



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD XOCHIMILCO
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
POSGRADO EN CIENCIAS AGROPECUARIA
NIVEL MAESTRIA

**EFFECTO DEL AMBIENTE DE HATO EN LA ESTRUCTURA DE
COVARIACIÓN GENÉTICA ENTRE PRODUCCIÓN DE LECHE, PESO
CORPORAL Y EDAD AL PRIMER PARTO EN GANADO HOLSTEIN**

Comunicación Idónea de Resultados de Investigación

que para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS

presenta

M.V.Z. RICARDO RUIZ SÁNCHEZ

COMITÉ TUTORAL:

Dr. HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ

Dr. FAUSTO SÁNCHEZ Y GARCÍA FIGUEROA

M. en C. HILDA M. A. CASTRO GÁMEZ

Mayo 14 de 2004

CONTENIDO

	Página
Índice de Cuadros	i
Resumen	ii
Abstract	iii
Prefacio	1
Introducción	3
Material y métodos	5
Resultados	11
Discusión	13
Conclusiones	20
Corolario	22
Agradecimientos	23
Literatura citada	24

Índice de Cuadros

	Pagina
Cuadro 1. ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA EN LAS VARIABLES DE ESTUDIO EN EL GRUPO COMPLETO DE DATOS.	
5	
Cuadro 2. MEDIAS Y DESVIACIONES ESTÁNDAR (DE) DE HATO DE LAS VARIABLES EN ESTUDIO EN EL GRUPO COMPLETO DE DATOS. ...	6
Cuadro 3. ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS VARIABLES EN ESTUDIO EN AMBIENTES DE BAJO Y ALTO NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO.	7
Cuadro 4. NÚMERO DE REGISTROS POR TORO, NÚMERO DE HATOS, Y NÚMERO DE HATO-AÑO-ESTACIÓN DE PARTO EN EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y EN LAS CLASES DE AMBIENTE BAJO Y ALTO..	7
Cuadro 5. HEREDABILIDADES Y CORRELACIONES GENÉTICAS Y FENOTÍPICAS CON PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO DE LA EDAD Y EL PESO AL PRIMER PARTO DE VAQUILLAS HOLSTEIN PARA EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y PARA LAS CLASES DE AMBIENTE DE HATO BAJO Y ALTO.	11
Cuadro 6. RESPUESTAS CORRELACIONADAS ESPERADAS PARA EDAD AL PRIMER PARTO (EP)Y PESO AL PRIMER PARTO (PP) COMO RESULTADO DE 1000 KG DE GANANCIA GENÉTICA PARA PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO (LE) PARA EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y PARA LAS CLASES DE AMBIENTE DE HATO BAJO Y ALTO.	13

Resumen

Este estudio evaluó el efecto del ambiente de hato en las relaciones genéticas y fenotípicas de la producción de leche (LE) en la edad (EP) y en el peso al primer parto (PP) en vacas Holstein primíparas. Los datos analizados fueron 248230 registros de vacas paridas de 1987 a 1994, hijas de 588 sementales en 3042 hatos. Los hatos fueron clasificados en clases de ambiente alto y bajo. Los parámetros genéticos fueron estimados usando modelos lineales mixtos bivariados, con el paquete de algoritmos de máxima verosimilitud restringida libre de derivadas (MTDFREML). La heredabilidad para EP y PP fue 0.33 ± 0.01 y 0.07 ± 0.01 en los hatos de ambiente alto y 0.20 ± 0.01 y 0.07 ± 0.01 en los hatos de ambiente bajo, respectivamente. Las correlaciones genéticas entre LE y EP fueron -0.52 ± 0.02 y -0.31 ± 0.03 en las clases de ambiente alta y baja; mientras que entre LE y PP en ambas clases fue similar (-0.19 ± 0.01 y -0.21 ± 0.06 , respectivamente). Las respuestas correlacionadas esperadas estimadas como resultado de 1000 kg de ganancia genética en LE para las clases de ambiente de hato alto y bajo fueron de -22.1 y -19.3 días para EP y para PP de -0.81 y -0.41 kg, respectivamente. Diferentes valores de heredabilidad así como cambios en la correlación genética entre LE y indican interacción genotipo x ambiente. Seleccionar para producción de leche producirá una reducción de la EP, pero la respuesta correlacionada cambia entre ambientes.

Palabras Clave: Ganado Lechero; Primera Lactación; Interacción Genotipo por Ambiente; Edad al primer Parto; Peso al primer Parto; Parámetros Genéticos; Producción de Leche

Abstract

This study evaluated the effect of herd environment on the genetic and phenotypic relationships of milk yield (MEM) on age (AFC) and body weight at first calving (BW) in primiparous Holstein cows. Data analyzed were 248230 first parity records of Holstein cows calving from 1987 to 1994, daughters of 588 sires in 3042 herds in the US. Herds were classified into low and high environment classes. Genetic parameters were estimated with bivariate linear mixed models using the multiple trait derivative free software (MTDFREML). Heritability for AFC and BW were 0.33 ± 0.01 and 0.07 ± 0.01 in high environment herds and 0.20 ± 0.01 and 0.07 ± 0.01 in low environment herds respectively. Genetic correlations between MEM and AFC were -0.52 ± 0.02 and -0.31 ± 0.03 in high and low environment classes, whereas between MEM and BW in both classes were similar (-0.19 ± 0.06 and -0.21 ± 0.06 , respectively). Correlated responses estimated a result of 1000 kg of genetic gain in MEM, for high and low herd environment classes were -22.1 and -19.3 days for AFC and -0.81 and -0.41 kg BW, respectively. BW information, as provided by AIPL (USDA) is inaccurate. Hence, results related to this trait are not conclusive. Different values of heritability for AFC, as well as changes in the genetic correlation between MEM and AFC across environments, indicated genotypic by environment interaction. Thus selection for MEM convey with reduced AFC, but expected correlated response changes across environments.

Keywords: Cattle; First Lactation; Genotype by environment interaction; Age at first calving; BW at first calving; Genetic parameters; Milk yield

PREFACIO

La producción de vaquillas de reemplazo, representa del 15 al 20 por ciento de los costos totales en una empresa lechera, 70 a 80 % de los cuales están relacionados con la alimentación. Por esa razón las diversas estrategias encaminadas a reducir la edad a primer parto, sin afectar el peso promedio al primer parto, son relevantes y dignas de consideración.

Algunas investigaciones realizadas en los Estados Unidos de América sugieren que, sin afectar significativamente el rendimiento productivo, es posible reducir la edad al primer parto hasta los 21 meses con un peso vivo de 623 kilogramos, obteniendo con ello un retorno económico neto por alimentación de 124 dólares por animal. Estos estudios mostraron que con edades al primer parto de 24 y 27 meses, con pesos de 629 y 632 kg, el retorno económico fue de 53 y -74 dólares, respectivamente.

Las interacciones genotipo por ambiente pueden afectar la eficiencia de los programas de selección reduciendo la respuesta en las características productivas cuando el ambiente de los animales destinados a la producción es diferente al de donde se desempeñan los animales seleccionados. Estas interacciones provocan una variación adicional debida a los efectos conjuntos del genotipo y el ambiente no predecibles de sus efectos promedio separados. Reconocer su posible existencia para las diversas características de interés zootécnico es importante para maximizar el uso de la mejor combinación de genotipo y ambiente que permita una producción animal más eficiente.

El efecto de las interacciones mencionadas se da como resultado de la falta de adaptación homogénea de genotipos particulares a condiciones ambientales diversas. Ello puede reducir el rendimiento económico cuando las condiciones ambientales en que se seleccionan los animales son diferentes de aquéllas de la población comercial donde serán utilizados. Esta clase de interacción puede involucrar cambios en el orden de los genotipos entre ambientes o cambios relativos en la magnitud de las diferencias fenotípicas entre los genotipos entre ambientes sin cambios en el orden. En este mismo sentido, la interacción de semental y hato ocurre cuando las diferencias entre los grupos de progenie de los sementales no son las mismas en ambientes diferentes y representa, por esa razón, una de las manifestaciones de la interacción genotipo por ambiente.

La edad y el peso al primer parto son variables secundarias que afectan la producción de leche de las vacas y la productividad global del hato, pero aún cuando sus asociaciones genéticas y fenotípicas con la producción de leche ya han sido estudiadas, no se ha prestado atención a lo que ocurre con estas asociaciones en ambientes diferentes.

En este estudio, enviado para publicación a la Revista *Veterinaria México*, se evaluó el efecto del ambiente de hato en las relaciones genéticas y fenotípicas de la producción de leche ajustada a equivalente maduro con la edad y el peso al primer parto en vacas Holstein, en dos clases de ambiente de hato, una que se podría llamar favorable, por su alta producción, y otra adversa, de baja producción.

1. Introducción

En las vacas lecheras el primer parto señala el inicio de su vida productiva porque al parir comienza la lactancia y por tanto, la producción de leche (Ojango y Pollot, 2001), la vida productiva de una vaca o vida de hato ha sido definida como la verdadera vida de hato o como el periodo entre el primer parto y el desecho (Ducroq, 1994; Dürr et al., 1999). Las vaquillas de reemplazo Holstein idealmente, paren e iniciar su producción entre los 22 y 24 meses de edad, con un peso corporal al parto (PP) entre 520 y 550 kg lo que permite minimizar las distocias y mostrar una adecuada producción de leche en su primera lactancia (Hoffman y Funk, 1992; Hoffman, 1997). El tamaño corporal de vaquillas de reemplazo es caracterizado generalmente como el peso corporal vivo (Clark y Touchberry, 1962). Además la edad y el peso al primer parto son variables que influyen en la producción de leche de las vacas y la productividad global del hato.

Una práctica común en México como en otros países en desarrollo es la introducción de semen de toros de razas lecheras importado de países desarrollados. Normalmente las producciones son menores a las obtenidas en el país de origen, porque no se considera la presencia de interacción Genotipo por Ambiente (GxA) originada por condiciones de producción diferentes en clima y en nivel de tecnología empleada para la producción. La interacción de semental y hato ocurre cuando las diferencias entre los grupos de progenie no son las mismas en ambientes diferentes (Stanton et al., 1991; Cienfuegos-Rivas et al., 1999).

La elección del semen debe por tanto considerar no solo la diferencia predicha en leche (HTP por sus siglas en ingles) indicada en el catálogo sino también la

posibilidad de que un ambiente desfavorable reduzca los resultados esperados. Por ello en este documento se revisa la relación entre la edad y el peso al primer parto con la producción láctea ajustada a equivalente maduro y los conocimientos actuales sobre el fenómeno de la interacción GxA, para plantear el estudio de la covariación genética de estas variables en dos ambientes un ambiente favorable y en otro desfavorable.

2. Material y métodos

Datos

Los datos para este estudio fueron proporcionados por el *Animal Improvement Program Laboratory* (AIPL) del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA). Solamente se incluyeron los hatos que tuvieron registrada en cada clase año-hato entre 50 y 500 registros. Sólo se usaron los registros de primera lactación con edad al primer parto (EP) entre 18 y 36 meses, PV al primer parto (PP) y producción de leche ajustada a equivalente maduro (LE). Los datos fueron también restringidos a toros con al menos 50 registros de hijas de primer parto. La edición de los datos es similar a la reportada por Castillo-Juarez et al. (2000) y puede verse en detalle en Castillo-Juarez (1998).

Un total de 248,230 registros de vacas primíparas paridas entre enero de 1987 y diciembre de 1994 permanecieron después de ser editados, representando a 588 toros en 3042 hatos del noreste de los Estados Unidos. Las medias y desviaciones estándar de las variables consideradas en este estudio se muestran en el Cuadro 1.

Variable	Media	Desviación estándar	No. de registros
Leche ajustada a equivalente maduro (kg)	9916	1944	248 230
Edad al primer parto (días)	821	100	248 230
Peso corporal al primer parto (kg)	570.3	22.6	246 719

Clasificación de hatos

Los hatos fueron clasificados en dos clases con base en una combinación de la media y la desviación estándar de hato para LE como ha sido descrito por Castillo-Juárez et al. (2000) y Castillo-Juárez et al. (2002). Para generar dos clases de ambiente extremos con aproximadamente 25 % de los hatos por clase, se incluyeron los hatos cuya media y desviación estándar para LE pertenecían al 40% superior para la clase alta (media ≥ 9864 kg y desviación estándar ≥ 1621 kg) y al 40% inferior para la clase baja (media ≤ 9307 kg desviación estándar ≤ 1479 kg).

Las medias y desviaciones estándar para las variables seleccionadas en el grupo completo de datos se muestran en el Cuadro 2. Las medias y desviaciones estándar para cada característica en las clases de ambiente alto y bajo definidas por el criterio de clasificación se presentan en el Cuadro 3. El número de registros por toro, número de hatos y número de clases de hato-año-estación de parto para todos los datos y para los dos grupos de datos que incluyen las clases de ambiente alto y bajo se observan en el Cuadro 4.

Cuadro 2 MEDIAS Y DESVIACIONES ESTÁNDAR (DE) DE HATO, DE LAS VARIABLES EN ESTUDIO EN EL GRUPO COMPLETO DE DATOS ¹		
Variable	Media	DE
Media de hato para leche ajustada a equivalente maduro (kg)	9586	1159
Desviación estándar de hato para leche ajustada a equivalente maduro (kg)	1550	294
¹ Número de hatos = 13042		

Cuadro 3 ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS VARIABLES EN ESTUDIO EN AMBIENTES DE BAJO Y ALTO NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO ¹						
Variable	Hatos de nivel bajo			Hatos de nivel alto		
	Media	DE	No. de registros	Media	DE	No. de registros
Leche ajustada a equivalente maduro (kg)	8450	1448	41 355	10 821	1946	87 090
Edad al primer parto (días)	867	106	41 355	793	88	87 090
Peso corporal al primer parto (kg)	549.5	22.3	40 709	582.1	22.2	86 887

¹Producción de leche ajustada a equivalente maduro (LE) media de hato ≥ 9307 kg y LE desviación estándar de hato ≥ 1479 kg o con LE media de hato ≤ 9864 kg y LE desviación estándar de hato ≤ 1621 kg fueron asignados en clase de ambiente de nivel bajo y alto, respectivamente.

Cuadro 4 NÚMERO DE REGISTROS POR TORO ¹ , NÚMERO DE HATOS ² , Y NÚMERO DE HATO-AÑO-ESTACIÓN DE PARTO EN EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y EN LAS CLASES DE AMBIENTE BAJO Y ALTO					
Grupo de datos	Registros por toro		Número de		
	Media	DE	Hatos	HAE ³	Registros
Completo	422.2	722.4	3042	63 416	248 230
Ambiente Bajo	70.3	125.0	766	14 158	41 355
Ambiente Alto	148.1	253.5	759	17 793	87 090

¹Número de toros = 588
² Hatos clasificados por media y desviación estándar de LE
³ HAE = hato-año-estación de parto

Modelo y Análisis

El modelo usado para estimar los componentes de covariación fue un modelo de semental lineal mixto bivariado. Se analizaron subgrupos de dos características a la vez. Las características estudiadas fueron LE, EP y PP, en notación matricial el modelo puede ser escrito como:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{X} es una matriz de incidencia conocida conteniendo los efectos fijos de hatografía-año-estación de parto, $\boldsymbol{\beta}$ es el vector desconocido de efectos fijos de hatografía-año-estación de parto, \mathbf{Z} es una matriz de incidencia que asocia los efectos del semental al vector de observaciones \mathbf{Y} , \mathbf{u} es el vector de efectos aleatorios desconocidos del semental y \mathbf{e} es el vector de efectos residuales aleatorios. Asumiendo normalidad se tiene:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{Y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{Z}\mathbf{G} & \mathbf{R} \\ \mathbf{G}\mathbf{Z}' & \mathbf{G} & 0 \\ \mathbf{R} & 0 & \mathbf{R} \end{bmatrix} \right)$$

Donde $\mathbf{V} = \text{var}(\mathbf{Y}) = \mathbf{Z}\mathbf{G}\mathbf{Z}' + \mathbf{R}$; $\mathbf{G} = \text{var}(\mathbf{u})$, la matriz de (co) varianza genética, $\mathbf{R} = \text{var}(\mathbf{e})$ la matriz de (co) varianza residual.

Si definimos \mathbf{G}_0 como la matriz simétrica que contiene las varianzas de $(\sigma_{u_{ij}}^2)$ y las covarianzas $(\sigma_{u_{ij}})$ entre los efectos de semental para las dos características, entonces

$$\text{Var} = \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{u_{11}}^2 & \sigma_{u_{12}} \\ \sigma_{u_{21}} & \sigma_{u_{22}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A} = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A} = \mathbf{G}$$

Donde: u_j es el vector de los efectos de semental para la característica j , mientras que \otimes es el producto de Kronecker.

El mismo modelo de semental lineal bivariado se utilizó para estimar las correlaciones genéticas entre la misma característica en las dos clases de ambiente de hato, pero ahora u_j representa el vector de efectos de semental para la misma característica en la j -ésima clase de ambiente.

La matriz \mathbf{A} contiene las relaciones genéticas aditivas entre sementales, padres de sementales y abuelas maternas de sementales. Por lo tanto, 588 sementales estuvieron presentes en los datos pero el número efectivo de sementales (tamaño de la matriz \mathbf{A}) incluidos en este pedigrí fue de 717.

El modelo de semental se empleó para analizar los siguientes grupos de datos: **a)** el grupo completo de datos, **b)** clase de ambiente de baja producción, **c)** clase de ambiente de alta producción y **d)** clases de ambiente de baja y alta producción juntos.

El grupo completo de datos (a) se usó para estimar la estructura de covariación genética en toda la población, los grupos de datos (b) y (c) se emplearon para estimar la estructura de covariación genética dentro de cada clase de ambiente y para estimar la estructura de covariación genética del grupo de datos (d) se requirió interpretar la prueba de razón de verosimilitud (LRT por sus siglas en inglés-likelihood ratio test-) (Shaw, 1991) para comparar un modelo con cuatro covarianzas contra un modelo con ocho covarianzas, cuatro por cada clase de ambiente.

Se realizaron los análisis para obtener estimadores univariados para (co)varianzas genéticas y residuales utilizando el algoritmo libre de derivada para características múltiples en un enfoque de máxima verosimilitud restringida REML (por sus siglas en

inglés) implementado por Boldman et al.(1995) con el programa MTDFREML. Estos estimadores se usaron como valores iniciales a priori en el análisis bivariado.

El criterio de convergencia fue logrado cuando la varianza de valores simples fue $\leq 10^{-9}$. Se asumió que el máximo global fue obtenido en dos reinicios, usando valores de convergencia previos iguales como valores iniciales, cuando produjeron convergencia sin cambios en los primeros tres decimales del valor de F (Boldman et al.,1995). Las heredabilidades para las características i fueron estimadas como:

$$\hat{h}_i^2 = 4\sigma_{u_i}^2 / (\sigma_{u_i}^2 + \sigma_{e_i}^2)$$

Donde $\sigma_{u_i}^2$ es la varianza genética aditiva del macho para la característica i y $\sigma_{e_i}^2$ es la varianza residual para la característica i .

Con la varianza genética $\sigma_{g_{ii}}^2 = 4\sigma_{u_i}^2$ y la (co)varianza genética $\sigma_{g_{ij}} = 4\sigma_{u_{ij}}$, las correlaciones genéticas entre las características i y j fueron estimadas como:

$$\hat{r}_{g_{ij}} = \sigma_{g_{ij}} / (\sigma_{g_{ii}} \cdot \sigma_{g_{jj}})$$

La respuesta correlacionada a la selección se estimó como la regresión del valor reproductivo de la característica i sobre el valor reproductivo de la característica j .

$$RC = \hat{\beta}_{bv_i, bv_j} = \hat{r}_{g_{ij}} \left(\frac{\sigma_{g_{ii}}}{\sigma_{g_{jj}}} \right)$$

Comparación de la estructura de covarianzas genéticas

Se consideraron dos procedimientos para comparar la estructura de (co)varianzas genéticas y por ende, las heredabilidades y correlaciones genéticas

entre las características en estudio en los ambientes de alta y baja producción. Primero la LRT para comparar las dos matrices \mathbf{G}_o de las clases de ambientes bajo y alto (Shaw, 1991). Esta prueba es una aproximación porque, aunque las dos clases son ambientalmente independientes, comparten genes (mismos sementales) y la suposición de independencia completa no se cumple totalmente. Una prueba de significancia implica que a) dos modelos separados describen la variación genética mejor que un modelo único (ejemplo: existen dos diferentes matrices \mathbf{G}_o) y que b) existe interacción genotipo x ambiente. Segundo, se calcularon los errores estándar de las heredabilidades y correlaciones genéticas (Robertson, 1959; Swiger et al., 1964) y se usaron para evaluar las diferencias entre los parámetros en las clases de ambiente de alta y baja producción.

3. Resultados

Las heredabilidades y correlaciones genéticas y fenotípicas estimadas en el grupo completo de datos se muestran en el Cuadro 5. La heredabilidad de EP fue alta mientras que la heredabilidad del PP fue muy baja. Las correlaciones genéticas de estas variables con LE fueron negativas.

Cuadro 5						
HEREDABILIDADES Y CORRELACIONES GENÉTICAS Y FENOTÍPICAS CON PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO DE LA EDAD Y EL PESO AL PRIMER PARTO DE VAQUILLAS HOLSTEIN PARA EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y PARA LAS CLASES DE AMBIENTE DE HATO BAJO Y ALTO						
	Edad al primer parto			Peso al primer parto		
	Todos	Bajo	Alto	Todos	Bajo	Alto
Heredabilidad	0.474 (0.016)	0.195 (0.009)	0.329 (0.012)	0.092 (0.004)	0.073 (0.003)	0.073 (0.001)
Correlación Genética	-0.443 (0.019)	-0.309 (0.028)	-0.523 (0.019)	-0.234 (0.025)	-0.212 (0.057)	-0.187 (0.055)
Correlación Fenotípica	-0.111	-0.056	-0.130	0.060	0.095	0.050
Errores estándar aproximados entre paréntesis						

Las heredabilidades y las correlaciones genéticas y fenotípicas estimadas de acuerdo con la clase de hato (ambiente alto y bajo) se presentan también en el Cuadro 5. Las heredabilidades estimadas de EP en las clases de ambiente alto y bajo fueron diferentes ($p < 0.01$) y más bajas que las observadas en el grupo completo de datos. No hubo diferencias en las heredabilidades estimadas para PP entre los diferentes ambientes. Las correlaciones genéticas entre EP y LE fueron -0.523 y -0.309 para las clases de hato alto y bajo, respectivamente, y fueron estadísticamente diferentes ($P < 0.01$). Por otro lado, las correlaciones genéticas entre PP y LE fueron negativas y similares en ambas clases de ambiente de hato (-0.187 y -0.212, para alto y bajo respectivamente).

La respuesta correlacionada de EP y PP para el grupo completo de datos y para cada clase de ambiente de alta y baja producción cuando se selecciona para LE se muestra en el Cuadro 6. La diferencia fenotípica promedio en EP y PP entre las dos clases de ambiente de hato fue de 74 días y 32.6 kg respectivamente (Cuadro 2). Como resultado de la respuesta correlacionada asociada con una ganancia genética de 1000 kg en LE, la respuesta correlacionada esperada estimada para EP fue de -22.1 días en la clase de ambiente alto y de -19.3 días en la clase de ambiente bajo mientras que, para PP fue solamente de -0.81y -0.41 kg, respectivamente (Cuadro 6).

<p align="center">Cuadro 6 RESPUESTAS CORRELACIONADAS ESPERADAS PARA EDAD AL PRIMER PARTO (EP) Y PESO AL PRIMER PARTO (PP) COMO RESULTADO DE 1000 KG DE GANANCIA GENÉTICA PARA PRODUCCIÓN DE LECHE AJUSTADA A EQUIVALENTE MADURO (LE) PARA EL GRUPO COMPLETO DE DATOS Y PARA LAS CLASES DE AMBIENTE DE HATO BAJO Y ALTO</p>				
Grupo de datos	EP	Bajo/Alto	PP	Bajo/Alto
Completo	-28.505		-0.675	
Ambiente Bajo	-19.284		-0.409	
		0.874		0.508
Ambiente Alto	-22.069		-0.805	

Bajo/Alto representa la tasa de respuestas esperadas en las clases de ambiente de hato bajo y alto

4. Discusión

En nuestro estudio evaluamos el efecto ambiental de hato en las interacciones genéticas y fenotípicas entre producción de leche y edad al parto y entre producción de leche y peso al parto en vacas Holstein primíparas. La heredabilidad (h^2) estimada para EP fue mayor para el grupo completo de datos que la estimada en los ambientes alto y bajo. La heredabilidad de PP fue baja (menor de 0.10) y similar tanto en el grupo completo de datos como en las dos clases de ambiente. Las correlaciones genéticas de LE con EP y PP fueron negativas. También encontramos evidencia de interacción genotipo x ambiente en EP.

La EP es una característica influenciada por las prácticas de manejo. Cuando el parto es dirigido para que ocurra en estaciones o momentos específicos, se espera una menor variación de la EP. Los valores de h^2 estimados en ambas clases de ambiente y en el grupo completo de datos son comparables a los reportados en algunos estudios (0.38) (Ojango y Pollot, 2001), (0.019) (Van Raden y Klaaskate, 1993), (0.16) (Moore et al., 1992), (0.32) (Zwald et al., 2003), (0.22) (Allaire y Lin, 1980). Sin embargo, otros estudios reportan valores de heredabilidad inferiores a 0.10. (Moore et al., 1990; Moore et al., 1991; Ahlborn y Dempfle, 1992; Mäntysaari et al., 2002).

Este amplio rango puede deberse, además de a diferencias entre poblaciones, a diferencias en los modelos y las técnicas estadísticas utilizadas (modelo animal, modelo semental, BLUP, mínimos cuadrados, REML).

Cuando consideramos cada una de las clases de ambiente de hato, las heredabilidades para EP fueron menores que la heredabilidad estimada en el grupo completo de datos. Estos resultados se explican por un decremento en la varianza de semental (309.4) y un incremento en la varianza ambiental (6046.1) en las clases de ambiente bajo, mientras que en la clase de ambiente alto ambas varianzas decrecen pero la reducción en la varianza de semental (de 685.7 a 405.3) fue mayor que la observada en la varianza ambiental (de 5105.9 a 4527.1). Estos resultados son una evidencia de efecto de escala y por lo tanto de interacción genotipo por ambiente. En nuestra revisión de literatura no encontramos evidencia de interacción genotipo por ambiente para EP como la que ha sido demostrada para otras características como LE, conteo de células somáticas, proteína y grasa en leche. (Castillo-Juarez, 1998; Cienfuegos-Rivas et al., 1999; Lopez-Villalobos, 2001; Castillo-Juarez et al., 2000).

La heredabilidad para PP fue de 0.092 en el grupo completo de datos y fue igualmente baja en ambas clases de ambiente (0.073). No se encontraron diferencias entre clases de ambiente de hato. Estas estimaciones son bajas cuando se comparan con otros estudios donde los valores tienen un rango entre 0.23 y 0.88 (Tveit et al., 1991; Lee et al., 1992; Ahlborn y Dempfle, 1992; Svendsen et al., 1994; Koenen y Veerkamp, 1998; Veerkamp et al., 2000; Berry et al., 2003a; Berry et al., 2003b; Zwald et al., 2003) y de alrededor de 0.33 cuando se usó el perímetro torácico para estimar el PP (Koenen y Groen 1998; Gallo et al., 2001).

Las bajas heredabilidades estimadas para PP en este estudio, pueden ser explicadas por la forma de registro del peso corporal. En algunas granjas podría tratarse del peso real o podría estar estimado a partir del perímetro torácico, pero en muchos casos pueden ser simplemente una suposición o posiblemente la asignación

de un promedio de raza. Además, los pesos no siempre pudieron ser de la primera prueba de lactación y no es posible determinar en qué forma fueron estimados.¹

La heredabilidad del PP estimada con base en un solo hato y con varianza ambiental reducida, puede explicar el valor de 0.48 reportado por Koenen y Groen (1996) usando el modelo animal, Van Arendonk et al. (1991) también con información de un solo hato reportaron una heredabilidad de 0.88. En estudios donde los datos proceden de múltiples hatos, el rango de la heredabilidad reportada es de 0.28 a 0.39 (Hietanen y Ojala, 1995; Parke et al., 1999; Berry et al., 2002), sin embargo, dos estudios de Berry et al. (2003a,b) reportaron la heredabilidad del peso de vacas Holstein a los 5 días postparto entre 0.39 y 0.42 en sesenta y seis hatos.

Las correlaciones fenotípicas entre LE y EP fueron negativas en el grupo completo de datos (-0.111) y también en ambas clases de ambientes de hato, menor en la clase de hato alta (-0.130) que en la clase de hato baja (-0.056), mientras que las correlaciones fenotípicas entre LE y PP fueron significativamente diferentes entre ambientes con un menor valor estimado en la clase de hato alto (0.050) que en la clase de hato bajo (0.095) y cercanas al valor estimado en el grupo completo de datos (0.060).

La correlación fenotípica entre LE y EP en otros estudios ha sido reportada como pequeña y negativa (-0.20) (Ojango y Pollot, 2001) y pequeña y positiva (0.16) (Moore et al., 1991) De acuerdo con los resultados de Ojango y Pollot (2001), las vaquillas que maduran a edades más cortas son mejores productoras de leche. Esto puede estar relacionado con el hecho de que la pubertad se logra al llegar a

¹ Van Raden, 2003 comunicación personal USDA, AIPL Center. USA. paul@aipl.arsusda.gov.

determinado PV. Las vaquillas con alto potencial genético de crecimiento o en sistemas con mejor manejo nutricional, alcanzan la pubertad antes y son apareadas o servidas más rápidamente y por tanto, paren a edades menores.

Las correlaciones obtenidas en el grupo completo de datos se encuentran dentro del rango de correlaciones estimadas en ambas clases de ambiente. Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre LE y EP y entre LE y PP fueron negativas en ambas clases de ambiente.

La correlación genética entre EP y LE decreció de -0.443 en el grupo completo de datos a -0.523 en la clase de hatos alta e incrementó a -0.309 en la clase de hatos baja. La correlación genética de LE y PP parece no mostrar variación importante en ambientes diferentes, cambia de -0.234 en el grupo completo de datos a -0.187 en la clase de hatos alta y a -0.212 en la clase de hatos baja.

Estos resultados están de acuerdo con lo señalado por otros autores, que reportan correlaciones genéticas negativas entre LE y EP en vaquillas Holstein que varían desde -0.26 a -0.33 (Moore et al., 1991; Pirlo et al., 2000; Mäntysaari et al., 2002) aunque las correlaciones genéticas y fenotípicas entre EP y producción de leche también han sido reportadas como positivas en vacas neozelandesas (Grosshans et al., 1997), en condiciones donde se practica el pastoreo y se programa la estación de cría. Hodel et al. (1995) encontraron que entre las vacas de primera lactación, aquellas que paren después de 32 meses de edad tienen menor fertilidad en comparación con las que paren antes. Por otra parte, los animales que paren muy jóvenes (<22 meses) tienen consecuencias negativas como dificultad al parto, que pueden ser explicados por ganancias de peso altas antes de la pubertad o por bajo peso al parto (Thompson et al., 1983; Sejrsen et al., 2000), problemas

reproductivos por un anestro posparto prolongado (Hansen et al., 1983; Studer, 1998), fiebre de leche o mastitis (Erb et al., 1985) y en general, por una pobre condición corporal (Raffrenato et al., 2003).

Los sistemas de predicción del valor de cría para características de producción incluyen, por lo general, la EP en el modelo de evaluación. Esto puede hacerse porque la correlación genética entre la edad al parto y la producción de leche es baja, ya que de otro modo el efecto de la edad podría remover la variación genética de las características de producción (Mäntysaari et al., 2002).

Las correlaciones fenotípicas y ambientales entre PP y LE fueron ligeramente positivas (Cuadro 5). En varios estudios previos, la correlación fenotípica estimada entre ganancia de peso pre y pospuberal y la producción láctea ha sido positiva (Lin et al., 1987; Koenen y Groen, 1996; Koenen y Groen, 1998). Sin embargo, en un estudio (Lee et al., 1992) con vaquillas Holstein no se encontró una correlación fenotípica significativa entre ganancia de peso prepuberal y la producción de leche.

Debido a la alta correlación entre el perímetro torácico y el PV y a la facilidad para medir el primero, los programas dirigidos a incrementar la eficiencia económica del ganado lechero podrían considerar al perímetro torácico como una característica de aproximación al PV (Gallo et al., 2001).

Las vacas con alta calificación para tipo lechero tienen usualmente grandes dimensiones corporales, pero la relación entre tipo lechero y PV es menos clara porque las vacas con mayor calificación para tipo lechero son también por lo general delgadas. Las vacas con mayor tipo lechero parecen tener calificaciones ligeramente bajas de robustez y suelen ser menos musculosas.

Las diferentes heredabilidades estimadas para EP y los cambios en la correlación genética entre LE y EP en las dos clases de ambiente de hato, indican la existencia de interacción genotipo por ambiente. Los componentes de covariación para LE en los ambientes de alta y baja oportunidad, muestran que la varianza residual y de semental fue menor en la clase de ambiente bajo que en la clase de ambiente alto. Este comportamiento de la varianza ha sido observado en diversas situaciones en EUA y América Latina (Cienfuegos-Rivas et al., 1999; Castillo et al., 2000; Costa et al., 2000).

Otros estudios sugieren que la varianza genética se incrementa cuando aumentan los niveles de producción en el hato (Veerkamp y Goddard, 1998); ello implicaría que la varianza genética para producción de leche es mayor en sistemas con alto nivel de tecnificación (Berry et al., 2003b), como se observó en los hatos de clase alta.

No existe forma de superar los efectos de confusión entre ambientes y solamente un análisis que contemple los diferentes parámetros ambientales podría ayudar a identificar las diferencias verdaderas entre los ambientes de hato. El efecto de una simple variable ambiental en la expresión de un genotipo puede no ser consecuencia de la variable ambiental por sí sola, ya que puede contener otras variables ambientales asociadas, tales como diferencias en la edad al parto, prácticas de manejo, así como factores climáticos (Berry et al., 2003a).

El incremento observado en la varianza genética en nuestro estudio para EP es importante para los criadores dado que existe una gran probabilidad de que los animales provenientes de hatos con una gran varianza genética sean más fácilmente seleccionados y que su valor genético aditivo estimado sea sobrevaluado.

Las respuestas correlacionadas de EP en LE en ambas clase de ambiente de hato fueron menores a la esperada en el grupo completo de datos (22.5 y 32.3%, respectivamente). Usando datos de un gran hato comercial de ganado Jersey en Kenya, que podría en alguna medida representar un ambiente restrictivo, las tendencias genéticas fueron de una disminución anual de 0.5 días para EP (Musani y Mayer, 1997). Las respuestas de PP en LE en la primera lactancia han sido reportadas como positivas (Clark y Touchberry 1962; Fisher et al., 1983; Keown y Everett, 1986; Lin et al., 1988; Musani y Mayer, 1997) y son contrarias a los resultados de signo negativo aquí estimados. Una disminución en el peso vivo cuando se selecciona por LE supone una condición ideal de eficiencia, sin embargo nuestros resultados deben tomarse con precaución y no hacer inferencias con los mismos debido a la incertidumbre que genera la falta de uniformidad, mencionada anteriormente, en el registro del peso vivo.

Los efectos de la EP y PP son difíciles de separar porque están altamente correlacionados, sin embargo, nuestros valores están de acuerdo con el rango estimado en otros estudios (Wickersham y Schultz, 1963; Bettenay, 1985) con EP entre 21 y 33 meses, donde se reporta una disminución de la producción de leche (en aproximadamente un 15%) entre los extremos de EP y donde el PP fue entre 91 y 100 kg menor en las que parieron más jóvenes. Los efectos del PP en los mismos estudios pudieron haber sido más importantes que los efectos de la EP, sin embargo, los estudios relacionados con comportamiento reproductivo y PP no consideran las relaciones genéticas porque las vacas son deliberadamente alimentadas para ganar cierto PV o con diferentes niveles de nutrientes (Keown y Everett, 1986; Van

Amburgh et al.,1998) por lo que se puede considerar que los efectos observados en estos estudios son fundamentalmente ambientales.

5. Conclusiones

Las diferencias observadas en los estimadores de heredabilidad para EP y para la asociación genética entre EP y LE, entre las clases de ambiente de hato, indican la existencia de interacción genotipo por ambiente. De acuerdo con nuestros resultados, las vaquillas que maduran a una edad temprana son mejores productoras de leche. Además, la selección para LE podría reducir la EP y por tanto los costos de producción de las vaquillas de reemplazo. Nuestros resultados indican que la favorable respuesta correlacionada para EP podría ser menor en la clase de ambiente de hato bajo.

Los resultados en PP en el grupo completo de datos y en ambas clases de ambiente de hato fueron inesperados y deben ser considerados con precaución, debido a la imprecisión del registro de los pesos.

La baja heredabilidad de PP y su correlación genética negativa con LE encontrados en este estudio podrían considerarse como favorables, sin embargo, estos resultados no están de acuerdo con reportes previos. Normalmente se asume que la selección para alta producción de leche llevará a un potencial de crecimiento genético más alto. Se recomienda que para estudios futuros se debe contar con información de PV cuya medición sea obtenida de manera estándar y uniforme.

Muy probablemente las diferencias observadas entre las clases de ambiente de hato de alta y baja producción, como se definieron en este estudio, sea el nivel de manejo. Estos resultados indican que, a través de un manejo superior como se da en la clase de ambiente de alta producción, la disparidad genética entre las variables de

estudio y la producción de leche se reduce pero no se elimina. Nuestros resultados también indican que, si la selección es para LE, las respuestas correlacionadas para EP dependen del nivel de producción es decir de la clase de ambiente de hato

Se sugiere que la selección de toros considere la habilidad de transmisión predicha (HTP) en general, pero también su HTP en ambientes desfavorables.

COROLARIO

El presente estudio, hasta donde fue posible investigar, representa la primera contribución en relación con el efecto del ambiente de hato sobre las relaciones genética y fenotípica existentes entre producción de leche y edad y peso al primer parto.

Nuestros resultados no permiten demostrar la existencia de interacción genotipo por ambiente para la asociación entre leche y peso al primer parto muy probablemente debido a la imprecisión en el registro de los pesos de la base de datos consultada, que fue proporcionada por el Laboratorio de Mejoramiento Animal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, por lo que se recomienda, para estudios futuros, contar con mediciones del peso confiables y de carácter uniforme.

Por otro lado, en relación con la asociación entre producción de leche y edad al primer parto, los resultados indican la existencia de interacción genotipo por ambiente.

Las diferencias observadas entre las clases de ambiente de hato de alta y baja producción, para las características estudiadas, revelan la importancia del nivel de manejo, ya que a través de un manejo superior, no solamente se consigue mayor producción de leche y una menor edad al parto con pesos similares, sino que las asociaciones genéticas aditivas entre producción y edad al parto se modifican de manera favorable.

Por último, estos resultados refuerzan la importancia de estudiar los fenómenos de interacción genotipo por ambiente en las características de importancia económica en los animales de granja, así como sus implicaciones económicas, ya que ello redundará en una mejor toma de decisiones en los programas de selección.

Agradecimientos

Se agradece al Laboratorio de Mejoramiento Animal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos por haber proporcionado la base de datos, en particular al Dr. Paul Van Raden por sus comentarios en relación con el tipo de registro de peso vivo contenido en la misma. También deseo agradecer al Cornell Theory Center por haber proporcionado el equipo de supercómputo para la edición y análisis de los datos.

Literatura citada

- Ahlborn, G., and L. Dempfle. 1992. Genetic parameters for milk production and body size in New Zealand Holstein-Friesian and Jersey. *Livest. Prod. Sci.* 31:205–219.
- Allaire, F. R., and C. Y. Lin. 1980. Heritability of age at first calving. *J. Dairy Sci.* 63:171–173.
- among parities for somatic cell count. *J. Dairy Sci.* 73:2563.
- Berry, D. P., F. Buckley, P. Dillon, R. D. Evans, M. Rath, and R. F. Veerkamp. 2002. Genetic parameters for level and change of body condition score and body weight in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 85, 2030–2039.
- Berry, D. P., F. Buckley, P. Dillon, R. D. Evans, M. Rath, and R. F. Veerkamp. 2003a. Genetic relationships among body condition score, body weight, milk yield, and fertility in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 86:2193–2204.
- Berry, D. P., F. Buckley, P. Dillon, R. D. Evans, M. Rath, and R. F. Veerkamp. 2003b. Estimation of genotype X environment interactions, in a grass-based system, for milk yield, body condition score, and body weight using random regression models. *Lives. Prod. Sci.* 83:191-203
- Bettenay, R. A. 1985. Effect of growth rate and mating age of dairy heifers on subsequent production over four years. *Aust. J. Exp. Agric.* 25:263–269.
- Boldman, K. G., L. A. Kriese, L. D. Van Vleck, C. P. Van Tassell and S. D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances. USDA, Agric. Res. Service, Beltsville, MD.
- Castillo J. H. 1998. Effect of herd environment on the genetic and phenotypic relationships among milk yield, fertility, and somatic cell score in Holstein cattle. A Dissertation presented to the faculty of the graduate school of Cornell University in partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy.
- Castillo-Juarez H., P. A. Oltenacu, and E. G. Cienfuegos-Rivas 2002. Genetic and phenotypic relationships among milk production and composition traits in primiparous Holstein cows in two different herd environments. *Livest. Prod. Sci.* 78: 223-231.
- Castillo-Juarez, H., P. A. Oltenacu, R. W. Blake, C. E. McCulloch, and E. G. Cienfuegos-Rivas. 2000. 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.* 83:807–814.
- Cienfuegos-Rivas, E. G., P. A. Oltenacu, R.W. Blake, S.J. Schwager, H. Castillo-Juarez, and F.J. Ruiz. 1999. Interaction between milk yield of Holstein cows in Mexico and the United States. *J. Dairy Sci.* 82 (10): 2218-2223.
- Clark, R. D., and R. W. Touchberry. 1962. Effect of body weight and age at calving on milk production in Holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 45:1500-1510.
- Costa, C. N., R. W. Blake, E. J. Pollak, P. A. Oltenacu, R. L. Quaas, and S. R. Searle. 2000. Genetic analysis of Holstein cattle populations in Brazil and the United States. *J. Dairy. Sci.* 83:2963–2974.
- Ducroq, V. 1994. Statistical analysis of length of productive life for dairy cows on the Normandy breed. *J. Dairy Sci.* 77:855-866.

- Dürr, J.W., H.G. Monardes, and R.I. Cue. 1999. Genetic Analysis of Herd Life in Quebec Holsteins Using Weibull Models. *J. Dairy Sci.* 82:2503–2513.
- Erb, H. N., R. D. Smith, P. A. Oltenacu, C. L. Guard, R. B. Hillman, P. A. Powers, M. C. Smith, and M. E. White. 1985. Path model of reproductive disorders and performance, milk fever, mastitis, milk yield, and culling in Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 68:3337–3349.
- Fisher, L, J., J. W. Hall and S. E. Jones. 1983. Weight and age at calving and weight change related to first lactation milk yield . *J. Dairy Sci.* 66:2167-2172.
- Gallo, L., P. Carnier, M. Cassandro, R. Dal Zotto, and G. Bittante. 2001. Test-day genetic analysis of condition score and heart girth in Holstein friesian cows. *J. Dairy Sci.* 84:2321–2326
- Grosshans, T., Z. Z. Xu, L. J. Burton, D. L. Johnson, and K. L. Macmillan. 1997. Performance and genetic parameters for fertility of seasonal dairy cows in New Zealand. *Livest. Prod. Sci.* 51:41–51.
- Hansen, L. B., A. E. Freeman, and P. J. Berger. 1983. Association of heifer fertility with cow fertility and yield in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 66:306–314.
- Hietanen, H., and M. Ojala. 1995. Factors affecting body weight and its association with milk production traits in Finnish Ayrshire and Friesian cows. *Acta Agric. Scand. Sect A. Anim. Sci.* 45:17–25.
- Hodel, F., J. Moll, and N. Kuenzi. 1995. Analysis of fertility in Swiss Simmental cattle—genetic and environmental effects on female fertility. *Livest. Prod. Sci.* 41:95–103.
- Hoffman, P. C. 1997. Optimum body size of Holstein replacement heifers. *J. Anim. Sci.* 75:836-845.
- Hoffman, P. C., N. M. Brehm, S. G. Price and A. Prill-Adams. 1996. Effect of accelerated postpubertal growth and early calving on lactation performance of primiparous Holstein heifer. *J. Dairy Sci.* 79: 2024-2031.
- Hoffman, P.C., and D.A. Funk. 1992. Applied dynamics of dairy replacement growth and management. *J. Dairy Sci.* 75:2504-2516.
- Keown, J. F. and R. W. Everett. 1986. Effect of days carried calf, days dry, and weight of first calf heifers on yield. *J. Dairy Sci.* 69:1891-1898.
- Koenen, E. P. and A. F. Groen. 1996. Genetic Analysis of black and white growth patterns. dairy heifers. *J Dairy Sci* 79:495-501
- Koenen, E. P. and A. F. Groen. 1998. Genetic evaluation of body weight of lactating Holstein heifers using body measurements and conformation traits *J. Dairy Sci.* 81:1709-1713
- Koenen, E. P. C., and R. F. Veerkamp. 1998. Genetic covariance functions for live weight, condition score, and dry-matter intake measured at different lactation stages of Holstein-Friesian heifers. *Livest. Prod. Sci.* 57:67–77.
- Lee, A. J., Boichard D. A., McAllister A. J., Lin C. Y., Nadarajah K., Batra T. R., Roy G. L., and Vesely J. A. 1992. Genetics of growth, feed intake, and milk yield in Holstein cattle. *J Dairy Sci* 75:3145-3154
- Lin, C. Y., A. J. Lee, A. J. McAllister, T. R. Batra, G. L. Roy, J. A. Vesely, J. M. Wauthy and K. A. Winter. 1987. Intercorrelations among milk production traits and body and udder measurement in Holstein heifers. *J. Dairy Sci.* 70:2385-2392.

- Lin, C. Y., A. J. McAllister, T. R. Batra, A. J. Lee, G. L. Roy, J. A. Vesely, J. M. Wauthy, and K. A. Winter. 1988. Effects of early and late breeding of heifers on multiple lactation performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 71:2735–2743.
- Lopez-Villalobos, N., D.J. Garrick and C.W. Holmes. 2001. Effects of importing semen of Holstein, Holstein Friesian and Jersey bulls on the future profitability of an argentine dairy farm. *Arch. Zootec.* 50: 311-322.
- Mäntysaari, P., M. Ojala , E.A. Mäntysaari. 2002. Measures of before and after breeding daily gains of dairy replacement heifers and their relationship with first lactation milk production traits. *Livest. Prod. Sci.*75: 313– 322
- Moore, R. K., B. W. Kennedy, L. R. Schaeffer and J. E. Monday. 1990. Relationships between reproduction traits, age and body weight, and days dry in first lactation Ayrshires and Holsteins. *J. Dairy Sci.* 73:835-842.
- Moore, R. K., B. W. Kennedy, L. R. Schaeffer, and J. E. Moxley. 1991. Relationships between age and body weight at calving and production in first lactation Ayrshires and Holsteins. *J. Dairy Sci.* 74:269–278.
- Moore, R. K., B. W. Kennedy, L. R. Schaeffer, and J. E. Moxley. 1992. Relationships between age and body weight at calving, feed intake, production, days open and selection indexes in Ayrshires and Holsteins. *J. Dairy Sci.* 75:294–306.
- Musani, S. K., and M. Mayer. 1997. Genetic and environmental trends in a large commercial Jersey herd in the Central Rift Valley, Kenya. *Tropical Anim. Health and Prod.* 29 (2): 108-116
- Ojango J.M.K., and G.E. Pollott. 2001.Genetics of milk yield and fertility traits in Holstein-Friesian cattle on large-scale Kenyan farms. *J. Anim Sci.*79:1742–1750.
- Parke, P. Jr., B. W. Kennedy, J. C. M. Dekkers, R. K. Moore and L. Jairath. 1999. Genetic an phenotypic parameter estimates between production, feed intake, feed efficiency, body weight and linear type traits in first lactation Holstein. *Can. J. Anim. Sci.* 425-431
- Pirlo, G., F. Miglior, and M. Speroni. 2000. Effect of age at first calving on production traits and on difference between milk yield returns and rearing costs in Italian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 83:603–608
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15, 469–485.
- Raffrenato, E., R. W. Blake, P. A. Oltenacu, J. Carvalheira, and G. Licitra. 2003. Genotype by environment interaction for yield and somatic cell score with alternative environmental definitions. *J. Dairy Sci.* 86:2470–2479.
- Shaw, R.G. 1991. The comparison of quantitative genetic parameters between populations. *Evolution* 45, 143–151.
- Sejrsen, K., Purup, S., Vestergaard, M., Foldager, J., 2000. High body weight gain and reduced bovine mammary growth: physiological basis and implications for milk yield potential. *Domest. Anim. Endocrinol.* 19, 93–104.
- Stanton, T. L., R. W. Blake, R. L. Quaas, L. D. Van Vleck, and M. J. Carabaño. 1991. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, Mexico, and Puerto Rico. *J. Dairy Sci.* 74:1700–1714.
- Studer, E. 1998. A veterinary perspective of on-farm evaluation of nutrition and reproduction. *J. Dairy Sci.* 81:872–876.

- Svendsen, M., P. Skipenes, and I. L. Mao. 1994. Genetic correlations in the feed conversion complex of primiparous cows at a recommended and a reduced plane of nutrition. *J. Anim. Sci.* 72:1441–1449.
- Swiger, L.A., Harvey, W.R., Everson, D.O., Gregory, K.E.. 1964. The variance of intraclass correlation involving groups with one observation. *Biometrics* 20, 818–826.
- Thompson, J. R., E. J. Pollak, and P. L. Pelissier. 1983. Interrelationships of parturition problems, production of subsequent lactation, reproduction, and age at first calving. *J. Dairy Sci.* 66:1119–1127.
- Tveit, B., M. Svendsen, and K. Hove. 1991. Heritability of hypocalcemia at first parturition in Norwegian cattle: Genetic correlations with yield and weight. *J. Dairy Sci.* 74:3561-3567.
- Van Amburgh, M. E., D.M. Galton, D. E. Bauman, R. W. Everett, D. G. Fox, L. E. Chase, and H. N. Erb. 1998. Effects of three prepubertal body growth rates in Holstein heifers during first lactation performance. *J. Dairy Sci.* 81:527–538.
- Van Arendonk, J. A. M., G. J. Nieuwhof, H. Vos, and S. Korver. 1991. Genetic aspects of feed intake in lactating dairy heifers. *Livest. Prod. Sci.* 29:263–275.
- Van Raden, P. M. and E.J.H. Klaaskate. 1993. Genetic evaluation of length of productive life including predicted longevity of live cows. *J Dairy Sci* 76:2758-2764.
- Veerkamp R. F., J. K. Oldenbroek, H. J. Van Der Gaast, and J. H. J. Van Der Werf. 2000. Genetic correlation between days until start of luteal activity and milk yield, energy balance, and live weights. *J. Dairy Sci.* 83:577–583.
- Veerkamp, R.F., Goddard, M.E., 1998. Covariance functions across herd production levels for test day records on milk, fat, and protein yields. *J. Dairy Sci.* 81, 1690–1701.
- Wickersham, E. W., and L. H. Schultz. 1963. Influence of age at first breeding on growth, reproduction, and production of wellfed Holstein heifers. *J. Dairy Sci.* 46:544–549.
- Zwald, N. R., K. A. Weigel, W. F. Fikse, R. Rekaya. 2003. Identification of factors that cause genotype by environment interaction between herds of Holstein cattle in seventeen countries. *J. Dairy Sci.* 2003: 86: 1009-1018