaciones estándar por subpoblación para las variables reproductivas estudiadas.

En el cuadro 13, se describen los números de observaciones, medias, valores mínimos y máximos de cada uno de los coeficientes de los parámetros de cruzamiento los cuales se incluyen como efectos fijos.

Modelos estadísticos.

Se usaron los siguientes modelos lineales mixtos:

Modelo 1.

$y = X_1b_1 + X_2b_2 + X_3b_3 + X_4b_4 + Z_1u_1 + Z_2u_2 + Z_3u_3 + e$; en donde: y = vector de observaciones de la variable dependiente. X_1 = matriz asociada a los efectos fijos ambientales (b_1), conteniendo los efectos de número de parto, efecto lineal y cuadrático de la edad al parto anidada en número de parto y época de parto. X_2 = matriz asociada a los efectos fijos directos de raza, expresados como la proporción de cada raza en cada genotipo (b_2). X_3 = matriz asociada a los efectos fijos de la fracción de heterocigocidad (b_3), X_4 = matriz asociada a los efectos fijos de las fracciones de pérdidas por recombinación (modelo de Dickerson) ó de epistasis (modelo de Kinghorn) (b_4). Z_1 = matriz asociada a los efectos aleatorios de animal (u_1), que considera las relaciones de parentesco del pedigrí a través de la matriz del numerador de las relaciones aditivas A. Z_2 = matriz asociada a los efectos aleatorios de ambiente permanente (u_2) incluido solo en los modelos de análisis de datos con características en varios partos (modelos con información repetida por vaca). Z_3 = matriz asociada a los efectos aleatorios de hatos-año de parto (u_3). e = vector aleatorio de errores.

Modelo 2.

En este modelo se incluyeron los mismos efectos que en el modelo 1, con excepción de los efectos de recombinación o epistasis.

Modelo animal bivariado.

El modelo usado para estimar los componentes de (co)varianza fue similar al modelo 1 para cada característica considerada.

En los modelos usados normalmente suponemos que:

$$\begin{bmatrix} y \\ u \\ e \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} XB \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} V & ZG & R \\ GZ' & G & 0 \\ R & 0 & R \end{bmatrix} \right)$$

Con $V = \text{var}(y) = ZGZ' + R$, $G = \text{var}(u) = A\sigma_A^2$, la matriz de (co)varianzas genéticas y $R = \text{var}(e)$, la matriz de (co)varianzas de los errores.

Las estimaciones se realizaron con el método de la Matriz Promedio de Información-REML (AI-REML), usando el programa ASREML (Gilmour *et al.*, 2002). Se hizo la comparación del ajuste de los modelos 1 y 2 usando el criterio de pruebas de razón de verosimilitud para probar la significancia de los efectos de epistasis y de recombinación. Se usó además el criterio de Akaike (Schaeffer, 2002) para comparar el ajuste de los distintos modelos.

Las heredabilidades (h^2) y repetibilidades (t) para las características reproductivas y de producción de leche a 305 días se estimaron como:

$$h^2 = (\sigma_A^2) / (\sigma_P^2) \quad \text{y} \quad t = (\sigma_A^2 + \sigma_{EP}^2) / (\sigma_P^2)$$

Donde: σ_A^2 = es la varianza genética, σ_{EP}^2 = es la varianza de ambiente permanente, incluido solamente en los modelos de análisis de datos con características en varios partos (modelos con información repetida por vaca), σ_P^2 = es la varianza fenotípica, para la característica *i-ésima*.

RESULTADOS

Medidas descriptivas.

En el cuadro 12 y 13 se muestran las estadísticas descriptivas por subpoblaciones de las características y de los coeficientes de los efectos de cruzamiento utilizadas en el estudio.

Los valores de los coeficientes directos de raza europea van de 0.125 a 1 en la subpoblación de HOL. Para la subpoblación de SUI, los coeficientes van de 0.250 a 1 y para SIM estos coeficientes van de 0.375 a 0.938. Las estimaciones de los efectos aditivos de raza (D) son expresadas como desviación con respecto a la raza Cebú. Los coeficientes de Heterocigocidad (HT) para HOL y SUI van de 0 a 1, y para SIM va de 0.125 a 1. Los coeficientes de pérdidas por recombinación (RC) para HOL y SUI van de 0 a 0.5, y para Simmental va de 0 a 0.484. Los coeficientes de epistasia (EX) van de 0 a 0.534 para Holstein y de 0 a 0.5 para SUI, y para SIM van de 0.117 a 0.5.

Efectos de cruzamiento.

En los cuadros 14, 15 y 16 se muestran los valores de los coeficientes de regresión (ee) de los efectos directos de raza (D) y no aditivos (HT, RC y EX) estimados usando los modelos de Dominancia, Dickerson y Kinghorn respectivamente.

Efectos directos. Los efectos de D para el modelo de Dominancia fueron significativos para EPP en las cruzas con HOL (-139±71) (P<0.1) y SUI (-152±71) (P<0.05). Para IEP en las cruzas con HOL (57±30) (P<0.1) y SUI (62±30) (P<0.05) y para PL305, en las cruzas con HOL (1163±204) (P<0.05), SUI (855±206) (P<0.05) y SIM (444±218) (P<0.05).

Los D para el modelo de Dickerson fueron significativos para IEP en las cruzas con HOL (80 ± 32) ($P<0.05$), SUI (86 ± 32) ($P<0.05$) y SIM (100 ± 38) ($P<0.05$). Para SXC en la cruza con SIM (0.6 ± 0.4) ($P<0.1$), para PL305 en las cruzas con HOL (1116 ± 213) ($P<0.05$), SUI (822 ± 215) ($P<0.05$), SIM (357 ± 260) ($P<0.1$) y para PP en las cruzas con HOL (-31 ± 20) ($P<0.1$) y SUI (-34 ± 20) ($P<0.1$).

Los D en el modelo de Kinghorn fueron significativos para la IEP en las cruzas con HOL (67 ± 31) ($P<0.05$), SUI (72 ± 31) ($P<0.05$) y SIM (85 ± 37) ($P<0.05$). Para SXC en la cruza con SIM (0.6 ± 0.4) ($P<0.1$), para PL305 en las cruza con HOL (1124 ± 212) ($P<0.05$), SUI (827 ± 210) ($P<0.05$) y SIM (362 ± 255) ($P<0.1$). Para PP en las cruzas con HOL (-27 ± 20) ($P<0.1$) y SUI (-28 ± 20) ($P<0.1$) disminuyendo en promedio 27.5 kg en el peso al parto respecto a Cebú.

Efectos de heterosis. Los HT para el modelo de dominancia fueron significativos para EPP en HOL (-91 ± 41) ($P<0.05$) y SIM (-182 ± 45) ($P<0.05$). Para EPCR en HOL (-85 ± 48) ($P<0.1$) y SIM (-235 ± 56) ($P<0.05$). Para IPCR en SUI (-18 ± 15) ($P<0.1$) y SIM (-30 ± 16) ($P<0.1$). Para PL305 en HOL (451 ± 119) ($P<0.05$), SUI (319 ± 120) ($P<0.05$) y SIM (492 ± 129) ($P<0.05$) y para PP en HOL (30 ± 11) ($P<0.05$), SUI (24 ± 11) ($P<0.05$) y SIM (42 ± 12) ($P<0.05$).

Los HT para el modelo de Dickerson fueron significativos para PL305 en HOL (465 ± 160) ($P<0.05$), SUI (407 ± 131) ($P<0.05$) y SIM (281 ± 131) ($P<0.05$) y para PP en HOL (20 ± 12) ($P<0.1$), SUI (15 ± 12) ($P<0.1$) y SIM (28 ± 15) ($P<0.1$).

Los HT en el modelo de Kinghorn fueron significativos para la EPP en HOL (-95 ± 60) ($P<0.05$), SUI (-168 ± 62) ($P<0.1$) y SIM (-355 ± 95) ($P<0.05$), para EPCR en HOL (-166 ± 83) ($P<0.1$), SUI (-124 ± 73) ($P<0.05$) y SIM (-514 ± 123) ($P<0.05$), para IEP en SUI (-44 ± 23) ($P<0.1$), para IPCR en HOL (-39 ± 22) ($P<0.1$) y SUI (-49 ± 20) ($P<0.05$). Para IPSR en la cruza con SUI (-38 ± 21) ($P<0.1$), para SXC en SIM (1 ± 0.4) ($P<0.05$), para PL305 en HOL (457 ± 173) ($P<0.05$) y SUI (463 ± 181)

($P < 0.05$). Para P1P en la cruce con SUI (40 ± 19) ($P < 0.05$) y para PP en HOL (31 ± 16) ($P < 0.1$), SUI (40 ± 16) ($P < 0.05$) y SIM (58 ± 28) ($P < 0.05$).

Efectos de recombinación. Los RC para el modelo de Dickerson fueron significativos para EPP en HOL (84 ± 57) ($P < 0.1$), SUI (224 ± 57) ($P < 0.05$) y SIM (268 ± 112) ($P < 0.05$), para EPCR en HOL (191 ± 73) ($P < 0.05$), SUI (224 ± 69) ($P < 0.05$) y SIM (191 ± 73) ($P < 0.05$). Para el IEP en HOL (42 ± 21) ($P < 0.5$) y SUI (49 ± 21) ($P < 0.05$). Para el IPCR en las cruces con HOL (49 ± 18) ($P < 0.05$) y SUI (42 ± 18) ($P < 0.05$). Para el IPSR en las cruces con HOL (40 ± 18) ($P < 0.05$) y SUI (36 ± 18) ($P < 0.05$). Para los SXC en las cruces con SUI (0.4 ± 0.2) ($P < 0.1$) y SIM (-0.9 ± 0.5) ($P < 0.1$). Para P1P en las cruces con SUI (-35 ± 18) ($P < 0.5$) y para PP en HOL (-25 ± 15) ($P < 0.1$) y SUI (-26 ± 15) ($P < 0.1$).

Efectos de epistasis. Los EX utilizando el modelo de Kinghorn fueron significativos para EPP con las cruces de HOL (147 ± 99) ($P < 0.05$), SUI (394 ± 110) ($P < 0.05$) y SIM (545 ± 221) ($P < 0.05$). Para EPCR en las cruces con HOL (300 ± 132) ($P < 0.1$), SUI (323 ± 133) ($P < 0.05$) y SIM (914 ± 337) ($P < 0.05$). Para IEP en HOL (52 ± 37) ($P < 0.1$), SUI (87 ± 40) ($P < 0.05$). Para IPCR en HOL (59 ± 33) ($P < 0.1$), en SUI (70 ± 35) ($P < 0.05$). Para los SXC en la cruce con SUI (0.8 ± 0.4) ($P < 0.05$) y SIM (-1.8 ± 0.9) ($P < 0.1$). Para el P1P en la cruce con SUI (-70 ± 34) ($P < 0.05$) y para PP solo en SUI (-44 ± 29) ($P < 0.1$).

Parámetros genéticos obtenidos con los modelos univariados.

En los cuadros 17 y 18 se muestran los componentes de varianza aditiva (V_A), fenotípica (V_F) y de ambiente permanente (V_P), así como las heredabilidades ($h^2 \pm ee$) y repetibilidades ($t \pm ee$) para todas las variables en las tres subpoblaciones, usando los modelos univariados de Dickerson y Kinghorn respectivamente.

Heredabilidades. Las h^2 estimadas para los modelos de Dickerson y Kinghorn para EPP, EPCR, IEP, IPCR, IPSR, SXC, PL305, P1P y PP estuvieron entre 0.006 ± 0.02 y 0.43 ± 0.12 . Las h^2 fueron relativamente pequeñas (menor a 0.20) para la mayoría de las características reproductivas excepto para EPCR (0.43). La h^2 para PL305 fue media (0.27).

Repetibilidades. La t estimada para los modelos de Dickerson y Kinghorn para IEP, IPCR, IPSR, SXC, PL305 y PP estuvo entre 0.04 ± 0.01 y 0.49 ± 0.02 . Siendo menor para SXC (0.04) y mayor para PP (0.49).

En el cuadro 19 se muestran la proporción de la varianza total sin ajustar que es explicada por el efecto del hato-año de parto para todas las variables en cada modelo. Se observa que el efecto de hato-año de parto es mayor sobre las variables P1P (21), EPP (36), EPCR (45) y PL305 (47).

En el cuadro 20 se muestran los resultados de la comparación de los modelos de dominancia, de Dickerson y de Kinghorn usando el criterio de Akaike.

Se observa que en las variables IEP, IPCR, IPSR, EPCR, EPP y PP los modelos de Dickerson y Kinghorn mostraron mayor ajuste que los de dominancia. Para las variables P1P y PL305, el modelo de Dickerson fue el que mostró un mejor ajuste y en el caso de SXC fue el modelo de Kinghorn. El ajuste del modelo se determinó mediante el valor del logaritmo de verosimilitud y se confirmó por medio de los resultados del criterio de Akaike.

Componentes de (co)varianza.

En los cuadros 21 y 22 se observan las correlaciones (ee) genéticas (r_g) y fenotípicas (r_f) para los modelos de Dickerson y Kinghorn para EPP, EPCR y P1P para el primer parto, y para IEP, IPCR, IPSR, SXC y PL305 para todas las lactancias, respectivamente.

Las r_g entre PL305 con IPCR (-0.26), IPSR (-0.19) e IEP (-0.11) fueron moderadamente negativas (Cuadro 21). Las r_g entre PP con SXC (0.45) fue positiva. Las r_g entre el IEP con PP (-0.51), IPCR con SXC (-0.47), IPCR con PP (-0.40), e IPSR con SXC (-0.74) fueron de mayores valores absolutos y negativas (Cuadro 21). La r_g entre IPSR con PP (-0.34) fue moderadamente negativa.

La r_g entre PL305 y SXC (0.06) fué menor y positiva. Las r_f entre las características reproductivas y PL305 fueron moderadamente menores (Cuadro 21). Algunas covarianzas genéticas involucrando IEP fueron no estimables (Cuadro 21), lo cual es común en modelos bivariados involucrando características con baja heredabilidad.

La r_f entre IPCR e IPSR fue cercana a cero. Las r_f entre las características reproductivas y PL305 fueron moderadamente bajas (Cuadro 21).

DISCUSIÓN

Efectos de cruzamiento.

Efectos directos de raza.

Los efectos directos de raza en los modelos de Dominancia, Dickerson y Kinghorn para PL305 entre HOL (1116 a 1163 kg) y SUI (822 a 855 kg) con respecto a Cebú fueron similares al rango reportado por Kahi *et al.*, (2000) quienes obtuvieron efectos directos de raza para Friesian de 1034 a 1139 kg de leche a 305 días. Por el contrario los resultados para HOL y SUI en el presente estudio fueron mayores a lo encontrado por Sharma y Pirchner (1991) quienes estimaron efectos directos de raza Friesian usando cruza entre Friesian y Sawihal de 773 kg utilizando datos obtenidos en la India. Por su parte, Facó *et al.*, (2002), encontraron efectos directos de raza en cruzamientos (1/2 a 7/8) de Holstein x Gyr en tres diferentes sistemas de manejo en Brasil (extensivo, semi-intensivo e intensivo) de 359, 1363 y 2436 kg de leche a 305 días respectivamente. Los resultados para HOL y SUI reportados en el presente estudio se encuentran entre los valores reportados por Facó *et al.*, (2002) para el sistema intensivo y semi-intensivo. El efecto directo de SIM sobre Cebú para PL305 (357 a 444 kg) en nuestro estudio fue mucho menor a lo reportado por Kahi *et al.*, (2000) y Cunningham (1989), ellos estimaron efectos directos de raza para *B. taurus* sobre *B.indicus* de 1047 kg, esto puede deberse al menor potencial genético de SIM para la producción de leche. Robinson *et al.*, (1981) mencionaron que la raza Friesian contribuye con 759 y 857 kg de leche más en la primera lactancia que las razas Boran y Ayshire. Las estimaciones de los efectos directos de raza HOL utilizando el modelo de Dominancia para EPP (-139 días) y SUI (-152 días), fueron menores a lo reportado por Cunningham (1989) quién encontró una diferencia aditiva de aproximadamente -305 días para HOL sobre Cebú y resultaron similares a los obtenidos por Demeke *et al.*, (2004) de -165 días para EPP (entre Friesian sobre Boran).

Las estimaciones de los efectos directos de raza para IEP en los tres modelos para HOL (57 a 80 días) y SUI (62 a 86 días) sobre Cebú fueron positivas e indican que las razas europeas contribuyen a una menor eficiencia reproductiva que Cebú en raza pura, bajo las condiciones del presente estudio. Los efectos directos de raza sobre IEP estimados por Kahi *et al.*, (2000) para la raza Friesian (-6 a -22 días) sobre Sahiwal y mencionados por Demeke *et al.* (2004) para la raza Friesian (-13 días) sobre Boran, fueron negativos aunque cercanas a cero. Los valores reportados por Kahi y Demeke son similares a lo reportado por Cunningham y Syrstad (1987) quienes usaron datos provenientes de 13 estudios en los trópicos. Los efectos directos de raza sobre PP en los modelos de Dickerson y Kinghorn para HOL (-27 a -31 kg) y SUI (-28 a -34 kg) fueron similares e indican pérdidas del peso al parto en éstas razas europeas comparadas con las vacas Cebú en las condiciones ambientales de este estudio.

Efectos de heterocigocidad.

Los modelos de Dominancia y Kinghorn presentaron mayores efectos de HT significativos en la mayoría de las variables.

Para PL305, con todos los modelos, los efectos de heterosis fueron altamente significativos para HOL (451 a 465 kg), SUI (319 a 463 kg) y SIM (281 a 492 kg) y fueron relativamente similares a los encontrados por Kahi *et al.*, (2000), Sharma y Pirchner (1991) y Thorpe *et al.*, (1993) en las cruzas Suizo Pardo x Sawihal (296 a 426 kg), Friesian x Sahiwal (333 kg) y *B. taurus* (A y F) x S (73 kg), respectivamente. Dichos resultados fueron menores a los encontrados por Facó *et al.*, (2002), quienes obtuvieron 1024 kg en un sistema extensivo, 802 kg en semi-intensivo y 3142 kg en intensivo para las cruzas de Holstein x Gyr. Los efectos significativos de HT para EPP en los modelos de Dominancia y Kinghorn (-168 días para SP) y (-182 y -355 días para SM) fueron similares a lo encontrado por Demeke *et al.*, (2004) para la craza Friesian x Boran (-113 días). El valor para HOL (-91 y -95 días) obtenido en el presente estudio fue similar al valor reportado por Demeke *et al.*, (2004). Esto indica que las razas SUI y SIM presentan mayor

heterosis que HOL en este sistema de producción en un ambiente tropical húmedo.

Muchos estudios han mostrado que cuando las razas lecheras *B. taurus* son cruzadas con razas cebuínas o razas indígenas, las cruza exhiben una reducción en la EPP como resultado de las contribuciones genéticas aditivas de razas lecheras, heterosis o ambas (Cunningham y Syrstad, 1987; Sharma y Pirchner, 1991; Thorpe *et al.*, 1993; Rege *et al.*, 1994; Rege, 1998). El efecto significativo de HT para IEP (en el modelo de Kinghorn) de SP sobre Cebú reportado en el presente estudio (-44 días) es menor a lo encontrado por Thorpe *et al.*, (1993) para las cruza *B. taurus* (A y F) x S. En ese estudio las vacas F₁ tuvieron 82 días menos que la media de *B. taurus* (A y F) y que la media de las razas puras de Sahiwal. Del mismo modo, el efecto de HT para el IEP reportado en el presente estudio fue muy similar al encontrado por Demeke *et al.*, (2004) para las cruza de Friesian x Boran (-50 días). Por su parte, Kahi *et al.*, (2000) estimó un efecto de HT de -36 días en las cruza de SUI x Sahiwal en el modelo de Dickerson. Este valor es cercano al que se obtuvo en el presente estudio en el modelo de Kinghorn. El único efecto significativo de HT para los SXC se encontró para SIM (1 servicio) (con el modelo de Kinghorn) el cual resultó mayor a lo reportado por Demeke *et al.*, (2004) en la cruza de Friesian x Boran (-0.24 servicios). Muchos estudios reportaron diferencias no significativas para IEP y SXC entre razas lecheras europeas y ganado cebuino y/o indígena en ambientes tropicales (Teodoro *et al.*, 1984; Madalena *et al.*, 1990; Sharma y Pirchner, 1991; Rege *et al.*, 1994), lo que difiere a los resultados significativos de HT para las mismas variables obtenidos en el presente estudio.

Se observó además la presencia de un efecto de heterosis con una tendencia favorable en el modelo de Kinghorn al observarse una reducción en los días en EPCR, IPCR e IPSR y un aumento en los valores de las variables P1P y PP.

Hill (1982) encontró una tendencia favorable al modelo de Kinghorn similar a la de este estudio, mencionando que esto podría ser debido a que el modelo de “pérdidas por recombinación” de Dickerson (1969) parece más difícil de interpretar y es de un valor más limitado para la predicción o interpretación de datos de cruzamiento.

Estas posibles desventajas del modelo de Dickerson son las que puedan estar causando la menor significancia de los efectos de HT, ya que existen diferencias entre la definición de heterosis en el modelo de Dickerson el cual la define como la desviación de dominancia más los loci de cada raza no parentales epistáticos (recombinación) y el modelo de Kinghorn que define a la heterosis únicamente causada por el efecto de dominancia (Kinghorn, 1980).

Dickerson (1993) recalcó que los efectos de heterosis estimados por su modelo de pérdidas de recombinación son equivalentes a la mitad de los efectos aditivo x aditivo más los efectos de dominancia.

Cunningham (1981) sugirió que cuando hay una diferencia substancial entre la F_1 y las razas locales cebuínas, la producción en un ambiente pobre es influenciada mayormente por la heterosis y la producción en un ambiente favorable es determinada en mayor medida por los efectos aditivos de raza y pequeños efectos de heterosis. Kahi *et al.*, (2000) mencionaron que las diferencias en la magnitud de la heterosis estimada en su estudio donde los niveles nutricionales eran favorables, sustenta la idea de Cunningham. Por lo tanto, la heterosis es útil para incrementar la eficiencia reproductiva en un ganado lechero en un sistema de producción restringido nutricionalmente, y por lo tanto esto puede ser utilizado por el sector de los pequeños productores en los trópicos.

Efectos de Pérdidas por Recombinación y Epistáticos.

Los efectos de RC y EX fueron significativos para casi todas las variables y razas, con excepción de IPSR.

Los estimadores desfavorables encontrados (los cuales se expresaron provocando aumentos en los días de las edades reproductivas e intervalos reproductivos y generando una disminución en los pesos y la producción de leche) de los efectos de recombinación y de interacciones aditivo x aditivo en las cruzas de HOL, SUI y SIM x Cebú estuvieron de acuerdo a lo esperado. Una posible explicación es que las razas HOL y SUI han sido seleccionadas por generaciones con el objetivo principal de incrementar la producción de leche por vaca y teniendo como consecuencia un deterioro en la eficiencia reproductiva (Demeke *et al.*, 2004). En el caso de SIM estos efectos (RC y EX) solo fueron significativos en EPP, EPCR y SXC.

Los estimadores para RC y EX encontrados en la literatura para las características reproductivas de las vacas cruzadas en los trópicos son escasos y aplican principalmente para las variables EPP e IEP.

Los efectos de RC y EX para EPP, EPCR, IEP e IPCR en el presente estudio fueron desfavorables, indicando un factor genético importante de las RC y EX que influye en el desempeño reproductivo en las tres subpoblaciones.

De igual manera, los efectos de RC y EX fueron desfavorables para PL305, P1P y PP en el presente estudio al disminuir la producción de leche y pesos al parto.

En algunos estudios, las RC no fueron importantes sobre IEP (Mackinnon *et al.*, 1996; Kahi *et al.*, 2000; Khalil *et al.*, 2000). Demeke *et al.*, (2004) indican que en las cruzas Friesian x Boran la EPP se incrementa 88 días debido a pérdidas por recombinación, este resultado concuerda con lo obtenido en el presente estudio para las cruzas de HOL x Cebú (84 días). Como acuerdo general a los resultados de las cruzas de SIM x Cebú (268 días) del presente estudio, Rutledge (2001), basado en una revisión de varios estudios con datos de cruzas de *B.*

taurus x B. indicus en el trópico, estimó un efecto desfavorable de recombinación de 271 días.

Heredabilidades y Repetibilidades.

El estimado de heredabilidad para PL305 (0.27 ± 0.05) fue aproximadamente similar a lo reportado en otros estudios en climas templados (Castillo-Juárez *et al.*, 2000 y 2002; Fuerst y Sölkner, 1994; Royal *et al.*, 2002). La estimación de la h^2 para EPP (0.14 ± 0.07) estuvo por debajo del promedio de la literatura (0.31) y (0.44) para el ganado lechero en el trópico revisado por Lôbo *et al.*, (2000) y Demeke *et al.*, (2004) respectivamente, pero mayor a lo reportado por Koots *et al.*, (1994), quienes estimaron heredabilidades de 0.04 a 0.08 para razas productoras de carne y razas productoras de leche, respectivamente. La h^2 para EPCR (0.43 ± 0.12) fue similar al valor (0.42) encontrado por Patel y Parekh (1982). Las h^2 para IEP (0.05 ± 0.03), IPCR (0.14 ± 0.04), IPSR (0.11 ± 0.04), SXC (0.006 ± 0.02), P1P (0.10 ± 0.06) y PP (0.19 ± 0.05) y las t para IEP (0.08 ± 0.02), IPCR (0.18 ± 0.02), IPSR (0.17 ± 0.02) y SXC (0.04 ± 0.01) fueron relativamente bajas, pero se encontraron dentro del rango de estimaciones reportadas en la literatura para ganado lechero tropical (De Alba y Kennedy, 1994; Mackinnon *et al.*, 1996; Khan *et al.*, 1999; Demeke *et al.*, 2004) y para el ganado lechero en climas templados (Haile-Mariam *et al.*, 2003; Pryce *et al.*, 2000; Bagnato y Oltenacu, 1993; Berger *et al.*, 1981). Los valores de las heredabilidades y de las varianzas fenotípicas estimadas para EPP, EPCR, IPCR, IPSR, P1P, PP y PL305 indican que hay un potencial para el mejoramiento de estas características a través de la selección dentro de cada grupo genético ó en poblaciones multirraciales o sintéticas. Las bajas h^2 para IEP y SXC indican que podrían ser mejoradas genéticamente sobre todo a través del cruzamiento, incorporando medidas de mejora del ambiente y de las prácticas de manejo reproductivo.

Correlaciones genéticas y fenotípicas.

Las estimaciones de r_g para IEP y SXC estuvieron dentro del rango de estimaciones provenientes de estudios previos en climas templados y tropicales (Silva *et al.*, 1992; Demeke *et al.*, 2004; Bagnato y Oltenacu, 1993).

A diferencia de varios reportes para ganado lechero en climas templados (Berger *et al.*, 1981; Bagnato y Oltenacu, 1993; Pryce *et al.*, 2004), no se encontraron evidencias de relaciones desfavorables importantes entre la producción de leche y muchas de las características reproductivas en esta población, exceptuando por la r_g positiva entre PL305 y EPP (0.38).

La consideración de estas correlaciones puede ayudar en la inserción de las características reproductivas en el índice de selección para esta población. La r_f entre IPCR e IPSR fué cercana a cero y similar a la r_g , indicando un grado de redundancia en la definición de estas características.

CONCLUSIONES

Se observaron efectos directos de raza desfavorables para el intervalo entre partos en todas las razas europeas, pero estos efectos fueron mayores a los obtenidos en otras características reproductivas.

La heterosis fue favorable para las cruzas con Holstein y Suizo Pardo para la producción de leche y varias características reproductivas siendo mayores usando el modelo de Kinghorn con epistasis aditivo x aditivo.

Para muchas características, los modelos que incluían efectos de recombinación o epistasis aditivo x aditivo tuvieron un mejor ajuste a los datos mejor que el modelo de dominancia.

Los efectos de RC y EX fueron desfavorables y significativos para todas las variables reproductivas y la producción de leche.

Las implicaciones prácticas de estos resultados en el diseño de estrategias óptimas de mejoramiento dependerán de los valores económicos relativos de las características de reproducción y producción de leche.

Las características reproductivas y la producción de leche tuvieron heredabilidades dentro del rango de muchos estimadores previos para ganado lechero en climas templados, indicando una oportunidad para incorporar algunas de estas características en los programas de selección para esta población.

No se encontraron evidencias de fuertes relaciones desfavorables entre la producción de leche y las características de fertilidad, excepto para la edad al primer parto.

REFERENCIAS

1. Akbas Y, Brotherstone S, Hill WG. Animal model estimation of non additive genetic parameters in dairy cattle and their effect on heritability estimation and breeding value prediction. *J. Anim. Breed. Genet* 1993; 110: 105–113.
2. Andrus DF, McGilliard LD. Selection of dairy cattle for overall excellence. *J. Dairy Sci* 1975; 58: 1876-1879.
3. Anta JE. Análisis de la información publicada sobre la eficiencia reproductiva del ganado bovino en el trópico mexicano (tesis de Licenciatura). (Distrito Federal) México: FMVZ-UNAM, 1987.
4. Bagnato A, Oltenacu PA. Genetic study of fertility traits and production in different parities in Italian Friesian cattle. *J. Anim. Breed. Genet* 1993; 110: 126-134.
5. Bath DL, Dickinson FN, Tucker HA, Appleman RD. Ganado lechero. Principios, Prácticas, Problemas y Beneficios. 2nd ed. México: Nueva Editorial Interamericana, 1986.
6. Becker WA. Manual of quantitative genetics. 3rd ed. Pullman, Washington. U.S.A: Washington State University Press, 1975.
7. Berger PJ, Shanks RD, Freeman AE, Laben RC. Genetic aspects of milk yield and reproductive performance. *J. Dairy Sci* 1981; 64: 114-122.
8. Bracho IE, Perozo NL. In: Proceedings of VI Congreso Venezolano de Zootecnia, 1990: GR-38.
9. Brotherstone S, Hill WG. Estimation of nonadditive genetic parameters for lactations 1 to 5 and for survival in Holstein-Friesian dairy-cattle. *Livest. Prod. Sci* 1994; 40: 115-120.
10. Bruce AB. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* 1910; 32: 627-628.
11. Burrow HM. Genetic analysis of temperament and its relationships with productive and adaptive traits in tropical beef cattle (PhD thesis). (Armidale) Australia: University of New England, 1999.

12. Buxadera AM, Dempfle L. Genetic and environmental factors affecting some reproductive traits of Holstein cows in Cuba. *Genetics Selection Evolution* 1997; 29: 469-482.
13. Cardoso LV, Nogueira JR, Filho VAE, El Faro L, Lima NC. Objetivos de seleção e valores econômicos de características de importância econômica para um sistema de produção de leite a pasto na região Sudeste. *R.Bras.Zootec* 2004; 33 (2): 320-327.
14. Castillo-Juarez H, Oltenacu PA, Blake RW, McCulloch CE, Cienfuegos-Rivas EG. Effect of herd environment on the genetic and phenotypic relationships among milk yield, conception rate, and somatic cell score in Holstein cattle. *J. Dairy Sci* 2000; 83: 807-814.
15. Castillo-Juarez H, Oltenacu PA, Cienfuegos-Rivas EG. Genetic and phenotypic relationships among milk production and composition traits in primiparous Holstein cows in two different herd environments. *Livest. Prod. Sci* 2002; 78: 223-231.
16. Cockerham CC. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 1954; 39: 859.
17. Coleman DA, Thape WV, Dailey RA. Factors affecting reproductive performance of dairy cows. *J. Dairy Sci* 1985; 68: 1793.
18. Servicio Meteorológico Nacional. [Página Principal en el Internet]. Distrito Federal: Comisión Nacional de Agua [actualizado 2003 May; citado 1999 Oct]. Disponible de: <http://www.cna.gob.mx/>
19. Cunningham EP. Selection and crossbreeding strategies in adverse environments. In: *Animal Genetic Resources Conservation and Management*, FAO Animal Production and Health 1981. Paper No. 24, p. 279-288.
20. Cunningham EP. Crossbreeding — the Greek Temple Model. *J. Anim. Breed. Genet* 1987; 104: 2–11.

21. Cunningham EP, Syrstad O. Crossbreeding *Bos indicus* and *Bos Taurus* for milk production in the tropics. FAO Animal Production and Health 1987. Paper No. 68, p. 300-315.
22. Cunningham EP. The genetic improvement of cattle in developing countries. Theriogenology 1989; 31(1): 17-28.
23. Darwash AO, Lamming GE, Woolliams JA. Estimation of genetic variation in the interval from calving to postpartum ovulation of dairy cows. J. Dairy Sci 1997; 80: 1227-1234.
24. Davis GP. Genetic parameters for tropical beef cattle in northern Australia; a review. Australian Journal of Agricultural Research 1993; 44: 179-198.
25. De Alba J, Kennedy BW. Genetic parameters of pure breed and crossbred Milking Criollos in tropical Mexico. Anim. Prod 1994; 58: 159-165.
26. De Dios VOO. Ecofisiología de los bovinos en sistemas de producción del trópico húmedo. 1nd ed. Universidad Autónoma de Juárez. Villahermosa, Tabasco: Editorial Jiménez, 2001.
27. Demeke S, Naser FWC, Schoeman SJ. Estimates of genetic parameters for Boran, Friesian and crosses of Friesian and Jersey with the Boran cattle in the tropical highlands of Ethiopia: Reproduction Traits. J. Anim. Breed. Genet 2004; 121: 57-65.
28. Díaz-Hernández M, López-Ordaz R, García-Muñiz JG, Martínez-Hernández PA, Núñez-Dominguez R. Actividad reproductiva de bovinos cebú y sus cruizas con razas europeas en un hato tropical en México. Memorias de XIX Reunión de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal; 2005 octubre 26-28; Tampico (Tamaulipas) México. Asociación Latinoamericana de Producción Animal y Asociación Mexicana de Producción Animal, 2005: 332-336.
29. Dickerson GE. Experimental evaluation of selection theory in poultry. In: Proc. XI International Congress Genetics Today 1965; 3: 747.
30. Dickerson GE. Experimental approaches in utilizing breed resources. Anim. Breed. Abstr 1969; 37: 191-202.

31. Dickerson GE. Efficiency of animal production molding the biological components. *J. Anim. Sci* 1970; 30: 849.
32. Dickerson GE. Inbreeding and heterosis in animals. *Proc. of the Animal Breeding and Genetics* 1973; 54-77.
33. Dickerson GE. Evaluation of breeds and crosses of domestic animals. *FAO Animal Production and Health* 1993. Paper 108, Food and Agriculture Organization of the United Nations; Rome, Italy.
34. Dong MC, Van Vleck LD. Estimates of genetic and environmental (co)variances for first lactation milk yield, survival, and calving interval. *J. Dairy Sci* 1989; 72: 678-684.
35. Dunklee JS, Freeman AE, Kelley DH. Comparison of Holsteins selected for high and average milk production. 2. Health and reproductive response to selection for milk. *J. Dairy Sci* 1994; 77: 3683-3690.
36. Eisen EJ, Hörstgen-Schwark G, Saxton AM, Bandy TR. Genetic interpretation and análisis of diallel crosses with animals. *Theor. Appl. Genet* 1983; 65: 17.
37. Facó O, Lôbo BR, Filho MR, Moura AA. Análise do Desempenho Produtivo de Diversos Grupos Genéticos Holandês x Gir no Brasil. *R. Bras. Zootec* 2002; 31(5): 1944-1952.
38. Falconer DS. *Introducción a la genética cuantitativa*. 2nd ed. México: C.E.C.S.A, 1986.
39. Ferreira JJ, Madalena FE. Efeito do sistema de cruzamento sobre o desempenho productivo e reproductivo de vacas leiteiras. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec* 1997; 49 (6): 741-752.
40. Fisher RA. The correlations between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1918; 52: 399-433.
41. Freeman AE, Lindberg GL. Challenges to dairy cattle management: Genetic considerations. *J. Dairy Sci* 1993; 76: 3143-3159.
42. Fuerst C, Sölkner J. Additive and nonadditive genetic variances for milk yield, fertility, and lifetime performance traits of dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1994; 77:1114-1125.

43. García E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 3rd ed. México: Instituto de Geografía- UNAM, 1973.
44. Gardner CO, Eberhart SA. Analyses and interpretation of variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 1966; 22: 439.
45. Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Welham SJ, Thompson R. ASReml User Guide Release (computer program) 1.0 VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP11ES (UK). 2002.
46. González-Recio O, Pérez-Cabal MA, Alenda R. Economic Value of Female Fertility and its Relationship with Profit in Spanish Dairy Cattle. *J. Dairy Sci* 2004; 87:3053–3061.
47. Hageman WHI, Shook GE, Tyler WJ. Reproductive performance in genetic lines selected for high or average milk yield. *J. Dairy Sci* 1991; 74: 4366-4376.
48. Haile-Mariam M, Bowman PJ, Goddard ME. Genetic and environmental relationship among calving interval, survival, persistency of milk yield and somatic cell count in dairy cattle. *Livest. Prod. Sci* 2003; 80: 189-203.
49. Hansen LB, Young CW, Miller KP, Touchberry RW. Health care requirements of dairy cattle. I. Response to milk yield selection. *J. Dairy Sci* 1979; 62: 1922-1931.
50. Hansen LB, Freeman AE, Berger PJ. Yield and fertility relationships in dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1983b; 66: 293-305.
51. Hill WG. Dominance and epistasis as components of heterosis. *Z. Tierzüchtung Züchtgsbiol* 1982; 99: 161-168.
52. Hirooka H, Groen AbF, Van der Werf JHJ. Estimation of additive and non-additive genetic parameters for carcass traits on bulls in dairy, dual purpose and beef cattle breeds. *Livest. Prod. Sci* 1998; 54:99-105.
53. Holmann F, Blake W, Hahn MV, Barker R, Milligan RA, Oltenacu PA, Stanton TL. Comparative Profitability of Purebred and Crossbred Holstein Herds in Venezuela. *J. Dairy Sci* 1990; 73: 2190-2205.

54. Interbull. Sire evaluation procedures for non-dairy-production and growth and beef production traits practiced in various countries. Bulletin No.13. Department of Animal Breeding and Genetics. SLU Uppsala (Sweden): INTERBULL, 1996.
55. Jairath LK, Hayes JF, Cue RI. Multitrait restricted maximum likelihood estimates of genetic and phenotypic parameters of lifetime performance traits for Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci* 1994; 77: 303-312.
56. Kahi AK, Thorpe W, Nitter G, Baker RL. I. Estimation of individual crossbreeding effects on milk production and reproductive traits and on cow live weight. *Livest. Prod. Sci* 2000; 63: 39-54.
57. Kahi AK, Thorpe W, Nitter G, Van Arendonk JAM, Gall CF. Economic evaluation of crossbreeding for dairy production in a pasture based production system in Kenya. *Livest. Prod. Sci* 2000; 65: 167–184.
58. Kempthorne O. The correlations between relatives in a random mating population. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 1954; 143: 103-113.
59. Kempthorne O. An introduction to genetic statistics. New York: Wiley, 1957.
60. Khalil MH, Afif EA, Salem MA, Zahed SM. Estimation of heterotic components for lactation traits and reproductive performance in three crossbreeding trails of Holstein cattle with German Friesian raised under hot climate conditions. *J. Anim. Breed. Genet* 2000; 117: 129-142.
61. Khan UN, Dahlin A, Zafar AH, Saleem M, Chaudhry MA, Philipsson J. Sahiwal cattle in Pakistan: genetic and environmental causes of variation in body weight and reproduction and their relationship to milk production. *Anim. Sci* 1999; 68: 97-108.
62. Kinghorn BP. The expression of “recombination loss” in quantitative traits. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol* 1980; 97: 138-143.
63. Kinghorn BP. Genetic effects in crossbreeding. I. Models of Merit. Sonderdruck aus *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie* 1982; 99 (1): 59-68.
64. Kinghorn BP. Crossbreeding in domestic animals. *Proceedings of Australian Association of Animal Breeding and Genetics* 1987; 6: 112-113.

65. Kinghorn BP, Vercoe PE. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. *Animal Production* 1989; 49: 209-216.
66. Koch RM, Dickerson GE, Cundiff LV, Gregory KE. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. *Journal of Animal Science* 1985; 60 (5).
67. Koots KR, Gibson JP, Smith C, Wilton JW. Analyses of published genetic parameters estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Animal Breeding Abstracts* 1994; 62(5): 309-338.
68. Koppel R, Ortiz O, Avila A, Lagunas J, Castañeda M, López I, Aguilar B, Román P, Villagómez CR, Aguilera S, Quiroz J, Calderón R. Manejo de ganado bovino de doble propósito en el trópico. Libro Técnico No.5. Veracruz. México: INIFAP. CIRGOC, 2002.
69. Laben RL, Shanks RD, Berger PJ, Freeman AE. Factors affecting milk yield and reproductive performance. *J. Dairy Sci* 1982; 65: 1004-1015.
70. Lasley JF. *Genética del mejoramiento del ganado*. México, D.F: U.T.E.H.A, 1982.
71. Lôbo RNB, Madalena FE, Vieira AR. Average estimates of genetic parameters for beef and dairy cattle in tropical regions. *Anim. Breed. Abst* 2000; 68: 433–462.
72. Lyons DT, Freeman AE, Kuckm AL. Genetics of health traits in Holstein cattle. *J. Dairy Sci* 1991; 74: 1092-1100.
73. Mackinnon MJ, Thorpe W, Baker RL. Sources of genetic variation for milk production in a crossbred herd in the tropics. *Animal Science* 1996; 62: 5-16.
74. Madalena FE, Valente J, Teodoro RL, Monteiro JBN. Milk yield and calving interval in Holstein Friesian x Gyr. Cows at high level of management. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 1981; 18(2): 195-200.
75. Madalena FE, Lemos AM, Teodoro RL, Barbosa RT, Monteiro JBN. Dairy production and reproduction in Holstein-Friesian and Guzera crosses. *J. Dairy Sci* 1990; 73: 1872-1886.

76. Mäntysaari E, Van Vleck LD. Estimation of genetic parameters for production and reproduction in Finnish Ayrshire cattle. *J. Dairy Sci* 1989; 72: 2375-2386.
77. Marti CF, Funk DA. Relationship between production and days open at different levels of production. *J. Dairy Sci* 1994; 77: 1682-1690.
78. McDowell RE, Camoens JK, Van Vleck LD, Christensen E, Cabello Frias E. Factors Affecting Performance of Holsteins in Subtropical Regions of Mexico. *J. Dairy Sci* 1975; 59(4): 722-729.
79. McDowell RE. Strategy for improving beef and dairy cattle in the tropics. Cornell Int. Agric. Mimeo, Cornell Univ., Ithaca, NY, 1983.
80. McDowell RE. Crossbreeding in tropical areas with emphasis on milk, health and fitness. *J. Dairy Sci* 1985; 68: 2418-2435.
81. McDowell RE. Environmental and genetic factors influencing performance in Holsteins in warm climates. In: Proc. Sem. Dairying in a Tropical Environment, Taichung, Taiwan 1987 April 28-May 1. US Holstein Assoc., Brattlebon. VT.
82. McDowell RE, Wilk JC, Talbott CW. Economic Viability of Crosses of *Bos Taurus* and *Bos indicus* for Dairying in Warm Climates. *J. Dairy Sci* 1996; 79: 1292-1303.
83. McGloughlin P. The relationship between heterozygosity and heterosis in reproductive traits of mice: *Anim. Prod.* 1980; 30: 69-77.
84. Mendel G. (1866). Versuche ubre Pflanzen-Hybriden. *Verhandl. Naturforsch. Ver. Brünn* 1965; 4: 3-47.
85. Menéndez TM. Comportamiento reproductivo de diferentes genotipos de Ganado bovino de doble propósito. En *Memorias: VIII Simposium de Ganadería Tropical. Aspectos reproductivos de ganado de doble propósito.* 1989. INIFAP-SARH-CIFAP VER, 1989, p. 5-28.
86. Montaldo HH, Kinghorn BP. Additive and non-additive, direct and maternal genetic effects for growth traits in a multibreed population of beef cattle. *Arch. Med. Vet* 2003; 2: 201-206.
87. Moon SJ. Relationships between milk production and reproduction traits of Holstein cows in Korea. *Korean J Anim Sci* 1994; 36(4): 362-368.

88. Nebel RL, McGilliard ML. Interactions of high milk yield and reproductive performance in dairy cows. *J. Dairy Sci* 1993; 76: 3257-3268.
89. Negussie E, Brannang E, Banjaw K, Rottmann OJ. Reproductive performance of dairy cattle at Asella livestock farm, Arsi, Ethiopia. I: Indigenous cows versus their F₁ crosses. *J. Anim. Breed. Genet* 1998; 115: 267-280.
90. Nieuwhof GJ, Powell RL, Norman HD. Age at calving and calving interval for dairy cattle in the United States. *J Dairy Sci* 1987; 72: 685-695.
91. Nitter G, Wolfová M. Relative economic weights of maternal versus direct traits in breeding schemes. *Livest. Prod. Sci* 2003; 88: 117-127.
92. Notter DR, Cundiff LV. Across-breed expected progeny differences: Use of within-breed expected progeny differences to adjust breed evaluations for sire sampling and genetic trend. *J. Anim. Sci* 1991; 69: 4763-4776.
93. Oltenacu PA, Frick A, Lindhé B. Relationship of fertility to milk yield in Swedish cattle. *J. Dairy Sci* 1991; 74: 264-268.
94. Oltenacu PA, Algers B. Selection for increased production and the welfare of dairy cows: are new breeding goals needed?. *Royal Swedish Academy of Sciences* 2005; 34: 311-315.
95. Orozco F. Heterosis and genotype-environment interaction: Theoretical and experimental aspects. *Bull. Tech. Depart. Genetique Animale, INRA*, 1976; 24: 43-52.
96. Ozoje MO. Efficiency of reproduction and milk production in Brown Swiss and its N'dama crossbreds in the humid tropics. *Trop. Agric* 2001; 78 (2): 123-129.
97. Patel MM, Parekh HKB. Heritability estimates of reproductive traits and part production in Holstein x Gir and Jersey x Gir crosses along with discriminate analysis. En *Memorias del 2nd Congreso mundial de genética aplicada a la producción ganadera*, 1982 Octubre 4-8 (Madrid) España.
98. Pariacote FA, Van Vleck LD, Flores A, Hahn K, Martínez L. Contribución genética directa de grupos racial sobre producción de leche en ambientes tropicales. *Arch. Latinoam. Prod. Anim* 1997; 5(1): 546-548.

99. Parmar SN, Katpatal BG, Mohan-Singh, Bhaudraria SS, Singh M. Note on Expected Life Time Production (ELTP) a Better Measure to Express Productivity in Dairy Cattle. *Ind. Vet. J* 1990; 67: 771-772.
100. Pecsok SR, McGilliard ML, Nebel RL. Conception rates. 1. Derivation and estimates for effects of estrus detection on cow profitability. *J. Dairy Sci* 1994; 77: 3008-3015.
101. Philipsson J, Banos G, Arnason T. Present and future uses of selection index methodology in dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1994; 77: 3252-3261.
102. Ponce de León R, De Bien R, Caram N. Producción de leche de novillas Holstein, $\frac{3}{4}$, $\frac{1}{4}$ y $\frac{5}{8}$, $\frac{3}{8}$ Holstein-Cebú. En *Memorias del 2nd Congreso mundial de genética aplicada a la producción ganadera*. 1982 Oct 4-8; Madrid, España, 1982, p. 232-237.
103. Pryce JE, Coffey MP, Brotherstone S. The genetic relationship between calving interval, body condition score and linear type and management traits in registered Holstein. *J. Dairy Sci* 2000; 83: 2664-2671.
104. Pryce JE, Royal MD, Garnsworthy PC, Mao IL. Fertility in the high producing dairy cow. *Livest. Prod. Sci* 2004; 86: 125-135.
105. Raheja KL, Burnside EB, Schaeffer LR. Relationships between fertility and production in Holstein dairy cattle in different lactations. *J. Dairy Sci* 1989; 72: 2670-2678.
106. Raheja KL, Burnside EB, Schaeffer LR. Relationships between fertility and production in Holstein dairy cattle in different lactations. *J. Dairy Sci* 1989; 72: 2670-2678.
107. Rege JEO, Aboagye GS, Akah S, Ahunu BK. Crossbreeding Jersey with Ghana Shorthorn and Sokoto Gudali cattle in a tropical environment: Additive and heterotic effects for milk production, reproduction and calf growth traits. *Anim. Prod* 1994; 59: 21-29.
108. Rege JEO. Utilization of exotic germplasm for milk production in the tropics. In: *Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. 1998; 25: 193-200.

109. Rich SS, Bell AE. Genotype-environment interaction effects in long-term selected populations of *Tribolium*. *The Journal of Heredity* 1980; 71: 319-322.
110. Robinson OW, McDaniel BT, Rincon EJ. Estimation of direct and maternal additive and heterotic effects from crossbreeding experiments in animals. *Journal of Animal Science* 1981; 52(1): 44-50.
111. Rogers GW. Index selection using milk yield, somatic cell score, udder depth, teat placement, and foot angle. *J. Dairy Sci* 1993; 76: 664-670.
112. Rogers GW. Requirements and uses of evaluations for health and reproductive traits. In: *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production 1994*; Guelph, Ontario. Canada: 1994; 17: 81-87.
113. Román Ponce SI, Ruiz López F de J, Montaldo Valdenegro HH, Castañeda Martínez OG, Román Ponce H, Núñez Soto SG, Rizzi R, Hernández Hernández VD, Calderón Robles R, Sánchez Reyes S, Granados Zurita L. Estimación de componentes de varianza de producción de leche en una población multirracial de ganado bovino. *Memorias de XIX Reunión de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal*. 2005, Oct 26-28; Tampico, Tamaulipas. México: Asociación Latinoamericana de Producción Animal y Asociación Mexicana de Producción Animal, 2005: 173-175.
114. Rosales-Alday J, Elzo AM, Montañón BM, Vega MVE, Reyes VA. Parámetros genéticos para pesos al nacimiento y destete en Ganado Simmental-Brahman en el subtrópico mexicano. *Téc Pecu Méx* 2004; 42(3): 333-346.
115. Roxström A. Genetics aspects of fertility and longevity in dairy cattle. (Doctoral Thesis). (Upsala) Sweden: *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*. Swedish University of Agricultural Sciences, 2001.
116. Royal MD, Pryce JE, Woolliams JA, Flint APF. The Genetic Relationship between Commencement of Luteal Activity and Calving Interval, Body Condition Score, Production, and Linear Type Traits in Holstein-Friesian Dairy Cattle. *J. Dairy Sci* 2002; 85: 3071-3080.

117. Rutlegde JJ. Greek temples, tropical kine and recombination load. *Livest. Prod. Sci* 2001; 68: 171-179.
118. SAS Institute Inc., SAS Language Reference (computer program) versión 6, First Edition Cary (NC): SAS Institute Inc., 1990.
119. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Informe sobre la situación de los recursos genéticos pecuarios de México. Cap.1. Evaluación de la situación de la biodiversidad pecuaria de México. México (DF): SAGARPA, 2002.
120. Schaeffer LR. ANSC637 Set Comparison of Modes. In: University of Guelph, editors. Animal Models Course - ANSC*6370 - Winter 2002. Software. Ontario, Canadá: University of Guelph, 2002: 1-5.
121. Schimdt GH, Van Vleck LD. Bases científicas de la producción lechera. 1st ed. (Zaragoza) España: Editorial Acribia, 1975.
122. Seykora AJ, McDaniel BT. Heritabilities and correlations of lactation yields and fertility for Holsteins. *J. Dairy Sci* 1983; 66: 1486-1493.
123. Shanks RD, Freeman AE, Berger PJ, Kelly DH. Effect of selection for milk production on reproductive and general health of the dairy cow. *J. Dairy. Sci* 1978; 61: 1765-1772.
124. Sharma BS, Pirchner E. Heterosis in Friesian X Sahiwal crosses. *J. Anim. Breed. Genet* 1991; 108: 241-252.
125. Sheridan AK. Crossbreeding and heterosis. *Anim. Breed. Abstr* 1981; 49: 131-144.
126. Shull GH. What is "heterosis"? *Genetics*, Brooklyn, New York 1948; 33: 439-446.
127. Silva HM, Wilcox CJ, Thatcher WW, Becker RB, Morse D. Factors affecting days open, gestation length, and calving interval in Florida dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1992; 75: 288-293.
128. Simianer H, Solbu H, Schaeffer LR. Estimated genetic correlation between disease and yield traits in dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1991; 74: 4358-4365.

129. Singh SR, Mishra HR, Singh CS, Singh SK. Genetic Analysis of Milk Producing Efficiency in Cross-Bred Cattle. *Ind. Vet. Med. J* 1989; 13: 252-258.
130. Smith C. Rates of genetic change in farm livestock. *Research and Development in Agriculture* 1984; 2(1): 79-85.
131. Sodakar SB, Singh BN, Khan FH. Studies on breeding efficiency in Friesian x Sahiwal crossbreds. *Indian J. Dairy Sci* 1998; 41: 185-187.
132. Sprague GF, Rusell WA, Penny LL, Lioner TW, Hanson WD. Effect of epistasis on grain yield in maize. *Crop Sci* 1962; 2: 205.
133. Syrstad O. Utilization of heterosis in *Bos Taurus* and *Bos indicus* crosses for milk production. Paper presented at Annual Meeting of American Society for Animal Science, 1986.
134. Syrstad O. Dairy cattle crossbreeding in the tropics: Choice of crossbreeding strategy. *Trop. Anim. Health. Prod* 1996; 28: 223-229.
135. Teodoro RL, Lemos AM, Barbosa RT, Madalena FE. Comparative performance of six Holstein-Friesian X Guzera grades in Brazil. 2. Traits related to the onset of sexual function. *Anim. Prod* 1984; 38: 165-170.
136. Thorpe, W., Kang'ethe, P., Rege, J.E.O., Mosi, R.O., Mwandotto, B.A.J., Njuguna, P. (1993). Crossbreeding Ayrshire, Friesian and Sahiwal cattle for milk yield and preweaning traits of progeny in the semiarid tropics of Kenya. *J. Dairy Sci.* 76: 2001-2012.
137. Tibbo K, Wiener G, Fielding D. A review of the performance of the Jersey breed of cattle and its crosses in the tropics in relation to the Friesian or Holstein and indigenous breeds. *Anim. Breed. Abstr* 1994; 62: 719–757.
138. Turner HN, Young SSY. *Quantitative genetics in sheep breeding*. 1st ed. Ithaca, N.Y. U.S.A: Cornell University Press, 1969.
139. Uribe HA, Kennedy BW, Martin SW, Kelton DF. Genetic parameters for common health disorders of Holstein cows. *J. Dairy Sci* 1995; 78: 421-430.
140. Van der Werf JHJ, De Boer W. Influence of non additive effects on estimation of genetic parameters in dairy cattle. *J. Dairy Sci* 1989; 72: 2606-2614.

141. Van Raden PM. Selection of dairy cattle for lifetime profit. In: Proc. 7th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. 2002; 29: 127–130.
142. Van Vleck LD, Pollak EJ, Oltenacu EA. Genetics for the Animal Sciences. U.S.A: W.H. Freeman and Co, 1987.
143. Wall E, Brotherstone S, Kearney JF, Woolliams JA, Coffey MP. Impact of non additive genetic effects in the estimation of breeding values for fertility and correlated traits. J. Dairy Sci 2005; 88: 376–385.
144. Warwick EJ, Legates JE. Cría y mejora del Ganado. 3rd ed. México: McGraw-Hill, 1980.
145. Webb DW. Florida DHI Annual Summary. Dairy Info. In: Sheet SS-DAS-1. Gainesville: Florida Coop. Ext Serv, 1989.
146. Weigel DJ, Cassell BG, Pearson RE. Prediction of transmitting abilities for productive life and lifetime profitability from production, somatic cell count, and type traits in milk markets for fluid and cheese. J. Dairy Sci 1997; 80:1398-1405.
147. Weller JI. Genetic analysis of fertility traits in Israeli dairy cattle. J. Dairy Sci 1989; 72: 2544-2550.
148. Weller JI, Ezra E. Genetic analysis of somatic cell score and female fertility of Israel Holsteins with an individual animal model. J. Dairy Sci 1997; 80: 586-593.
149. Young CW, Eidman VR, Reneau JK. Animal health and management and their impact on economic efficiency. J. Dairy Sci 1985; 68: 1593-1602.

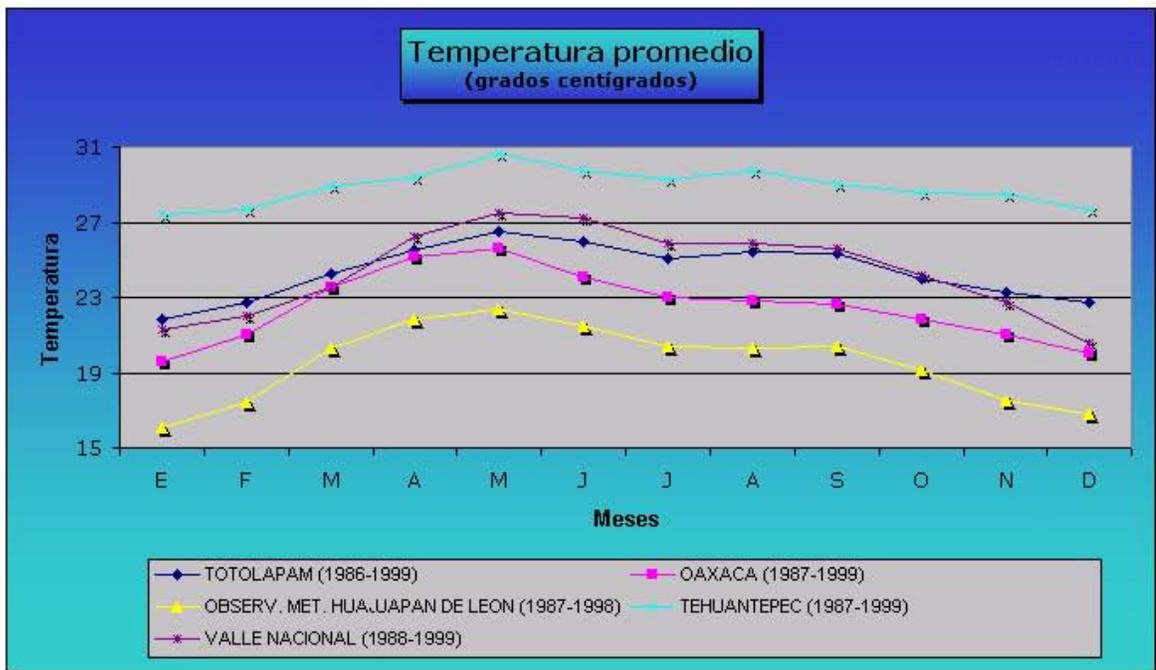


Figura 1. Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Oaxaca, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Matías Romero” Matías Romero, Oax. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

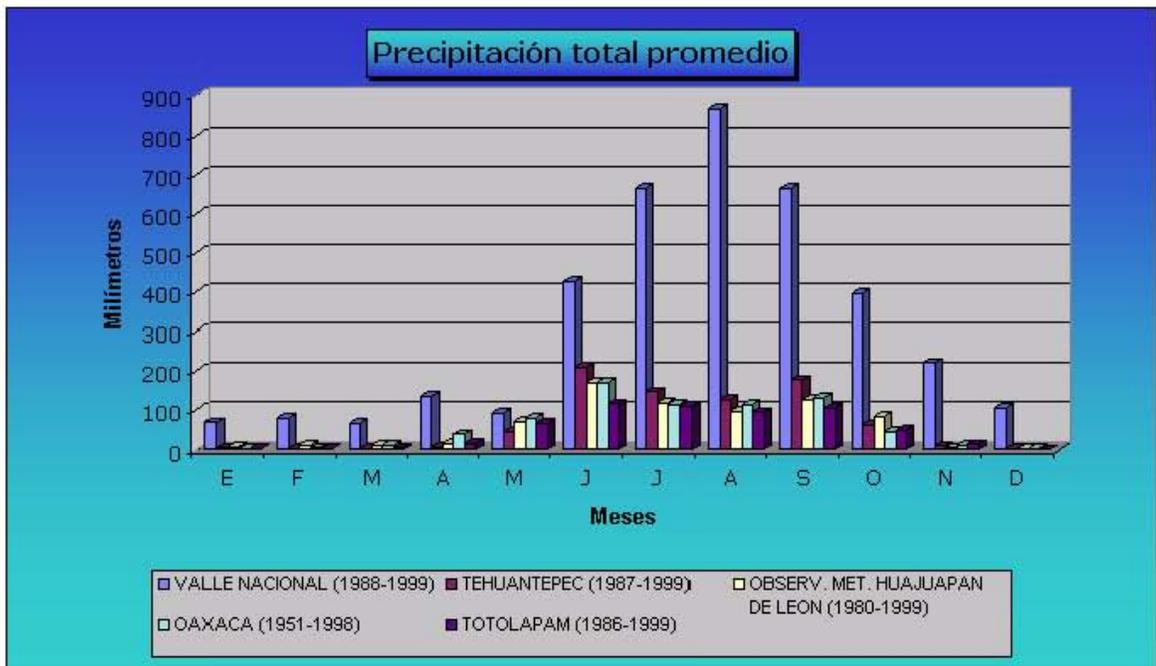


Figura 2. Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Oaxaca, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Matías Romero” Matías Romero, Oax. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

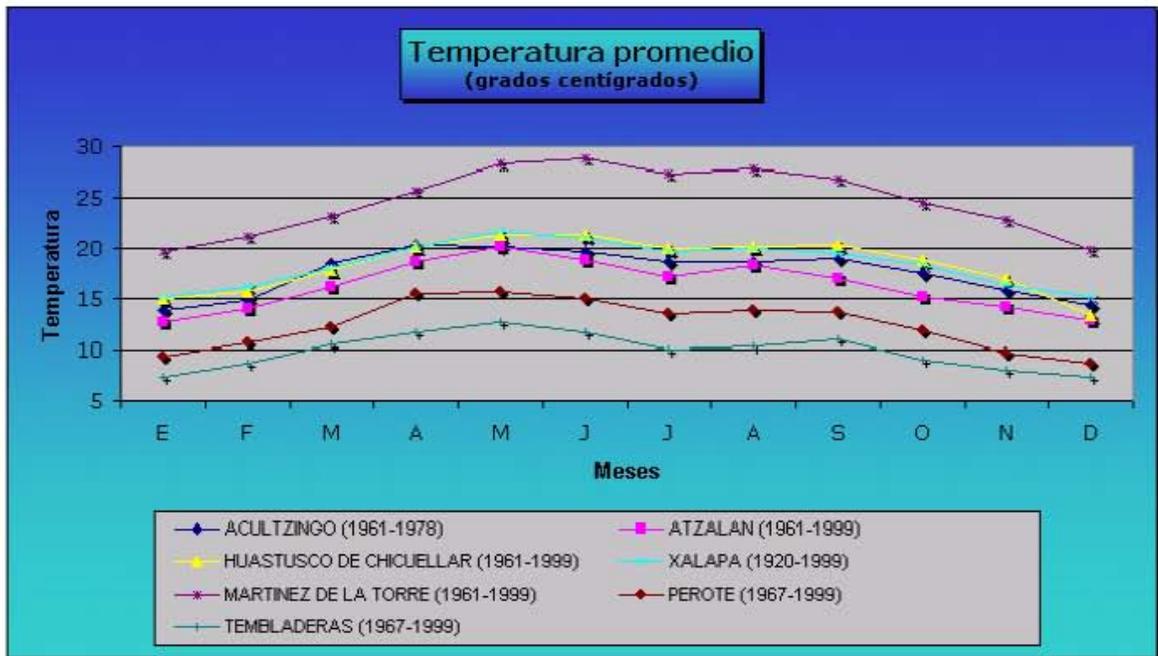


Figura 3. Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Veracruz, en donde se encuentran los centros experimentales del INIFAP “La Posta” Veracruz, Ver. y “Playa Vicente” Playa Vicente, Ver. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

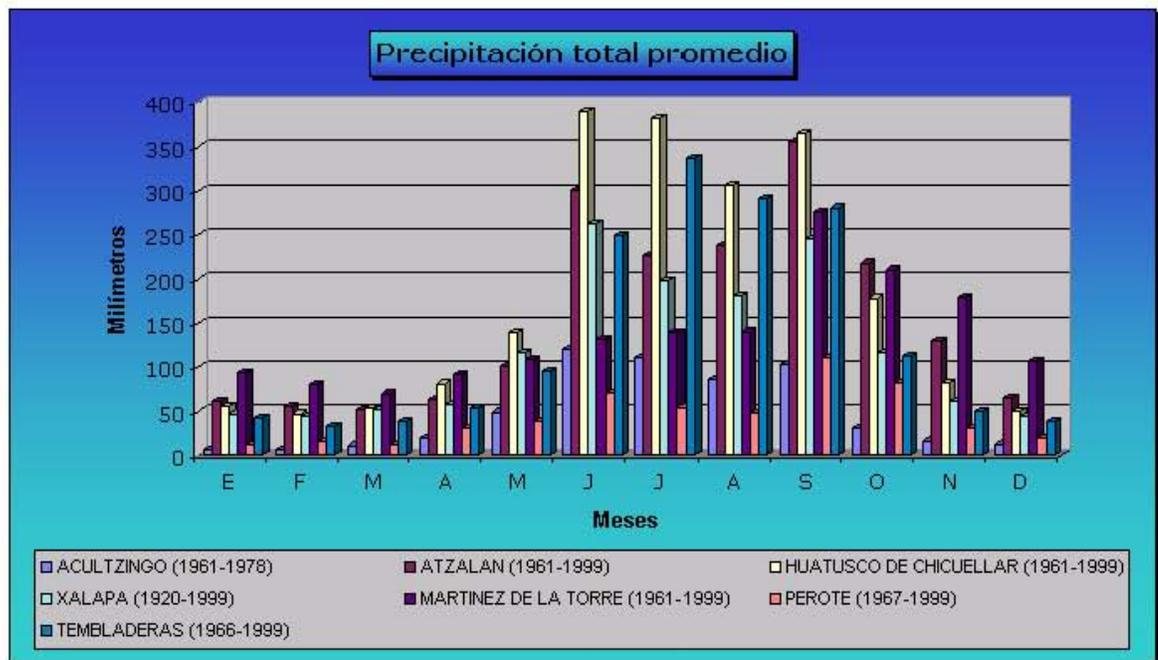


Figura 4. Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Veracruz, en donde se encuentran los centros experimentales del INIFAP “La Posta” Veracruz, Ver. y “Playa Vicente” Playa Vicente. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

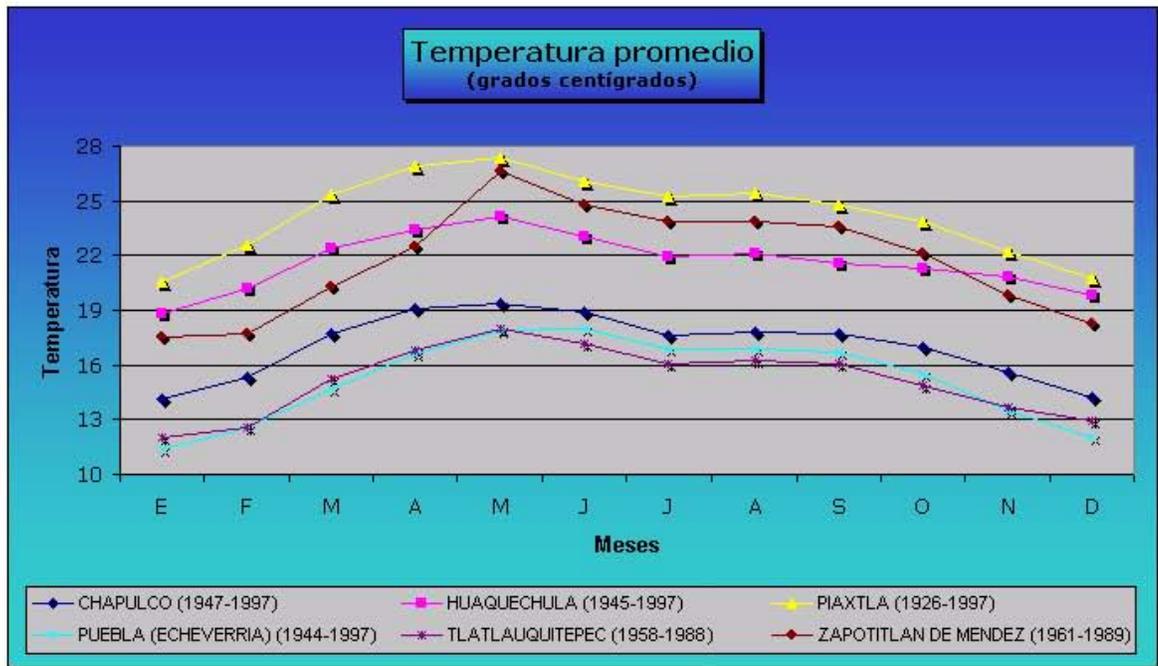


Figura 5. Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Puebla, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Las Margaritas” Hueytamalco, Pue. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

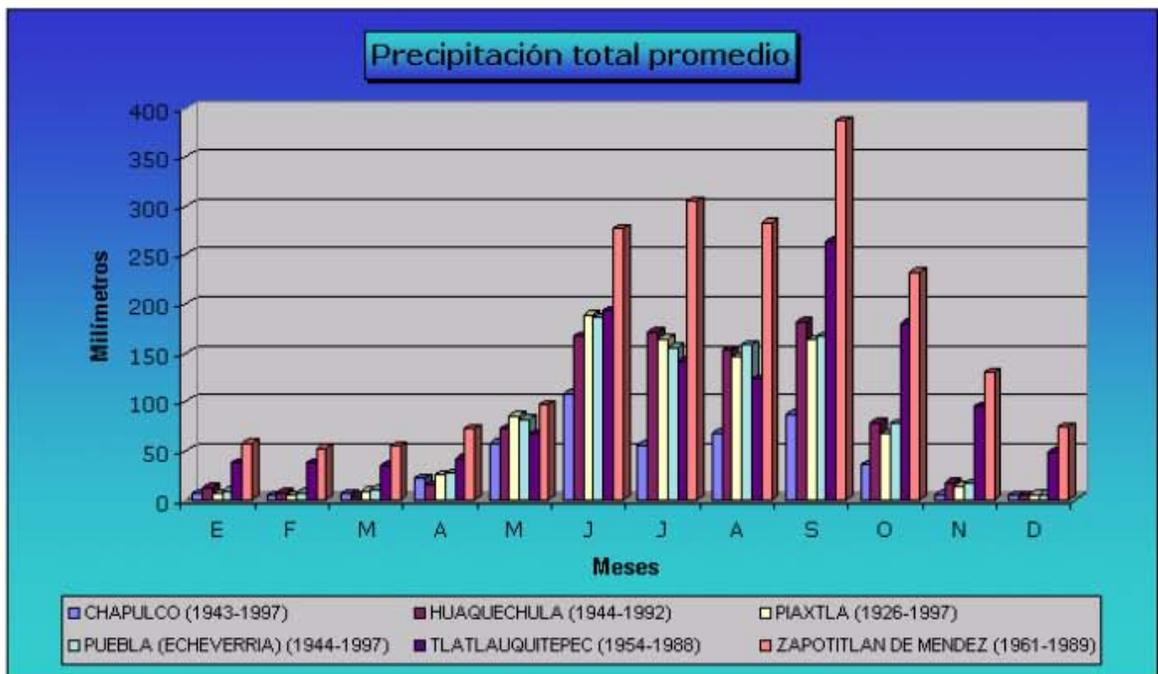


Figura 6. Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Puebla, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Las Margaritas” Hueytamalco, Pue. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

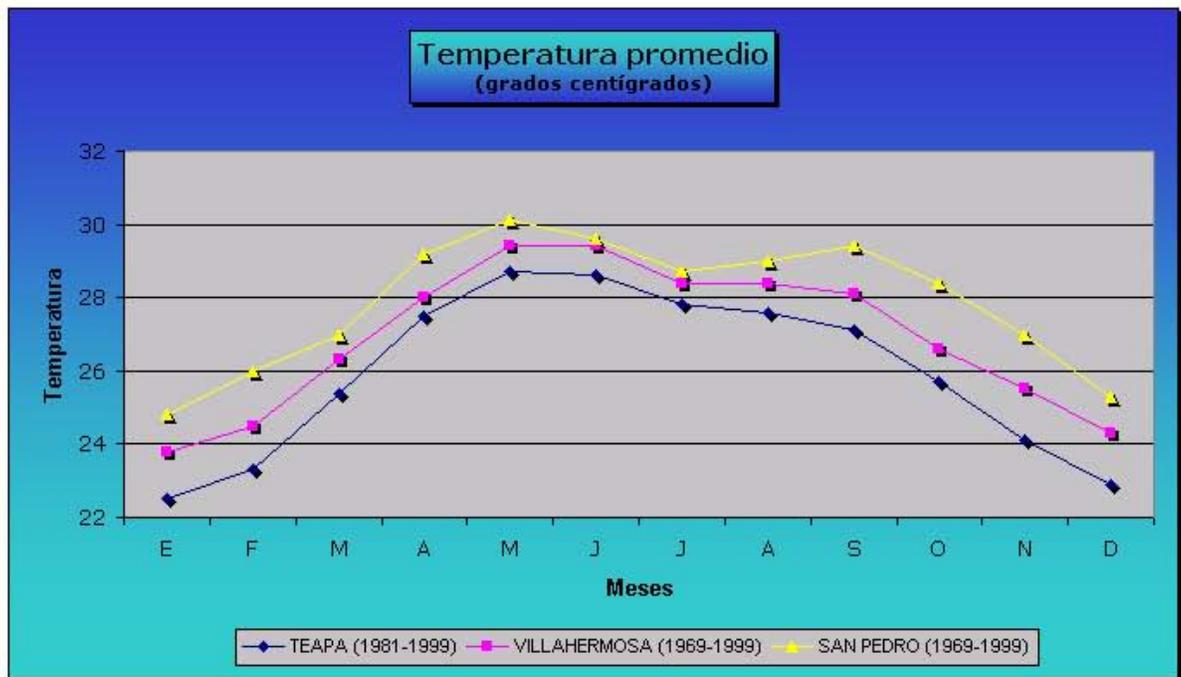


Figura 7. Temperatura media anual de las estaciones meteorológicas de Tabasco, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Balancán” Villa El Triunfo, Tab. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

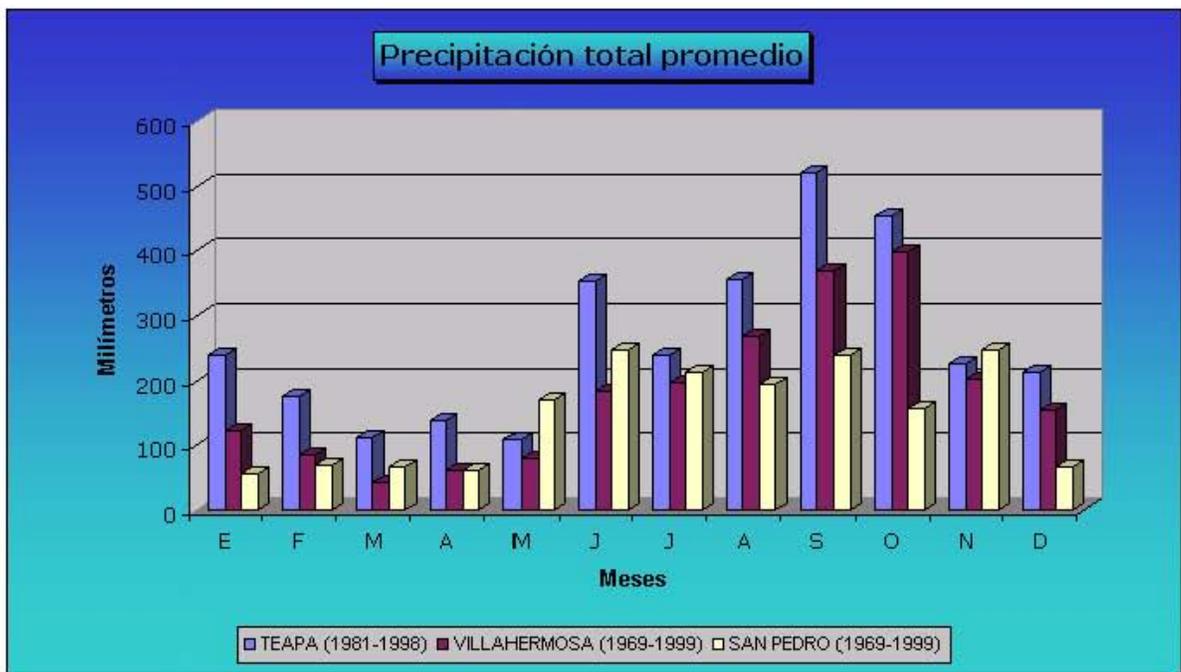


Figura 8. Precipitación media anual de las estaciones meteorológicas de Tabasco, en donde se encuentra el centro experimental del INIFAP “Balancán” Villa El Triunfo, Tab. (Comisión Nacional del Agua, 1999)

Cuadro 1. Temperatura y Precipitación Pluvial de las épocas del año en el trópico húmedo del Sureste de México¹

Época	Temperatura mínima media mensual (°C)	Temperatura máxima media mensual (°C)	Precipitación Pluvial (mm)
Lluvias	17-19	30-32	150-270
Secas	21-23	33- 34	menos de 97
Nortes	17-19	21-29	97-120

¹De Dios (2001).

Cuadro 2. Medias de producción de leche (PTL) e intervalo entre partos (IEP) para las diferentes razas puras y sus cruzas en medios tropicales.

Autor	Año	Raza/cruza	PTL (kg)	IEP (días)
McDowell <i>et al.</i>	1975	Holstein/varias cruzas	4750	-
Coleman <i>et al.</i>	1985	Jersey, Holstein, Guersey	-	418
McDowell <i>et al.</i>	1983 y 1987	Jamaica Hope Australian Milking Zebu Siboney	-	439 437 405
Nieuwhof <i>et al.</i>	1987	Jersey Holstein Guersey	-	384-292 394-402 398-408
Webb DW.	1989	Jersey, Holstein, Guersey	-	424
Ponce de león <i>et al.</i>	1982	Holstein ¾ HolsteinxCebú ¼ HolsteinxCebú	3634 3897 3665	-
Cunningham EP.	1989	½ Frisona x Cebú ½ Suizo P x Cebú ½ Jersey x Cebú	2165 1921 1737	429 435 412
Silva <i>et al.</i>	1992	Jersey Holstein Guersey	-	394 401 402
Fuerst y Sölkner	1994	Simmental (SM) SM x Braunvieh	4598 5012	390 398
Mackinnon <i>et al.</i>	1996	Ayrshire/cruzas Suizo Pardo/cruzas Sawihal/cruzas	3304 3943 2598	-
Ferreira y Madalena	1997	Holstein x Gyr Mestiza lechera Brasileña	3810 2851	430 379
Negussie <i>et al.</i>	1998	½ Jersey x Arsi ½ Frisona x Arsi ½ Frisona x Cebú Arsi Cebú	-	351 358 397 411 416
Ozoje MO.	2001	Suizo Pardo (SP) ½ SP x N'Dama (ND) F ₂ ¾ SP x ND 5/8 SP x ND ND	2037 1646 1270 1342 1124 -	475 379 384 477 342 479
Wall <i>et al.</i>	2005	Holstein/cruzas con Frisona	-	395

Cuadro 3. Medias \pm ee de producción de leche (PTL), edad al primer parto (EPP) e intervalo entre partos (IEP) de varios grupos genéticos *Bos taurus* x *Bos indicus*¹.

% <i>Bos taurus</i>	PTL (kg)	EPP (meses)	IEP (días)
0 (Cebú)	1322 \pm 46.7	42.6 \pm 0.55	458 \pm 5.8
1/8	1637 \pm 153.5	37.7 \pm 2.02	430 \pm 18.3
1/4	1709 \pm 68.7	36.5 \pm 0.85	426 \pm 8.8
3/8	1766 \pm 98.9	35.7 \pm 0.96	419 \pm 9.4
1/2 (F ₁)	2195 \pm 30.1	33.7 \pm 0.35	415 \pm 3.6
5/8	2046 \pm 78.9	34.5 \pm 0.86	423 \pm 8.1
3/4	2179 \pm 43.5	34.6 \pm 0.45	445 \pm 4.8
7/8	2243 \pm 83	35.5 \pm 0.86	448 \pm 8.5
15/16	2091 \pm 171.4	34.5 \pm 1.96	466 \pm 21.8
31/32	1835 \pm 241.1	35.8 \pm 2.75	460 \pm 30.7
1 (Holstein)	2420 \pm 59.1	33.1 \pm 0.68	456 \pm 7.0
F ₂	1725 \pm 105.1	37.1 \pm 1.05	452 \pm 9.9
F ₃	1860 \pm 177.4	38.0 \pm 2.99	441 \pm 18.4
F ₄	2659 \pm 357.7	39.6 \pm 2.99	-
Diferencia genética aditiva	1,047	-10.2	3
Efectos de heterosis	449	-5.2	-30

¹Cunningham y Syrstad 1987; Syrstad, 1996.

Cuadro 4. Efectos aditivos y no aditivos (ee) estimados en producción de leche y algunas características reproductivas de varios grupos genéticos *Bos taurus* x *Bos indicus* en diferentes climas¹.

AUTOR	CLIMA	EFECTO ²	PB ³	EPP (días)	IEP (días)	DA (días)	SXC	PTL (kg)
Tibbo <i>et al.</i> , 1994	Templado	D-Jersey	-	-62	-21	-	-	-
		D-Friesian		-341	-55	-	-	-
Akbas <i>et al.</i> , 1993	Templado	D-Holstein	J	-	-	-	-	484 (42)
		HT-Holstein		-	-	-	-	118 (26)
		RC-Holstein		-	-	-	-	-103 (43)
Wall <i>et al.</i> , 2005	Templado	D-Holstein	F	-	12.2 (1.25)	-	0.11 (0.02)	-
		HT-Holstein		-	-1.6 (0.7)	-	-0.02 (0.01)	-
		RC-Holstein		-	-1.3 (1.2)	-	-0.05 (0.03)	-
Brotherstone and Hill, 1994	Templado	D-Holstein	F	-	-	-	-	369 a 503
		HT-Holstein		-	-	-	-	100 a 155
		RC-Holstein		-	-	-	-	-156 a -304
Kahi <i>et al.</i> , 2000	Tropical	D-Suizo	A	-11 (26)	-	-	-	-
		D-Friesian		-104 (43)	-	-	-	-
		D-Sawihal		72 (25)	-	-	-	-
		HT-Ayrshire		-110	-	-	-	-
		HT-Suizo		-154	-	-	-	-
		Do-Ayrshire		-102 (40)	-	-	-	-
		Do-Suizo		-122 (43)	-	-	-	-
		aa-Ayrshire		-15 (66)	-	-	-	-
		aa-Suizo		-64 (95)	-	-	-	-
Demeke <i>et al.</i> , 2004	Tropical	D-Friesian	B	-165 (18)	-13 (7)	-4 (5)	0.03 (0.05)	-
		D-Jersey		-168 (58)	-26 (33)	-12 (26)	-0.09 (0.23)	-
		HT-Friesian		-113 (15)	-50 (7)	-23 (5)	-0.24 (0.05)	-
		HT-Jersey		-137 (28)	-52 (18)	-29 (14)	-0.35 (0.12)	-

Cuadro 4. Continuación.

AUTOR	CLIMA	EFECTO ²	PB ³	EPP (días)	IEP (días)	DA (días)	SXC	PTL (kg)
Demeke <i>et al.</i> , 2004		RC- Friesian		-89 (30)	-17 (18)	-14 (14)	-0.07 (0.11)	-
		RC-Jersey		-104 (55)	-14 (31)	-12 (24)	-0.10 (0.20)	-
Haile-Mariam <i>et al.</i> , 2003	Tropical	D-Friesian	A	-32 (6)	-	-	-	-
		D-Boran		45	-	-	-	-
<i>Kahi et al.</i> , 2000 Parte I.	Tropical	Dickerson	A		-	-	-	-
		D-Boran		-	-10 (10)	-	-	-
		D-Friesian		-	-45 (19)	-	-	-
		D-Sawihal		-	-23 (8)	-	-	-
		HT-Suizo		-	-15 (7)	-	-	-
		HT- Ayrshire		-	-36 (12)	-	-	-
		RC- Ayrshire		-	-16 (15)	-	-	-
		RC-Suizo		-	-39 (21)	-	-	-
		Kinghorn		-		-	-	-
		D-Boran		-	-14 (9)	-	-	-
		D-Friesian		-	-17 (24)	-	-	-
		D-Sawihal		-	-23 (8)	-	-	-
		HT-Suizo		-	-4 (13)	-	-	-
		HT- Ayrshire		-	18 (11)	-	-	-
		EX		-	-60 (20)	-	-	-
Mackinnon <i>et al.</i> , 1996	Tropical	D-Ayrshire	A	-	416 (8)	-	-	3304 (102)
		D-Suizo		-	419 (6)	-	-	3943 (108)
		D-Sawihal		-	376 (6)	-	-	2598 (152)
		HT-Suizo		-	17 (9)	-	-	616 (161)
		RC-Suizo		-	7 (17)	-	-	679 (300)

¹EPP= edad al primer parto, IEP= intervalo entre partos, DA= días abiertos, SXC= servicios por concepción y PTL= producción de leche. ²D=Directo, HT=Heterosis, Do=Dominancia, RC=Recombinación, EX=epistasia, aa=aditivo x aditivo.

³PB=Población Base. A=Ayrshire, F=Friesian, J=Jersey y B=Boran.

Cuadro 5a. Heredabilidades para características reproductivas reportados en ambientes templados por varios autores.

Característica	h^2	Autor	Año
Fertilidad en general	0 a 0.03	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.03 a 0.06	Raheja <i>et al.</i>	1989
Días abiertos	0.02 a 0.03	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.10	Mäntysaari y Van Vleck	1989
	0.05	Marti y Funk	1994
	<0.05	Moon	1994
	0.05	Seykora y McDaniel	1983
Indice de concepción	0.04	Weller y Ezra	1997
Intervalo entre partos	0.14 a 0.17	Dong y Van Vleck	1989
	0.03 a 0.04	Haile-Mariam <i>et al.</i>	2003
	<0.05	Moon	1994
Intervalo parto a primer servicio	0.03	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.19	Mäntysaari y Van Vleck	1989
Servicios por concepción	0.01	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.01 a 0.06	Berger <i>et al.</i>	1981
	0.04	Lyons <i>et al.</i>	1991
Tasa de concepción a primer servicio	0.01 a 0.02	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.01 a 0.02	Castillo-Juarez <i>et al.</i>	2000
	0.05	Oltenacu <i>et al.</i>	1991
Tasa de no retorno al estro	0.02	Mäntysaari y Van Vleck	1989

Cuadro 5b. Heredabilidades para características reproductivas reportados en ambientes tropicales por varios autores.

Característica	h^2	Autor	Año
Edad al parto	0.09	Davis	1993
	0.07	Burrow	1999
Días abiertos	0.04	Demeke <i>et al.</i>	2004
	0.05	Silva <i>et al.</i>	1992
Intervalo entre partos	0.08	Demeke <i>et al.</i>	2004
	0.05	Silva <i>et al.</i>	1992
Facilidad al parto	0.14	Davis	1993
	0.05	Burrow	1999
Servicios por concepción	0.04 a 0.02	Weller	1989
	0.03	Buxadera y Dempfle	1997
	0.07	Demeke <i>et al.</i>	2004
Tasa de concepción	0.02	Buxadera y Dempfle	1997
	0.17	Davis	1993
Edad al primer parto	0.31	Lôbo <i>et al.</i>	2000
	0.44	Demeke <i>et al.</i>	2004
Intervalo parto-1° servicio	0.05	Silva <i>et al.</i>	1992

Cuadro 6a. Repetibilidades para algunas características reproductivas reportados en ambientes templados por algunos autores.

Característica	t	Autor	Año
Días abiertos	0.08 a 0.16	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.13 a 0.15	Marti y Funk	1994
Intervalo del parto al primer servicio	0.07 a 0.12	Hansen <i>et al.</i>	1983b
Servicios por concepción	0.03 a 0.08	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.13	Lyons <i>et al.</i>	1991

Cuadro 6b. Repetibilidades para algunas características reproductivas reportados en ambientes tropicales por algunos autores.

Característica	t	Autor	Año
Intervalo entre partos	0.10	Silva <i>et al.</i>	1992
	0.14	Demeke <i>et al.</i>	2004
	0.05	Mackinnon <i>et al.</i>	1996
	0.15	Ferreira y Madalena	1997
Intervalo parto primer servicio	0.05	Silva <i>et al.</i>	1992
Días abiertos	0.12	Silva <i>et al.</i>	1992
	0.14	Demeke <i>et al.</i>	2004
Servicios por concepción	0.08	Demeke <i>et al.</i>	2004

Cuadro 7a. Correlaciones genéticas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por varios autores.

Característica	Correlación Genética	Autor	Año
Días abiertos	0.29 a 0.38	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.62	Berger <i>et al.</i>	1981
	0.18 a 0.34	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.43	Mäntysaari y Van Vleck	1989
	0.52 a 0.54	Seykora y McDaniel	1983
Duración del período de servicio	0.38 a 1	Hansen <i>et al.</i>	1983b
Intervalo entre partos	0.08 a 0.10	Dong y Van Vleck	1989
	0.43 a 0.58	Haile Mariam <i>et al.</i>	2003
Servicios por concepción	0.15 a 0.41	Bagnato y Oltenacu	1993
	0.56	Berger <i>et al.</i>	1981
	-0.07 a -0.40	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.16	Lyons <i>et al.</i>	1991
	0.32	Roxström <i>et al.</i>	2001
Servicios por concepción en vacas de primer parto	0.20 a 0.40	Hansen <i>et al.</i>	1983b
Tasa de concepción a primer servicio	-0.05 a -0.37	Bagnato y Oltenacu	1993
	-0.32 a -0.40	Castillo-Juarez <i>et al.</i>	2000
	-0.13 a -0.32	Oltenacu <i>et al.</i>	1991
Tasa de concepción a primer servicio (vaquillas vírgenes)	-0.14 a -0.41	Oltenacu <i>et al.</i>	1991
Tasa de no retorno al estro	-0.25	Mäntysaari y Van Vleck	1989

Cuadro 7b. Correlaciones genéticas entre algunas características reproductivas reportadas en un ambiente tropical.

Característica	Correlación Genética	Autor	Año
Días abiertos-Intervalo parto primer servicio	0.86	Silva <i>et al.</i>	1992
Intervalo entre partos-Intervalo parto primer servicio	0.87		
Intervalo entre partos-días abiertos	0.96		
Intervalo primer servicio concepción- intervalo parto primer servicio	-0.12		

Cuadro 8a. Correlaciones fenotípicas entre producción de leche y algunas características reproductivas reportadas en ambientes templados por algunos autores.

Característica	Correlación Fenotípica	Autor	Año
Días abiertos	0.23 a 0.28	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.28 a 0.30	Mäntysaari y Van Vleck	1989
	0.19 a 0.23	Moon	1994
Días a primer servicio	0.25 a 0.35	Mäntysaari y Van Vleck	1989
Duración del período de servicio	0.15 a 0.17	Hansen <i>et al.</i>	1983b
Intervalo entre partos	0.15 a 0.21	Moon	1994
Servicios por concepción	0.16 a 0.18	Hansen <i>et al.</i>	1983b
	0.19	Lyons <i>et al.</i>	1991
Tasa de concepción a primer servicio	-0.17 a -0.18	Castillo-Juarez <i>et al.</i>	2000

Cuadro 8b. Correlaciones fenotípicas entre algunas características reproductivas reportadas en un ambiente tropical.

Característica	Correlación Fenotípica	Autor	Año
Días abiertos-Intervalo parto primer servicio	0.50	Silva <i>et al.</i>	1992
Intervalo entre partos-Intervalo parto primer servicio	0.48		
Intervalo entre partos-días abiertos	0.97		
Intervalo primer servicio concepción-intervalo parto primer servicio	0.06		

Cuadro 9. Tipos de clima de los cinco centros de investigación regional del INIFAP¹

CIR-Golfo Centro	Tipo de clima
Balancán	$Am(f)(i')gw''$ (Tróp. húm. con abund. lluvias en verano)
La Posta	$Aw_2(w)(i')w''$ (Trópico subhúmedo con lluvias en verano)
Las Margaritas	$Am(w)igw''$ (Cálido húmedo con abund. lluvias en verano)
Matías Romero	$Aw_2(w)igw''$ (Trópico subhúmedo con lluvias en verano)
Playa Vicente	$Aw_1(w)$ (Subtrópico subhúmedo cálido)

¹Servicio Meteorológico Nacional, CNA (1999).

Cuadro 10. Número de partos por grupo genético.

Nivel de cruzamiento (x cebú)	Holstein	Suizo Pardo	Simmental
Puro	370	625	0
1/2	703	556	402
1/4	4	7	0
11/16	26	37	5
11/32	3	3	0
13/16	10	22	20
15/16	89	0	1
15/32	14	0	0
19/32	2	3	1
21/32	6	0	0
23/32	14	5	0
25/32	5	0	0
27/32	3	5	2
3/4	768	515	315
3/8	27	69	10
31/32	16	0	0
47/64	3	0	0
5/16	0	3	0
5/8	135	100	23
55/64	3	0	0
59/64	1	0	0
7/16	15	15	6
7/8	196	144	167
9/16	2	16	1
Total =	2415	2125	953

Cuadro 11. Coeficientes de los efectos de cruzamiento para los diferentes grupos genéticos.

Tipo de cruzamiento	Valores de los coeficientes de cada raza en cada grupo genético ^A											
	D ¹	D ²	D ³	HT ¹	HT ²	HT ³	RC ¹	RC ²	RC ³	EX ¹	EX ²	EX ³
Holstein	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Suizo Pardo	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Simmental	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Cebú	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
1/2 (F ₁)	0.500	0.500	0.500	1	1	1	0.000	0.000	0.000	0.500	0.500	0.500
1/2 (F ₂)	0.500	0.500	0.500	0.5	0.5	0.5	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
3/4x1/4	0.750	0.750	0.750	0.5	0.5	0.5	0.250	0.250	0.250	0.375	0.375	0.375
3/4x1/4	0.750	0.750	0.750	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375	0.375
3/4x1/4	0.750	0.750	0.750	0.25	0.25	0.25	0.188	0.188	0.188	0.375	0.375	0.375
3/4x1/4	0.750	0.750	0.750	0.406	0.406	0.406	0.438	0.438	0.438	0.375	0.375	0.375
1/4x3/4	0.250	0.250	0.000	0.5	0.5	0.5	0.250	0.250	0.250	0.375	0.375	0.375
3/8x5/8	0.375	0.375	0.375	0.75	0.75	0.75	0.188	0.188	0.188	0.469	0.469	0.469
5/8x3/8	0.625	0.625	0.625	0.469	0.469	0.469	0.469	0.469	0.469	0.469	0.469	0.469
5/8x3/8	0.625	0.625	0.625	0.5	0.5	0.5	0.438	0.438	0.438	0.469	0.469	0.469
5/8x3/8	0.625	0.625	0.625	0.75	0.75	0.75	0.188	0.188	0.188	0.469	0.469	0.469
7/8x1/8	0.875	0.875	0.875	0.25	0.25	0.25	0.188	0.188	0.188	0.219	0.219	0.219
7/16x9/16	0.438	0.438	0.438	0.875	0.875	0.875	0.109	0.109	0.109	0.492	0.492	0.492
7/16x9/16	0.438	0.438	0.438	0.5	0.5	0.5	0.484	0.484	0.484	0.492	0.492	0.492
9/16x7/16	0.563	0.563	0.563	0.5	0.5	0.5	0.484	0.484	0.484	0.492	0.492	0.492
9/16x7/16	0.563	0.563	0.563	0.563	0.563	0.563	0.422	0.422	0.422	0.492	0.492	0.492
11/16x5/16	0.688	0.688	0.688	0.438	0.438	0.438	0.422	0.422	0.422	0.430	0.430	0.430
11/16x5/16	0.688	0.688	0.688	0.625	0.625	0.625	0.234	0.234	0.234	0.430	0.430	0.430
11/32x21/32	0.344	0.344	0.000	0.688	0.688	0.688	0.215	0.215	0.215	0.451	0.451	0.451
5/16x9/16	0.000	0.312	0.000	0.000	0.625	0.000	0.000	0.234	0.000	0.000	0.430	0.000
13/16x3/16	0.813	0.813	0.813	0.313	0.313	0.313	0.297	0.297	0.297	0.305	0.305	0.305
13/16x3/16	0.813	0.813	0.813	0.375	0.375	0.375	0.234	0.234	0.234	0.305	0.305	0.305
15/16x1/16	0.938	0.000	0.938	0.125	0.125	0.125	0.109	0.109	0.109	0.117	0.117	0.117
31/32x1/32	0.969	0.000	0.000	0.938	0.938	0.938	0.059	0.059	0.059	0.061	0.061	0.061
31/32x1/32	0.969	0.000	0.000	0.063	0.063	0.063	0.059	0.059	0.059	0.061	0.061	0.061
15/32x17/32	0.429	0.000	0.000	0.063	0.063	0.063	0.059	0.059	0.059	0.534	0.534	0.534
19/32x13/32	0.594	0.594	0.594	0.531	0.531	0.531	0.434	0.434	0.434	0.482	0.482	0.482
21/32x11/32	0.656	0.000	0.000	0.453	0.453	0.453	0.449	0.449	0.449	0.451	0.451	0.451
21/32x11/32	0.656	0.000	0.000	0.5	0.5	0.5	0.402	0.402	0.402	0.451	0.451	0.451
23/32x9/32	0.719	0.719	0.000	0.563	0.563	0.563	0.246	0.246	0.246	0.404	0.404	0.404
23/32x9/32	0.719	0.719	0.000	0.406	0.406	0.406	0.402	0.402	0.402	0.404	0.404	0.404
25/32x7/32	0.781	0.000	0.000	0.391	0.391	0.391	0.293	0.293	0.293	0.342	0.342	0.342
27/32x5/32	0.844	0.844	0.844	0.281	0.281	0.281	0.246	0.246	0.246	0.264	0.264	0.264
47/64x17/64	0.000	0.734	0.000	0.000	0.391	0.000	0.000	0.390	0.000	0.000	0.390	0.000
55/64x9/64	0.859	0.000	0.000	0.266	0.266	0.266	0.218	0.218	0.218	0.242	0.242	0.242
59/64x5/64	0.922	0.000	0.000	0.156	0.156	0.156	0.132	0.132	0.132	0.144	0.144	0.144

^A D= Efecto directo de raza (X_2), HT= Efecto de heterocigocidad (X_3), RC= Efecto de pérdidas por recombinación (X_4), EX= Efecto de epistasia (X_4), 1 = Holstein, 2 = Suizo Pardo y 3 = Simmental.

Cuadro 12. Medias \pm d.e. por subpoblación para las variables reproductivas estudiadas.

Variable ¹	n	Holstein		Suizo Pardo		Simmental	
		μ	d.e	μ	d.e	μ	d.e
EPP (días)	1321	1085	175	1072	173	1042	166
EPCR (días)	697	764	174	761	173	722	171
IEP (días)	3791	445	93	448	90	420	83
IPCR (días)	3092	104	62	99	59	89	52
IPSR (días)	3166	111	65	106	62	92	54
SXC (num.)	4554	1.76	1	1.76	1	1.71	1
P1P (kg)	1277	424	52	421	48	438	49
PP (kg)	4923	497	68	482	67	501	67
PL305 (kg)	4133	2264	820	1875	743	1516	565

¹ EPP= Edad al primer parto, EPCR= Edad al primer calor registrado, IEP= Intervalo entre partos, IPCR= Intervalo parto-calor registrado, IPSR= Intervalo parto-servicio registrado, SXC= Servicios por concepción, PL305= Producción de leche a los 305 días, P1P= Peso al primer parto y PP= peso al parto.

Cuadro 13. Medias, valores mínimos y máximos para los coeficientes de cruzamiento.

Coeficiente ¹	n	Media	Mínimo	Máximo
D-HOL	2406	0.715	0.125	1.000
HT-HOL	2406	0.531	0	1.000
RC-HOL	2406	0.141	0	0.500
EX-HOL	2406	0.334	0	0.534
D-SUI	2152	0.744	0.250	1.000
HT-SUI	2152	0.471	0	1.000
RC-SUI	2152	0.118	0	0.500
EX-SUI	2152	0.295	0	0.500
D-SIM	953	0.661	0.375	0.938
HT-SIM	953	0.661	0.125	1.000
RC-SIM	953	0.139	0	0.484
EX-SIM	953	0.401	0.117	0.500

¹ D= Efecto directo de raza, HT= Efecto de heterocigocidad, RC= Efecto de pérdidas por recombinación, EX= Efecto de epistasia, HOL= Holstein, SUI= Suizo Pardo y SIM= Simmental.

Cuadro14. Efectos directos de raza (D) y de heterosis (HT) para el modelo de Dominancia.

Efecto del Modelo	EPP (días)	EPCR (días)	IEP (días)	IPCR (días)	IPSR (días)	SXC	PL305 (kg)	P1P (kg)	PP (kg)
D-HOL	-139 ^b (71)	-37 (83)	57 ^b (30)	-8 (27)	13 (28)	0.3 (0.3)	1163 ^a (204)	-13 (21)	-18 (19)
D-SUI	-152 ^a (71)	-41 (83)	62 ^a (30)	-14 (27)	9 (28)	0.3 (0.3)	855 ^a (206)	-20 (21)	-20 (19)
D-SIM	-58 (75)	143 (99)	39 (31)	-24 (28)	-6 (29)	0.2 (0.3)	444 ^a (218)	-6 (23)	-16 (20)
HT-HOL	-91 ^a (41)	-85 ^b (48)	1 (16)	-15 (15)	-5 (16)	0.1 (0.2)	451 ^a (119)	2 (13)	30 ^a (11)
HT-SUI	-28 (41)	-24 (49)	-8 (16)	-18 (15)	-12 (15)	0.1 (0.2)	319 ^a (120)	11 (13)	24 ^a (11)
HT-SIM	-182 ^a (45)	-235 ^a (56)	-12 (17)	-30 ^b (16)	-20 (16)	0.2 (0.2)	492 ^a (129)	17 (14)	42 ^a (12)

^a = p<0.05, ^b= p<0.1

Cuadro 15. Efectos directos de raza (D), heterosis (HT) y recombinación (RC) para el modelo de Dickerson.

Efecto del Modelo	EPP (días)	EPCR (días)	IEP (días)	IPCR (días)	IPSR (días)	SXC	PL305 (kg)	P1P (kg)	PP (kg)
D-HOL	-36 (75)	101 (88)	80 ^a (32)	14 (29)	33 (30)	0.4 (0.3)	1116 ^a (213)	-25 (23)	-31 ^b (20)
D-SUI	-61 (75)	97 (89)	86 ^a (32)	10 (29)	30 (30)	0.3 (0.3)	822 ^a (215)	-32 (23)	-34 ^b (20)
D-SIM	-22 (82)	58 (123)	100 ^a (38)	28 (33)	31 (34)	0.6 ^b (0.4)	357 ^b (260)	-27 (26)	-25 (23)
HT-HOL	-21 (44)	8 (52)	19 (18)	2 (16)	10 (17)	0.1 (0.2)	465 ^a (160)	-7 (14)	20 ^b (12)
HT-SUI	29 (44)	64 (53)	8 (18)	-1 (16)	2 (17)	0.1 (0.2)	407 ^a (131)	3 (14)	15 (12)
HT-SIM	-83 (54)	-29 (81)	-10 (22)	-24 (19)	-11 (20)	0.1 (0.2)	281 ^b (131)	9 (17)	28 ^b (15)
RC-HOL	84 ^b (57)	191 ^a (73)	42 ^a (21)	49 ^a (18)	40 ^a (18)	0.03 (0.2)	-39 (172)	-23 (17)	-25 ^b (15)
RC-SUI	224 ^a (57)	224 ^a (69)	49 ^a (21)	42 ^a (18)	36 ^a (18)	0.4 ^b (0.2)	-179 (172)	-35 ^a (18)	-26 ^b (15)
RC-SIM	268 ^a (112)	191 ^a (73)	-67 (57)	-48 (46)	-21 (47)	-0.9 ^b (0.5)	34 (383)	6 (35)	-29 (33)

^a = p<0.05, ^b= p<0.1

Cuadro 16. Efectos directos de raza (D), heterosis (HT) y epistasis (EX) para el modelo de Kinghorn.

Efecto del Modelo	EPP (días)	EPCR (días)	IEP (días)	IPCR (días)	IPSR (días)	SXC	PL305 (kg)	P1P (kg)	PP (kg)
D-HOL	-39 (76)	54 (90)	67 ^a (31)	-6 (28)	17 (30)	0.4 (0.3)	1124 ^a (212)	-25 (23)	-27 ^b (20)
D-SUI	-61 (75)	53 (88)	72 ^a (31)	-12 (28)	13 (29)	0.3 (0.3)	827 ^a (210)	-30 (23)	-28 ^b (20)
D-SIM	-30 (81)	8 (124)	85 ^a (37)	6 (32)	13 (33)	0.6 ^b (0.4)	362 ^b (255)	-22 (25)	-19 (23)
HT-HOL	-95 ^a (60)	-166 ^b (83)	-15 (24)	-39 ^b (22)	-22 (23)	0.1 (0.2)	457 ^a (173)	3 (18)	31 ^b (16)
HT-SUI	-168 ^b (62)	-124 ^a (73)	-44 ^b (23)	-49 ^a (20)	-38 ^b (21)	-0.3 (0.2)	463 ^a (181)	40 ^a (19)	40 ^a (16)
HT-SIM	-355 ^a (95)	-514 ^a (123)	54 (49)	18 (40)	4 (41)	1 ^a (0.4)	432 (327)	11 (30)	58 ^a (28)
EX-HOL	147 ^a (99)	300 ^b (132)	52 ^b (37)	59 ^b (33)	44 (34)	-0.1 (0.4)	-98 (283)	-20 (30)	-16 (27)
EX-SUI	394 ^a (110)	323 ^a (133)	87 ^a (40)	70 ^a (35)	60 (36)	0.8 ^a (0.4)	-359 (334)	-70 ^a (34)	-44 ^b (29)
EX-SIM	545 ^a (221)	914 ^a (337)	-143 (114)	-109 (93)	-50 (94)	-2 ^b (0.9)	70 (763)	-3 (69)	-51 (66)

^a = p<0.05, ^b = p<0.1

Cuadro 17. Componentes de varianza aditiva (VA), fenotípica (VF), ambiente permanente (VP), heredabilidades (h^2) y repetibilidades (t) para el modelo de Dickerson.

Holstein, Suizo Pardo y Simmental							
Variable	VA	VF	VP	h^2	ee	t	ee
IEP	230	6071	204	0.05	0.03	0.08	0.02
IPCR	395	2795	94	0.14	0.04	0.18	0.02
IPSR	341	3119	194	0.11	0.04	0.17	0.02
EPCR	6769	15830	–	0.40	0.12	–	–
EPP	2583	18850	–	0.14	0.07	–	–
PL305	68678	257800	35075	0.27	0.05	0.40	0.02
P1P	195	2006	–	0.10	0.06	–	–
PP	464	2508	771	0.19	0.05	0.49	0.02
SXC	0.004	0.95	0.04	0.006	0.02	0.04	0.01

Cuadro 18. Componentes de varianza aditiva (VA), fenotípica (VF), ambiente permanente (VP), heredabilidades (h^2) y repetibilidades (t) para el modelo de Kinghorn.

Holstein, Suizo Pardo y Simmental							
Variable	VA	VF	VP	h^2	ee	t	ee
IEP	273	6069	226	0.05	0.03	0.08	0.02
IPCR	392	2797	100	0.14	0.04	0.18	0.02
IPSR	336	3121	201	0.11	0.04	0.17	0.02
EPCR	6621	15870	–	0.40	0.12	–	–
EPP	2520	18860	–	0.13	0.07	–	–
PL305	68784	257900	35004	0.27	0.05	0.40	0.02
P1P	171	2009	–	0.09	0.06	–	–
PP	465	2510	771	0.19	0.05	0.50	0.02
SXC	0.005	0.95	0.04	0.006	0.02	0.04	0.01

Cuadro 19. Proporción de la varianza debida al efecto hato-año de parto.

Variable	Dickerson %	Kinghorn %
IEP	9	9
IPCR	12	12
IPSR	10	10
EPCR	45	45
EPP	36	36
PL305	47	47
PP	16	16
P1P	21	21
SXC	2	2

Cuadro 20. Comparación de los logaritmos de verosimilitud de los modelos usando el criterio de Akaike.

Modelo	IEP	IPCR	IPSR	EPCR	EPP	PP	P1P	PL305	SXC
Dickerson	-17239	-12880	-13357	-3751	-7240	-20078	-5544	-26224	-2211
Kinghorn	-17238	-12880	-13357	-3751	-7239	-20077	-5542	-26222	-2209
Dominancia	-17254	-12896	-13371	-3774	-7262	-20089	-5556	-26241	-2211

Cuadro 21. Estimación de parámetros genéticos en la población multirracial usando los modelos de Dickerson y Kinghorn.^A

Traits	EPP	EPCR	IEP	IPCR	IPSR	SXC	P1P	PP	PL305
EPP	0.14 (0.07)	0.80 (0.17)	-0.17 (0.32)	0.12 (0.34)	0.23 (0.43)	0.19 (0.58)	0.90 (0.27)	0.90 (0.27)	0.38 (0.27)
EPCR	0.72 (0.02)	0.40 (0.12)	0.17 (0.29)	0.21 (0.32)	0.29 (0.42)	-0.67 (0.66)	0.19 (0.33)	0.19 (0.33)	0.18 (0.23)
IEP	-0.09 (0.04)	0.02 (0.05)	0.05 (0.09)	ne ^B	ne ^B	0.28 (0.14)	-0.50 (0.36)	-0.51 (0.26)	-0.11 (0.11)
IPCR	-0.09 (0.04)	0.02 (0.06)	0.51 (0.01)	0.14 (0.10)	0.99 (0.01)	-0.47 (0.18)	-0.78 (0.35)	-0.40 (0.16)	-0.26 (0.19)
IPSR	-0.07 (0.04)	0.05 (0.05)	0.59 (0.01)	0.96 (0.00)	0.11 (0.09)	-0.74 (0.24)	-0.72 (0.50)	-0.34 (0.17)	-0.19 (0.21)
SXC	0.31 (0.03)	0.12 (0.04)	0.35 (0.01)	-0.03 (0.02)	-0.04 (0.02)	0.01 (0.08)	0.44 (0.68)	0.45 (0.18)	0.06 (0.08)
P1P	0.36 (0.03)	0.18 (0.04)	-0.11 (0.04)	-0.05 (0.04)	-0.05 (0.04)	0.25 (0.03)	0.10 (0.06)	0.98 (0.01)	0.34 (0.30)
PP	0.36 (0.03)	0.18 (0.04)	0.03 (0.02)	-0.07 (0.02)	-0.07 (0.02)	0.15 (0.02)	0.96 (0.01)	0.19 (0.05)	0.15 (0.13)
PL305	0.18 (0.04)	0.05 (0.05)	0.10 (0.02)	0.07 (0.02)	0.07 (0.02)	0.08 (0.02)	0.19 (0.03)	0.29 (0.02)	0.27 (0.10)

Edad al primer parto (EPP), Edad al primer calor registrado (EPCR), Intervalo entre partos (IEP), Intervalo parto-calor registrado (IPCR), Intervalo parto-servicio registrado (IPSR), Servicios por concepción (SXC), Peso al primer parto (P1P), Peso al parto (PP) y Producción de leche a 305 días (PL305)

^A Heredabilidades en la diagonal (del análisis univariado), correlaciones genéticas arriba y correlaciones fenotípicas abajo de la diagonal, respectivamente (ee).

^B No estimable.