

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

**ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN
CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y
PRODUCTIVAS PARA LA RAZA
HOLANDO EN URUGUAY**

por

Nicolás FRIONIGARCÍA

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magister en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Animales

Montevideo
Uruguay
Setiembre 2016

Tesis aprobada por el tribunal integrado por -----(vocal), -----(vocal), -----
(vocal) y -----(presidenta) el -- de Setiembre de 2016. Autor: Ing. Agr. Nicolás
Frioni. Director: Prof. Ing. Agr. (Ph. D.) Jorge I. Urioste, co-tutor: Ing. Agr. (Ph. D.)
Ignacio Aguilar.

AGRADECIMIENTOS

Por todo el asesoramiento, apoyo y paciencia durante mi formación a Jorge Urioste, Ignacio Aguilar, Gabriel Rovere, Raúl Ponzoni, Hugo Naya y Maine Fariello.

A la Agencia Nacional de Investigación por promover este proyecto de maestría mediante las becas de Posgrado Nacional (POS_NAC_2013_1_11539).

A mi familia por su incondicionalidad.

A todo el grupo humano del Departamento de Producción Animal y Pasturas, especialmente el grupo disciplinario de Mejoramiento Genético Animal. A todos los Ubis e Instituto Pasteur, merci pour tout!

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	VI
SUMMARY	VII
<u>1. INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 RELEVANCIA DE LA REPRODUCCIÓN	3
1.2 CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE HEMBRAS	4
1.3 CICLO ESTRAL Y CAUSAS DEL DETERIORO EN FERTILIDAD ..	7
1.4 COMPONENTES DE VARIANZA.....	11
1.5 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	15
<u>2 GENETIC PARAMETERS FOR DAYS OPEN AND THEIR CORRELATION WITH MILK, FAT AND PROTEIN YIELDS ACROSS LACTATION IN PASTURE BASED DAIRY PRODUCTION SYSTEMS OF URUGUAY</u>	17
2.1 ABSTRACT	18
2.2 INTRODUCTION	19
2.2 MATERIALS AND METHODS	21
2.2.1 <u>Edition criteria</u>	22
2.2.2 <u>Statistical analysis</u>	23
2.3 RESULTS	25
2.3.1 <u>Descriptive statistics</u>	25
2.3.2 <u>Genetic parameters in the Mdiff approach</u>	26
2.3.3 <u>Genetic parameters from MREP</u>	28
2.4 discussion.....	29
2.4.1 <u>Heritability and repeatability</u>	29
2.4.2 <u>Correlations over lactations and traits</u>	31
2.4.3 <u>Correlation between days open and yield traits</u>	32
2.5 CONCLUSIONS	33

2.6 REFERENCES	34
3 <u>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</u>	38
3.1 PRINCIPALES LOGROS	38
3.2 EFECTO DE LA ESTRUCTURA DE DATOS	39
3.3 MODELOS ALTERNATIVOS.....	41
3.4 LIMITACIONES DE LA CARACTERÍSTICA EN ESTUDIO.....	42
3.5 CONCLUSIONES	45
4. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	46

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estimar parámetros genéticos para días abiertos (DA), producción de leche (L), grasa (G) y proteína (P), en la raza Holando de Uruguay y explorar si DA podría ser modelada como una característica diferente entre lactancias o como una característica con medidas repetidas. La base de datos empleada contenía registros de 500, 412 y 294 mil observaciones de 1^a, 2^a y 3^a lactancia, respectivamente. En un primer enfoque (Mdiff) se estimaron los componentes de varianza asumiendo las características como diferentes entre lactancias. Se analizó DA y una característica de producción (L o G o P) en 1^a, 2^a y 3^a lactancia, resultando en tres modelos 6 variados. En un segundo enfoque (Mrep) las cuatro características DA, L, G y P fueron analizadas en forma conjunta mediante un modelo de repetibilidad multivariado. Mediante Mdiff las correlaciones genéticas aditivas (r_a) entre DA y los rasgos de producción estuvieron entre +0,37 y +0,79. Cuando fueron obtenidas mediante Mrep las r_a entre DA y rasgos de producción tuvieron un rango de +0,44 a +0,55. La r_a de DA entre diferentes lactancias estuvo entre +0,74 y +0,92. La heredabilidad de DA en Mdiff estuvo entre 0,03 y 0,06; mediante Mrep fue de 0,05. Las heredabilidades de L, G y P fueron de 0,23; 0,21 y 0,21; respectivamente. Las repetibilidades obtenidas fueron de 0,09; 0,49, 0,47 y 0,49 para DA, L, G y P, respectivamente. Concluimos que la heredabilidad de DA es baja pero suficiente para ser considerada en programas de selección. Confirmamos una asociación genética aditiva desfavorable entre DA y rasgos de producción para los sistemas de lecheros de Uruguay, evidenciando la importancia de considerar la fertilidad en programas de selección en orden de reducir o evitar un deterioro reproductivo en la reproducción. La r_a de DA entre diferentes lactancias fue alta, sugiriendo que un modelo plausible debería considerar los registros de lactancias como medidas repetidas.

Palabras clave: fertilidad de hembras, desempeño reproductivo, correlaciones genéticas.

SUMMARY

Estimation of genetic parameters of reproductive and productive traits for the Holando breed of Uruguay.

The aim of this study was to estimate genetic parameters for days open (DO), milk yield (MY), fat yield (FY) and protein yield (PY), for pasture dairy systems of Uruguay, and to explore if DO should be modeled as a different trait across lactations or as a trait with repeated measures. The database contained 500, 412 and 294 thousand records of first, second and third lactation, respectively. Fertility records were considered complete at 250 days in milk. As a first approach (Mdiff), we estimated variance components and covariances over lactations assuming that the traits are different at each lactation. We analyzed together DO and a production trait (MY or FY or PY) at first, second and third lactation, resulting in three six-variate models. As a second approach (Mrep), the four traits DO, MY, FY and PY, were analyzed together with a multiple trait repeatability model. Additive genetic correlations (r_a) between DO and yield traits by Mdiff were between +0.37 and +0.79. By Mrep r_a between DO and yield traits ranged from +0.44 to +0.55. The r_a of DO between lactations ranged from +0.74 to +0.92. Heritabilities of DO by Mdiff were between 0.03 and 0.06, by Mrep was 0.05. Heritabilities of MY, FY and PY were 0.23, 0.21 and 0.21, respectively. Repeatabilities obtained were 0.09, 0.49, 0.47 and 0.49 for DO, MY, FY and PY, respectively. We concluded that the heritability of DO was low but enough to consider the trait in selection programs. We confirmed unfavorable r_a between DO and yield traits for the Uruguayan pasture systems, evidencing the importance of considering fertility in selection programs in order to reduce or avoid a decline in reproduction. The r_a of DO between lactations were high, suggesting that a plausible model should consider lactation records of a given animal as repeated measures.

Key words: female fertility, reproductive performance, genetic correlations.

1. INTRODUCCIÓN

En Uruguay, el rubro lechero comprende 811 mil hectáreas, distribuidas en 4400 tambos. De estos, 2900 remiten a industria (MGAP, 2013). La actividad presenta una población de 782 mil cabezas de ganado, en su mayoría de la raza Holando.

En cuanto al carácter social, se cuenta con 20 trabajadores cada mil hectáreas, siendo el 50% de tipo familiar (MGAP, 2013).

Desde el punto de vista económico y productivo, en el 2013 la agro-industria láctea registró un ingreso de divisas para el país que constituyó un nuevo record. Se registraron exportaciones por 900 millones de dólares y se superó el máximo histórico de producción con 2.314 millones de litros (MGAP, 2013).

El sistema lechero uruguayo ha atravesado incrementos productivos y procesos de tecnificación de forma sostenida. El recurso animal en particular tuvo un cambio de perfil a partir de la importación de material genético y de la aplicación de programas de mejoramiento genético animal (Crecco y Llagarías, 2009). El perfil genético buscado ha sido orientado al aumento de rasgos productivos individuales. Este objetivo no ha sido exclusivo de Uruguay, por el contrario, es común en los programas de mejoramiento lechero a nivel internacional (Bousquet *et al.*, 2004). Sin embargo, debido a la existencia de un antagonismo genético entre producción y reproducción se ha generado un deterioro de la fertilidad a escala global (Beam y Butler, 1999; Lucy, 2001). Como consecuencia, los problemas reproductivos son uno de los principales factores de descarte de vacas de tambo (Berger *et al.*, 1962).

En Estados Unidos, el porcentaje de concepción a primera inseminación artificial disminuyó a un ritmo de 0,45% anual durante veinte años (Beam y Butler, 1999; Butler y Smith, 1989). Para el ganado Holando americano, la correlación genética entre días abiertos (DA) y producción de leche (L) presentó un valor de +0,63; entre DA y producción de proteína (P) de +0,58; y entre DA con producción de grasa (G) de +0,57 (Dematawewa y Berger, 1998).

Similares deterioros reproductivos se reportan en Canadá, donde el porcentaje de no retorno cayó de 69 a 67% entre 1995 y 2001 (Van Doormaal, 2002). En Quebec, el porcentaje de concepción a 1° inseminación artificial disminuyó de 44 a 39%, y en segunda inseminación artificial de 47 a 41% (Bouchard y Du Tremblay, 2003).

La lista de estudios que reportan deterioros reproductivos y correlaciones genéticas aditivas desfavorable entre producción y reproducción es extensa (González-Recio *et al.*, 2006; Rauw *et al.*, 1998; Roxström *et al.*, 2001; Sewalem *et al.*, 2010). Esta situación está presente en diversos sistemas de producción. En rodeos lecheros noruegos, Andersen-Ranberg *et al.* (2005) estimaron la correlación genética entre DA y L para vaquillonas, vacas de primer y de segundo parto; obteniendo valores de +0.55 a +0.64. En ganado Holando japonés, Abe *et al.* (2009) estimaron correlaciones genéticas entre DA y rasgos productivos, encontrando valores de +0,39 a +0,43.

En el sistema lechero uruguayo (basado en pasturas) se estimó, a partir de 270 mil lactancias de la raza Holando, una correlación genética aditiva entre L e intervalo interpartos de +0,74 (Frioni, 2012). El rodeo uruguayo, presenta un fuerte componente genético proveniente de Estados Unidos y Canadá, pudiendo ser tal vez la causa de la estimación obtenida (Crecco y Llagarías, 2009). Estados Unidos, al igual que Canadá cumplen con las condiciones mencionadas previamente: reportes de deterioros en fertilidad y fuertes ganancias en producción (Beam y Butler, 1999; Bouchard y Du Tremblay, 2003; Bousquet *et al.*, 2004; Butler y Smith, 1989; Dematawewa y Berger, 1998; Van Doormaal, 2002).

En Uruguay, los programas iniciales de mejoramiento genético han tenido como objetivo de selección rasgos asociados a la producción. Sin embargo, la información actual indica que de continuar esa línea de selección se podría estar ahondando en deterioros reproductivos. Varios países en esta situación han incorporado una o más características reproductivas a sus programas de selección mediante índices de selección; en orden de atenuar y/o revertir el posible deterioro en fertilidad en el ganado lechero (Miglior *et al.*, 2005).

Para Uruguay, Rovere (2010) desarrolló un objetivo de selección multi-carácter. Este consideró la fertilidad (mediante el intervalo interpartos), en conjunto con características asociadas directamente al resultado económico (L, G, P y peso vivo final). Su aplicación requiere de una correcta estimación de las covarianzas genéticas aditivas entre las características que lo componen. Esta tesis tiene como finalidad estimar parámetros genéticos de DA y su correlación genética aditiva y fenotípica con L, G y P. Se realizó en el marco de un convenio entre la Asociación Rural del Uruguay (<http://www.aru.com.uy>), Mejoramiento y Control Lechero Uruguayo (<http://mu.org.uy>), Instituto Nacional de la Leche (<http://www.inale.org>), Facultad de Agronomía (<http://www.fagro.edu.uy>), Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (<http://www.inia.uy>) y la Sociedad de Criadores de Holando (<http://holando.com.uy>). Además, se contó con el apoyo de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (<http://www.anii.org.uy>).

1.1 RELEVANCIA DE LA REPRODUCCIÓN

Los deterioros en fertilidad generan un impacto negativo independientemente del sistema productivo en que se enmarquen. González-Recio y Alenda (2005), así como Chang *et al.* (2007) concluyeron que el aumento de los costos es la principal consecuencia negativa, mediante mayores dosis de semen, hormonas y recursos humanos. Además, de forma indirecta, se deben mantener animales improductivos con menores períodos de amortización y longevidad. Shanks *et al.* (1981) reportaron que los problemas reproductivos y mamarios representan el 71% de los costos totales de sanidad en los primeros 30 días postparto.

La concepción es un fenómeno de interacción, entre la fertilidad de machos y hembras. En Canadá se estudió la fertilidad de forma separada, concluyendo que son características independientes y que mejorar genéticamente la capacidad de fertilización del semen no produciría mejoras en el desempeño reproductivo del rodeo (CDN, 2010). Sin embargo, medir y seleccionar toros a través de la fertilidad de sus hijas, sí produciría un impacto positivo en la reproducción dado que existe variación genética aditiva que es posible de utilizar.

1.2 CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE HEMBRAS

Estas características, en general, presentan gran complejidad tanto en la etapa de medición y recolección de registros como en la modelación estadística para su estudio genético.

Con el objetivo de agrupar la diversidad de las mediciones observadas en varios países, Jorjani (2006) generó un sistema de clasificación. Este consideró las diferentes habilidades reproductivas, discriminando por categorías de hembras, que debe presentar un rodeo lechero para demostrar un buen desempeño reproductivo. En vaquillonas estas son:

1. Demostrar madurez (pubertad) y celo, luego
2. concebir y
3. llevar la gestación a término.

En vacas de primer parto en adelante:

1. Resistir desórdenes de fertilidad pos-parto,
2. demostrar celo pos-parto,
3. concebir y
4. llevar la gestación a término.

El mejoramiento genético pretende optimizar una o más de las habilidades enumeradas anteriormente. Sin embargo, el efecto ambiental sobre la reproducción es mucho mayor que el genético aditivo. Varios estudios demostraron que el 90% o más de la variación observada en características reproductivas es debida al ambiente. En el Cuadro 1 se presentan valores de heredabilidad y varianzas para algunas características reproductivas, reflejando el control genético aditivo que existe sobre estas

Cuadro 1 Estimaciones de heredabilidad (h^2), varianza genética aditiva (σ_a^2) y varianza residual (σ_r^2) para diferentes características (Caract) reproductivas.

Referencia	Caract	h^2	σ_a^2	σ_r^2	Población
(Andersen-Ranberg, <i>et al.</i> , 2003)	NR56 ¹ (%)	0,01	5,5 ⁻⁴	0,38	Vaquillonas Noruega Obs: 1.600.000
(Abdallah y McDaniel, 2000)	DA ² (días)	0,03	155	5310	Vacas 1 – 6 lactancia Carolina del Norte (EE.UU.) Obs: 23.000
(Berry <i>et al.</i> , 2003b)	IP1S ³ (días)	0,02	1,7	86	Vaca adulta Irlanda del Sur Obs: 8300
(Campos, <i>et al.</i> , 1994)	DA (días)	0,05	549	10530	Vacas 1er lactancia Florida EE.UU.
	IIP ⁴ (días)	0,09	635	6466	4300 Holando 2100 Jersey
(Chang, <i>et al.</i> , 2006)	DA (días)	0,04	107	2585,9	Vacas 1 ^{er} lactancia 1.400.000 EE.UU.
(Dematawewa y Berger, 1998)	DA (días)	0,04	277,5	6542	Vacas 1 – 9 lactancia; Iowa EE.UU. Obs: 122.000
	PR ⁵ (%)	0,03	31,2	1054	Vaquillonas
(Haer, 2013)	PR (%)	0,01	13,3	926,4	Vacas 1 + lactancia Obs: 456.000 Nueva Zelanda
(Frioni, 2012)	IIP (días)	0,07	0,6	8,2	Vacas 1- 5 lactancia Obs: 257.000

¹ Porcentaje de no retorno a los 56 días; ² Días abiertos; ³ Intervalo parto primer servicio; ⁴ Intervalo interpartos; ⁵ Porcentaje de preñez de hijas

En el Cuadro 1, todas las características presentan bajos valores de heredabilidad. Sin embargo, a pesar de ser una limitante, la inclusión de rasgos reproductivos en programas de mejoramiento genético ya ha reportado resultados exitosos (Miglior *et al.*, 2005).

En el ganado Holando americano, desde el año 2002 se han observado mejoras en porcentaje de concepción, días de parto a último servicio, intervalo interpartos y porcentaje de preñez de hijas, significando un cambio de tendencia en el sostenido deterioro reproductivo (Norman *et al.*, 2009).

En Uruguay, los registros reproductivos se basan en fechas de parto (inicio de la lactancia). A partir de esta información, para un animal con al menos dos partos consecutivos, se puede calcular el intervalo interpartos. Si sobre esta información, se asume un tiempo de gestación fijo se podría obtener el valor de DA. Ambas características miden intervalos de tiempo, pero según Jorjani (2006), con diferentes habilidades a nivel biológico.

El rasgo DA representa el período de tiempo que transcurre entre un parto y la subsiguiente concepción. Esto implica, de forma consecutiva, la habilidad de:

1. Sortear desórdenes de fertilidad pos-parto,
2. demostrar celo pos-parto y
3. concebir después de la inseminación o servicio.

En cuanto al intervalo interpartos, a las habilidades que requiere DA se agrega la habilidad de llevar la gestación a término. Este último (intervalo interpartos) es por lo tanto un intervalo de tiempo con mayores factores externos a superar respecto a DA. En este trabajo de tesis se estudió la reproducción a través de DA, por dos razones:

1. Según Walsh *et al.* (2011), es en los 60 días postparto donde suceden los mayores problemas reproductivos.

2. DA permitiría analizar la variable en animales de primer lactancia, sin depender de un segundo parto (sin llevar la gestación a término), enriqueciendo la cantidad de datos.

No obstante las razones expuestas, el segundo punto no fue posible de aplicar, debido a la falta de información de fechas de inseminación y/o servicio, siendo entonces una oportunidad a futuro. La característica DA se obtuvo mediante una transformación de intervalo interpartos.

1.3 CICLO ESTRAL Y CAUSAS DEL DETERIORO EN FERTILIDAD

Hafez y Hafez (2007) definen el ciclo estral como el período de tiempo que transcurre entre dos estros visibles, con una duración promedio de 21 días. El estro o comportamiento estral es el momento en el cual la hembra se encuentra receptiva para concebir. Se considera el día cero del ciclo, con una duración de 18 a 19 horas, y es donde ocurre la ovulación.

Luego del parto, se busca reiniciar el ciclo estral en el menor período de tiempo posible, para obtener un óvulo viable que pueda ser fertilizado. Sin embargo, luego del parto varios factores atentan negativamente contra el reinicio del ciclo. Una revisión de estos se presenta, adaptado de Walsh *et al.* (2011), en los Cuadros 2 y 3.

Cuadro 2 Principales causas de baja fertilidad en vacas lecheras dentro del período postparto.

Evento	Tiempo	Problema	Incidencia*	Causas
Parto	0	Contaminación uterina	90%	Normal/inevitable
		Desacople de GH ¹ - IGF1 ²		Bajo GHR ³ hepático Baja insulina Balance energético negativo
	7	Metritis	<= 40%	Vaquillonas, Distocia, Mellizos, Abortos
	14	pérdida severa de CC		Balance energético negativo - bajo apetito/ingesta Alta CC ⁴ preparto Alto nivel de producción - (selección genética)
	21	Endometritis	20%	Balance energético negativo
				Metritis
	30	Descarte	6%	Respuesta inmune inapropiada (selección genética)
Estado endócrino				
40	Falla en reiniciar ciclo	30%	Muerte o enfermedad	
Pasaje a balance energético positivo	45	Falla en resolver inflamación uterina	20%	Bajo LH ⁵ Estradiol IGF1 Balance energético negativo prolongado
Inicio de procreo	60	Descarte	3%	Metritis/endometritis
				Muerte o enfermedad

* Porcentaje del total de animales dentro de cada estrato de tiempo ¹ hormona de crecimiento; ² factor de crecimiento insulínico tipo 1; ³ receptores de la hormona de crecimiento; ⁴ condición corporal; ⁵ hormona luteinizante.

Cuadro 3 Principales causas de bajo desempeño reproductivo en vacas lecheras durante la preñez.

Evento	Tiempo	Problema	Incidencia		Causas
			Vaca	Vaq.	
Oestro- ovulación	0	Corto, baja intensidad vaca 5 H* Vaq. 14 H			Baja condición corporal, mastitis
		Falla en ovulación	10%	1%	Bajo estradiol
		Falla en fertilización			Técnico inseminador, ambiente uterino pobre, toro, oocitos pobres
		Porcentaje de preñez	85%	95%	Balance energético negativo severo, inapropiada acumulación de lípidos en oocito, bajo P4 ¹ , patologías uterinas, modulación inmune
			Muerte embrionaria muy temprana		
	7	Porcentaje de preñez	55%	75%	
		Muerte embrionaria temprana		Anormalidades cromosómicas, baja P4, baja conexión embrión - útero	
Reconocimiento materno de la preñez	21	Retorno a servicio	55%	30%	Fallas en ovulación o fertilización (anteriores)
		Descarte	10%	5%	Fallas de preñez
		Porcentaje de preñez	45%	70%	
		Muerte embrionaria tardía		Cromatina embrionaria, disfunción placentaria	
	75	Porcentaje de preñez	40%	65%	
		Muerte fetal		Epigenética	
Término-nacimiento	282/0	Partos	35%	60%	
		Abortos	7%	20%	Distocia, endogamia, mellizos
	60	Muerte de terneros	8%		Enfermedades

* horas ¹ hormona progesterona.

En el Cuadro 2 se observa que una de las situaciones con mayor frecuencia es el balance energético negativo y la consecuente pérdida de condición corporal. Este fenómeno ocurre especialmente en el primer mes de parto y es causado por la alta demanda energética de la lactación que no es cubierta por la energía en la ingesta (Berry *et al.*, 2003a; Grummer, 2007). La condición corporal, registrada en el momento previo al parto y durante la lactancia, es una característica que ha demostrado tener buen grado de correlación con la reproducción, tanto fenotípica como genéticamente (Berry *et al.*, 2003b; Buckley *et al.*, 2003).

Otras consecuencias del balance energético negativo son:

- menores concentraciones sanguíneas de colesterol, IGF-1 y glucosa,
- mayores niveles de nitrógeno (N₂) y ácidos grasos no esterificados,
- folículos ováricos de menor tamaño, liberando menores niveles de la hormona estradiol, clave en la regulación del ciclo estral.
- Estrés oxidativo, comprometiendo la respuesta inmune e inflamatoria; reduciendo la habilidad de sortear problemas sanitarios reproductivos (Sordillo y Aitken, 2015).

Estos factores son además afectados por la edad y mes de inseminación y/o servicio. Para la raza Holando en Canadá, se observó que existe un decrecimiento normal del porcentaje de no retorno a 56 días de 79,3% y de 67,2% para vacas de primer y segundo parto respectivamente (CDN, 2002). El efecto de mes de inseminación y/o servicio presentó una marcada estacionalidad, siendo máximo el porcentaje de no retorno a 56 días cuando se inseminó en abril, mayo, junio y julio.

La fisiología y metabolismo de cada animal en el período pre y post-parto son únicos, estos se encuentran regulados a nivel genético y condicionados por el ambiente. En función del bajo control genético aditivo observado y la diversidad de factores que inciden en el desempeño reproductivo, es fundamental una correcta determinación de los componentes de variación.

1.4 COMPONENTES DE VARIANZA

Un modelo estadístico plausible de aplicar no puede considerar la totalidad de factores que contribuyen a la varianza total de la variable observada. Sin embargo, sí debería considerar aquellos que ejercen un efecto mayor. Una proporción de la varianza ambiental es posible de capturar mediante el armado de grupos contemporáneos (GC) de animales. Estos son grupos, reducidos, de observaciones (animales) que coinciden en tiempo y espacio. Para el caso específico de días abiertos un GC serían observaciones dentro de un período de tiempo restringido (*e.g.*: partos de marzo del 2010) y un ambiente común (tambo "x"). De esta forma, se consideran efectos ambientales comunes, como el clima (Al-Katanani *et al.*, 1999; Gwazdauskas, 1985; Rensis y Scaramuzzi, 2003; West, 2003) y la nutrición (Berry *et al.*, 2003b; Buckley *et al.*, 2003; Grummer, 2007; Sordillo y Aitken, 2015; Walsh *et al.*, 2011).

La edad y lactancia, como se mencionó anteriormente, son fuente de gran variación sobre la fertilidad (Van Doormaal, 2002), siendo necesario considerar los dos efectos y sus posibles combinaciones para cada observación.

Otro factor es el nivel de producción individual. El perfil metabólico y fisiológico resultante de la selección ha relegado otras funciones biológicas como las reproductivas. Los mayores niveles de producción también estarían asociados a la utilización de reservas energéticas, especialmente en situaciones de balance energético negativo. Por diferentes mecanismos fisiológicos las características de producción se encuentran asociadas de forma desfavorable con las de fertilidad (Abe *et al.*, 2009; Andersen-Ranberg *et al.*, 2005; Dematawewa y Berger, 1998; Frioni, 2012; Rauw *et al.*, 1998; Roxström *et al.*, 2001). Un resumen sobre resultados de estudios de correlación entre producción y reproducción se presenta en el Cuadro 4.

Cuadro 4 Valores de heredabilidad (h^2) y correlación genética aditiva (r_a) entre características de producción y reproducción.

Referencia	Característica Reproductiva	Característica Productiva	h^2 ^a	h^2 ^b	r_a
(González-Recio <i>et al.</i> , 2006)	D1°S ^c	PP ^d	0,05	0,19	0,58
	DA ^e	L ^f	0,05	0,19	0,74
(Andersen-Ranberg <i>et al.</i> , 2005)	D1°S	PP305 ^g	0,03	0,21	0,47
(Castillo-Juarez <i>et al.</i> , 2000)	PR ^h	PL ⁱ	0,01	0,27	-0,4
(Abdallah y McDaniel, 2000)	DA	PL(G) ^j	0,03	0,25	0,62
(Dematawewa y Berger, 1998)	DA	PL	0,04	0,19	0,62

^a heredabilidad de las características reproductivas; ^b heredabilidad de las características de producción; ^c días de parto a 1° servicio; ^d producción de proteína; ^e días abiertos; ^f producción de leche total; ^g producción de proteína a 305 días; ^h porcentaje de concepción a primer servicio; ⁱ producción de leche corregida a 305 días; ^j producción de leche corregida por grasa; ^k producción de leche equivalente a madurez.

Del Cuadro 4 se concluye nuevamente que las heredabilidades de características reproductivas son bajas, demostrando la baja proporción de la varianza genética aditiva con respecto a la total. En las características productivas las heredabilidades son moderadas, siendo más rápido y eficiente el proceso de mejoramiento genético. Las correlaciones presentan diferente signo, dependiendo del par de características que se trate. Sin embargo, la asociación es desfavorable en todos los casos expuestos.

Los mecanismos que regulan la reproducción no son estáticos en el tiempo. Los genes que afectan la fertilidad no cambian en la vida del animal, sí lo hace la expresión, traducción y transcripción de estos (Tiezzi *et al.*, 2012). Bajo esta

consideración, un rasgo reproductivo medido en diferentes lactancias podría ser considerado como diferentes características. Varios estudios con este enfoque obtuvieron resultados diferentes. En el Cuadro 5 se presentan algunos de estos.

Cuadro 5 Correlaciones genéticas de características de fertilidad en diferentes lactancias.

Autor	Característica	Correlación genética	Observaciones
(Tiezzi <i>et al.</i> , 2012)	IPC1 ^a -IPC2 ^b	0.985	hpd95: 0.934-0.999
	CFS ^c -CFS2 ^d	0.637	hpd95: 0.217-0.940
	CFS ^c -CFS1 ^e	0.348	Hpd95: (-0.124)-0.733
(Holtsmark <i>et al.</i> , 2008)	NR56 ^f -NR561 ^g	0.61	SE(0.06)
(Muir <i>et al.</i> , 2004)	NR56h-NR56c	0.22	SE(0.09)
(Liu <i>et al.</i> , 2008)	NR56h-NR56c	0.63	--
	IFC ^h – IFC ⁱ	0.48	--
(Jamrozik <i>et al.</i> , 2005)	NR561-NR56c	0.6	SE(0.07)
	NS1 ^j -NS ⁺ ^k	0.76	SE(0.06)
	FSTC1 ^l -FSTC ⁺	0.72	SE(0.07)
	GL1 ⁿ -GL ⁺ ^o	0.91	SE(0.06)

^a intervalo de parto a concepción en vacas primíparas; ^b intervalo de parto a concepción en vacas de segundo parto; ^c porcentaje de concepción a primer servicio en vaquillonas; ^d porcentaje de concepción a primer servicio en vacas de segundo parto; ^e porcentaje de concepción a primer servicio en vacas de primer parto; ^f período de no retorno a 56 días en vaquillonas; ^g período de no retorno a 56 días en vacas de primer parto; ^h período de no retorno a 56 días en vacas multíparas; ⁱ intervalo de primer servicio a concepción en vaquillonas; ^j intervalo de primer servicio a concepción en vacas multíparas; ^k número de servicios a concepción en vacas primíparas; ^l número de servicios a concepción en vacas multíparas; ^l primer servicio a concepción en vacas primíparas; ^m primer servicio a concepción en vacas multíparas; ⁿ largo de gestación en vacas de primer parto; ^o largo de gestación en vacas multíparas; *hpd95*= máximo intervalo de densidad posterior al 95%;

En el Cuadro 5, algunos resultados demuestran una alta asociación entre características en diferentes lactancias, como es el caso de Jamrozik *et al.* (2005) y Tiezzi *et al.* (2012a). Por otro lado, los resultados obtenidos por Muir *et al.* (2004), Holtsmark *et al.* (2008) y Liu *et al.* (2008) presentaron un grado de asociación medio-alto, no permitiendo considerar las características como medidas repetidas de un mismo rasgo.

Las correlaciones observadas en el Cuadro 5 presentan diferentes niveles de asociación. Estos estarían afectados por las categorías de animales estudiados, observaciones entre vaquillonas y vaca adulta aparentan tener correlaciones medias a bajas. Mientras que estudios entre vacas (animal adulto) en diferentes lactancias presentaría correlaciones medias o altas.

En un primer abordaje sobre parámetros genéticos reproductivos para una población de raza Holando en Uruguay, se estimó una correlación genética aditiva de +0,74 entre L e intervalo interpartos. Las heredabilidades obtenidas fueron de 0,07 y 0,3 para intervalo interpartos y L, respectivamente (Frioni, 2012). La asociación obtenida demuestra que se produciría un incremento del intervalo interpartos si se selecciona a favor de L. De esta manera, el deterioro reproductivo causado podría llegar a neutralizar los logros en producción. Un objetivo de selección, desarrollado por Rovere (2010) para sistemas de producción lechero de Uruguay, demostró que la fertilidad tiene un valor económico relevante que afecta el resultado final.

1.5 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El presente trabajo de tesis plantea las siguientes hipótesis:

- Existe variabilidad genética en la característica DA para ser usada en selección animal.
- Las correlaciones genéticas aditivas son desfavorables entre DA y los rasgos de producción (L, G y P).
- Las correlaciones genéticas aditivas de DA en diferentes lactancias son diferentes de 1.

El objetivo general es estimar los componentes de (co)varianza genéticos y ambientales, y correspondientes parámetros, que afectan las características productivas y reproductivas bajo estudio.

Los objetivos específicos son:

- Estimar los parámetros genéticos (heredabilidades, correlaciones genéticas y repetibilidad) para DA, L, G y P.

- Estimar las correlaciones genéticas de cada característica entre lactancias.

**2 GENETIC PARAMETERS FOR DAYS OPEN AND THEIR
CORRELATION WITH MILK, FAT AND PROTEIN YIELDS ACROSS
LACTATION IN PASTURE BASED DAIRY PRODUCTION SYSTEMS OF
URUGUAY¹**

Nicolás Frioni^{a*}

a. Grupo Disciplinario de Mejoramiento Genético Animal, Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, Montevideo Uruguay. PC 12900. Email: nfrioni@fagro.edu.uy

Gabriel Rovere^b

b. Grupo Disciplinario de Mejoramiento Genético Animal, Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, Montevideo Uruguay. PC 12900. Email: grovere@fagro.edu.uy

Ignacio Aguilar^c

c. Programa Nacional de Carne y Lana, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Ruta 48 Km 10 Rincón del Colorado, Canelones, Uruguay. PC. 90.200. Email: iaguilar@inia.org.uy

Jorge Urioste^d

d. Grupo Disciplinario de Mejoramiento Genético Animal, Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, Montevideo Uruguay. PC 12900. Email: jurioste@fagro.edu.uy

¹ This manuscript was written according to the “Guide for authors on article submission” of Elsevier’s journal “Livestock Science” <http://www.journals.elsevier.com/livestock-science>

*Corresponding author: nfrioni@fagro.edu.uy. Av. Eugenio Garzón 780, Montevideo, Uruguay. Phone number: (+598) 2355 9636.

2.1 Abstract

The aim of this study was to estimate the additive genetic correlations, heritabilities and repeatabilities of days open (**DO**), milk yield (**MY**), fat yield (**FY**) and protein yield (**PY**), using data from pasture based dairy systems of Uruguay, and to explore whether **DO** should be modeled as a different trait across lactations or as a trait with repeated measures. The database contained 500, 412 and 294 thousand records of first, second and third lactation, respectively. Cows were offspring of 7747 sires. Fertility records were considered complete at 250 days in milk, with lower and upper limits of 42 and 250 days, respectively. In a first approach (Mdiff) we estimated variance components and covariances over lactations, assuming that the traits were different at each lactation. In a second approach (Mrep) estimations were carried out considering each trait as a repeated measure along lactations. In the Mdiff procedure we analyzed together **DO** and a production trait (**MY** or **FY** or **PY**) at first, second and third lactation, resulting in three six-variate linear models. In the Mrep procedure the four traits, **DO**, **MY**, **FY** and **PY**, were analyzed together with a multiple trait repeatability model. For all models, the fixed effects were herd-year-season and lactation-age classes. The random effects were animal and the Mrep had also the random permanent environment effect. The additive genetic correlations between **DO** and yield traits by Mdiff were between +0.37 and +0.79. When obtained by Mrep, additive genetic correlations between **DO** and yield traits ranged from +0.44 to +0.55. Heritabilities of **DO** by Mdiff were between 0.03 and 0.06, by Mrep was 0.05. The additive genetic correlations of **DO** between lactations ranged from +0.74 to +0.92. Heritabilities of **MY**, **FY** and **PY** were 0.23, 0.21 and 0.21, respectively. Repeatabilities obtained were 0.05, 0.49, 0.47 and 0.49 for **DO**, **MY**, **FY** and **PY**, respectively. We concluded that the heritability of **DO** was low but enough to consider the trait in selection programs. We confirmed unfavorable additive genetic correlations between **DO** and yield traits for the Uruguayan pasture systems, evidencing the importance of considering fertility in selection programs in order to reduce or avoid a decline in reproduction. The additive genetic correlations of **DO** between lactations were high, suggesting that a plausible model should consider lactation records of a given animal as repeated measures.

Key words: female fertility, reproductive performance, additive correlations with production.

Funding: This work was supported by the National Agency of Innovation and Research (www.anii.org.uy) [POS_NAC_2013_1_11539]

2.2 Introduction

Failures in reproductive performance represent the first culling factor in many dairy systems (Shanks et al., 1981; Lucy, 2001). The result is a reduced profit, by demanding more doses of semen, hormones, human resources and the maintenance of unproductive animals (González-Recio and Alenda, 2005; Chang et al., 2007).

The main cause is the continued selection in favor of production traits, which are genetically antagonistic with reproduction (González-Recio et al., 2006; Rauw et al., 1998; Roxström et al., 2001; Sewalem et al., 2010).

Unfavorable associations between production and reproduction and negative trends in reproduction performance have been reported for American and Canadian Holsteins (Abdallah and McDaniel, 2000; Dematawewa and Berger, 1998; Sewalem et al., 2010). For US Holsteins, for example, Dematawewa and Berger (1998) estimated additive genetic correlations of +0.63, +0.58 and +0.57, between days open (DO) with MY protein (PY) and fat yield (FY), respectively. In Canada, (Sewalem et al., 2010) reported a genetic correlation of +0.29 between milk production and calving to first service.

Similar results have been found in Europe. For Spanish Holsteins, González-Recio et al. (2006) reported an additive genetic correlation between DO with MY, FY and PY of 0.63, 0.75 and 0.76, respectively. For Norwegian red Andersen-Ranberg et al. (2005) found an additive genetic correlation of 0.47 between PY and interval from calving to first service.

Additive genetic correlations are population parameters, varying due to factors such as breed, genetic frequencies, population size, etc. Therefore, values reported

may differ between countries or populations, though they are in general unfavorable. In addition to the population differences reproduction performance relies on environmental and management factors, meaning serious difficulties in its understanding (Walsh et al., 2011). Given the high impact of the environment, reproduction heritabilities are frequently below 10% (Chang et al., 2007; Dematawewa & Berger, 1998; González-Recio & Alenda, 2005).

The unfavorable reports on genetic associations between production and reproduction traits come mostly from confinement production systems. Not necessarily, these relationships are maintained under conditions of pastoral production. Pasture-based systems, such as those predominating in Uruguay, present a different environment, where additive genetic associations between production and reproduction might not be of the same level as in American or Canadian reports.

The dairy production systems of Uruguay are based on pastures, which represent approximately 55 % of the dry matter intake (Rovere, 2010); these systems are possibly comparable with the Irish or New Zealand systems (Dillon et al., 2006). As described by Lizarralde et al. (2014), cows normally graze year-round on grass-clover pastures lasting three to four years and annual grass pastures. Varying amounts of on-farm conserved forage (maize/sorghum and grass silage) are used complement grazing. Concentrates are strategically used during lactation to meet the nutrient requirements of their expected production level. Holstein is the predominant breed, with an average mature cow weight of 550 kg and a milk production mean of 5,300 kg. Cows mostly calve in autumn and spring, to avoid calving during summer. Heifers typically calve at 27 months of age.

The relevance of most reproductive traits led many studies to carry out different statistical approaches, being modeled as a repeated measure trait or as a different trait at each lactation. In the latter approach it is assumed that changes in regulation and/or expression of the responsible genes may arise along the cows' life (González-Recio et al., 2006; Jamrozik et al., 2005; Miglior et al., 2005; Tiezzi et al., 2012). As a different trait per lactation the additive genetic correlation estimates, between traits, reported have covered a wide range of values. For Canadian

Holsteins' Muir et al. (2004) obtained an additive genetic correlation of nonreturn rate (NR) at 56 days between heifers and cows of + 0.22. For Norwegian Red, Holtsmark et al. (2008), for NR at 56 days between heifers and cows, obtained an estimate of +0.61.

For dairy cattle from Germany, Austria and Luxembourg the additive genetic correlation of NR at 90 days between heifers and cows was +0.63 (Liu et al., 2008). For Brown Swiss from Italy, Tiezzi et al. (2012) reported an additive genetic correlation of + 0.98 between **DO** at first and second lactation.

A review of the causes of poor fertility in dairy cows revealed that the main problems in reproduction occur within the 60 days after calving (Walsh et al., 2011). The trait days open would cover this period. It is defined as the time interval between calving to conception, thus involves the ability of (i) sort difficulties after calving, (ii) start cycling and (iii) become pregnant,

The objectives of this study were (i) to estimate the additive genetic and phenotypic correlations between **DO**, **MY**, **FY** and **PY** under pastoral conditions, using data from the Holstein population of Uruguay; (ii) to estimate the heritabilities and repeatabilities of each trait, and (iii) to examine whether **DO** should be considered as a different trait over lactations or as a repeated measure.

2.2 Materials and methods

The database used was provided by the Instituto Nacional para el Control y Mejoramiento Lechero (<http://mu.org.uy>). It contained production and calving records of 1138 herds, with 576,087 first lactations, 411,789 second lactations and 293,977 third lactations. Production records were from 1990 to 2013, and calving dates from 1990 to 2011 of cows born between 1986 and 2009. The cows in the database were offspring of 7,747 sires. Animals with known father and mother were 343,198; with only father or mother were 385,429 and 399,767; respectively. An average father had 61 daughters.

2.2.1 Edition criteria

Animals in a given lactation were required to have records in all the previous lactations. The variable **DO** was defined as the number of days between two consecutive calvings minus 280 days (gestation length assumed).

Data were edited in two stages. First, values of **DO** lower than 42 (two estrous cycles) or higher than 350 days in milk were discarded. An upper limit of 250 days was established for **DO** according to VanRaden et al. (2004); values greater than the upper limit were replaced by 250. This criterion assumes that animals which did not become pregnant in 250 days in milk after parturition were delayed because of management decisions, not due to lack of ability. The period of time between the limits imposed (42 - 250 days after calving) permits 10 oestrous cycles, which were considered enough opportunities for healthy cows to become pregnant after parturition. Records above 250 days after calving were 22, 16 and 14 % of the records for first, second and third lactation, respectively. Additionally, records of **MY** below 1.5 or above 12.5 tons; and records of **PY** and **FY** below 50 or above 350 kg were considered as missing values.

Second, the contemporary groups of each variable required a minimum of five observations, the joint condition was to belong to the same herd, year and calving season. Observations (**MY**, **PY** and **FY**) of a given contemporary group whose values were out of ± 1.5 standard deviations (of the contemporary group) were marked as outliers and considered as missing values.

The data was organized following two approaches:

- i. **DO**, **MY**, **FY** and **PY** in different lactations were considered as different traits over lactations (Mdiff).
- ii. Traits (**DO**, **MY**, **FY** and **PY**) in different lactations were considered the same trait over lactations, *i.e.* with repeated measures (Mrep).

The edition criteria of data were the same in each approach, Mdiff and Mrep. Table 1 presents the post edition amount of observations analyzed of each variable,

the number of observations differs between approaches due to contemporary group definition.

Table 1 Number of records analyzed of days open (days), milk (kg), protein (kg) and fat (kg) yield at 1st, 2nd, 3rd lactation and total by Mdiff and Mrep

Approach	Lactation	Days open	Milk yield	Fat yield	Protein yield
Mdiff	First	240,662	192,571	58,402	46,763
	Second	96,205	96,205	29,079	24,209
	Third	50,877	50,877	15,025	12,738
	Total	387,744	339,653	102,506	83,710
Mrep	First	286,618	231,220	70,588	55,679
	Second	204,985	179,944	53,644	42,467
	Third	142,528	124,102	36,671	29,023
	Total	634,131	535,266	160,903	127,169

The data set arrangement for Mrep contained information up to third lactation, of 634,131; 535,266; 160,903 and 127,169 observations of **DO**, **MY**, **FY** and **PY**, respectively.

2.2.2 Statistical analysis

We ran three multi-variate models to estimate the genetic additive correlation of **DO** over parities (Mdiff). Each model contained six variables, **DO** at first, second and third lactation and a variable of a production trait (**MY** or **FY** or **PY**) at first, second and third lactation. The Mdif model was:

$$Y = Xb + Zu + e$$

Where Y are the vectors of observations for linear variables (**DO** and **MY** or **PY** or **FY**) at 1st, 2nd and 3rd lactation, respectively; b is the vector of fixed effects (herd-year-season and age class); u is the vector of random animal effects; e_i is the random residual effect; X and Z are incidence matrices relating records to fixed and random animal effects.

It was assumed that residuals followed a normal distribution with $e \sim N(0, R_0 \otimes I)$. A multivariate normal distribution was assumed for the additive genetic effect, $u \sim N(0, G_0 \otimes A)$, where G_0 is the genetic covariance matrix, and A is the additive relationship matrix between animals.

When **DO** was considered a trait with repeated measures (Mrep) the model was:

$$Y = Xb + Zu + Wp + e$$

Where $y_1 - y_4$ are the vector of observations for linear variables (DO, MY, PY and FY); b_i is the vector of fixed effects (herd-year-season and lactation-age class); u_i is the vector of random animal effects; p_i is the vector of permanent environmental effects and non-additive genetic effects; e_i is the random residual effect; X , Z and W are incidence matrices relating records to fixed, animal and permanent environmental effects, respectively.

The random effects were assumed to follow a multivariate normal distribution with mean equal to zero. The variance and covariance structure for the random effects were $var(a) = A\sigma_a^2$, $var(p) = I\sigma_p^2$ and $var(e) = I\sigma_e^2$; where A is the numerator relationship matrix, I is the identity matrix, σ_a^2 the additive genetic matrix, σ_p^2 the permanent environmental variance and σ_e^2 the residual variance.

Analyses were performed in a Bayesian framework, using the software Gibbs2f90 (Misztal et al., 2002). The Gibbs sampler of Mdiff was run as a single chain of 500,000 samples after discarding the first 300,000 samples. The sampling interval was 100, leaving 5,000 samples to estimate the parameters of the posterior distributions. For Mrep the chain was of 200,000 samples long, after discarding the first 100,000 samples. The sampling interval was 10, leaving 20,000 samples to estimate the parameters of the posterior distributions. Convergence diagnostics and statistical analysis of the Markov Chain Monte Carlo sampling output was done with CODA package (Plummer et al., 2006) of the R language/environment (R Core Team, 2014).

When **DO** was considered a different trait over parities, the heritabilities (h^2) were estimated as:

$$h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_e^2)$$

Otherwise (Mrep approach):

$$h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2)$$

Repeatabilities (R) were estimated as:

$$R = (\sigma_a^2 + \sigma_p^2) / (\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2)$$

2.3 Results

2.3.1 Descriptive statistics

Phenotypic means and standard deviation (SD) of the traits are presented in Table 2. Phenotypic means of each trait improved from first to third lactation. The SD for **DO** decreased towards third lactation, while increasing for the yield traits.

Table 2 Statistical mean, standard deviation and coefficient of variation for days open (days), milk (kg), fat (kg) and protein yield (kg) at 1st, 2nd and 3rd lactation

Trait	Lactation	Mean	SD ^a	CV ^b
Days open	First	154	70	45.5
	Second	141	67	47.5
	Third	135	66	48.9
Milk yield	First	4,897	1,188	24.3
	Second	5,680	1,331	23.4
	Third	6,017	1,404	23.3
Fat yield	First	173.9	41.7	24.0
	Second	198.2	44.9	22.7
	Third	208.0	46.4	22.3
Protein yield	First	169.2	40.4	23.9
	Second	195.6	43.3	22.1
	Third	204.2	44.5	21.8

^a standard deviation; ^b coefficient of variation

2.3.2 Genetic parameters in the Mdiff approach

Heritabilities and additive genetic correlations among traits under the Mdiff approach are presented in Table 3 and 4. Estimates of additive genetic correlation between **DO** and **MY** ranged from +0.44 to +0.64; between **DO** and **PY** from +0.37 to +0.63; and between **DO** and **FY** from +0.46 to +0.79. The heritabilities (h^2) of **DO** ranged from 0.03 to 0.06. Additive genetic variance of **DO** at first lactation was between 240 and 249 days²; at second lactation was between 209 and 222 days²; at third lactation was between 124 and 142 days².

The heritabilities of **MY** ranged from 0.23 to 0.25. The heritabilities of **PY** and **FY** presented both a value of 0.28 at first lactation, in latter lactations the estimations were between 0.11 and 0.13. The residual variance of **FY** and **PY** increased in latter lactations. At first lactation **FY** and **PY** residual variance estimates were 428 and 343 kg². At second and third lactation **FY** residual variance estimates increased to 755

and 911 kg². Residual variance estimates of **PY** showed a similar pattern, increasing to 591 and 692 kg² at second and third lactation, respectively. This changes were not observed in the respective additive genetic variances estimates.

Additive genetic correlations of **DO** between lactations ranged from +0.76 to +0.91. The production traits also presented high genetic additive correlations between parities; **MY** estimations were above +0.91; **FY** and **PY** were between +0.76 to +0.97.

Table 3 Estimates of heritability for days open (days), milk (kg), fat (kg) and protein (kg) yield at 1st, 2nd and 3rd lactation and additive genetic correlations between 1st - 2nd, 1st - 3rd and 2nd - 3rd lactation (SE in brackets) for the Mdiff approach

Lactation	Heritabilities			Additive genetic correlations		
	First	Second	Third	First Second	First Third	Second Third
DO ^a	0.06 (0.004)	0.06 (0.005)	0.04 (0.005)	0.91 (0.030)	0.76 (0.085)	0.85 (0.065)
MY ^b	0.25 (0.007)	0.23 (0.008)	0.24 (0.001)	0.93 (0.011)	0.91 (0.017)	0.97 (0.009)
FY ^c	0.28 (0.014)	0.13 (0.012)	0.11 (0.012)	0.95 (0.009)	0.85 (0.041)	0.76 (0.072)
PY ^d	0.28 (0.015)	0.13 (0.009)	0.12 (0.013)	0.96 (0.009)	0.87 (0.029)	0.79 (0.052)

^adays open; ^bmilk yield; ^cfat yield; ^dprotein yield;

Highest posterior density interval at 95% for DO heritability at 1st lactation was between 0.05 and 0.07, at 2nd lactation was between 0.05 and 0.07 and at 3rd lactation between 0.03 and 0.05.

Table 4. Estimates of additive genetic correlations between days open (days)-milk yield (kg), days open-fat yield (kg) and days open-protein yield (kg) across 1st, 2nd and 3rd lactation with SE in brackets

		Milk yield			Fat yield			Protein yield		
Lactation		First	Second	Third	First	Second	Third	First	Second	Third
Days open	First	0.45 (0.031)	0.49 (0.029)	0.44 (0.037)	0.46 (0.040)	0.65 (0.033)	0.54 (0.062)	0.37 (0.047)	0.54 (0.046)	0.51 (0.055)
	Second	0.49 (0.041)	0.56 (0.037)	0.55 (0.041)	0.46 (0.046)	0.62 (0.044)	0.53 (0.059)	0.47 (0.047)	0.63 (0.046)	0.54 (0.065)
	Third	0.54 (0.047)	0.64 (0.053)	0.64 (0.043)	0.67 (0.067)	0.79 (0.055)	0.60 (0.098)	0.43 (0.074)	0.53 (0.072)	0.56 (0.095)

2.3.3 Genetic parameters from MREP

Genetic parameters estimated under the Mrep approach are in Table 5. Additive genetic correlations between **DO** and production traits ranged from +0.44 to +0.55, and phenotypic correlations were between +0.05 to +0.09. Heritability estimates were 0.05, 0.23, 0.21 and 0.21 for **DO**, **MY**, **FY** and **PY**, respectively. Additive variance of **DO** was 207 days². Highest posterior density at 95 % for **DO** heritability was between 0.048 and 0.056.

Repeatability of **DO** was 0.09 ± 0.09 , the additive genetic and permanent effect variance estimates were 207 days² and 181 days², respectively. The repeatability of **MY** was 0.49 ± 0.002 , its additive genetic and permanent effect variance were 1.44×10^6 kg² and 1.63×10^6 , respectively. **FY** repeatability was 0.47 ± 0.003 , its additive genetic and permanent effect variance were 166 kg² and 202, respectively. Repeatability of **PY** was 0.49 ± 0.002 , its additive genetic and permanent effect variance were 126 kg² and 164, respectively.

Table 5 Estimates of heritability (diagonal), additive genetic correlations (above diagonal) and phenotypic correlations (below diagonal) for days open (days), milk (kg), fat (kg) and protein yield (kg) (SE in brackets) under the Mrep approach

	DO ^a	MY ^b	FY ^c	PY ^d
DO	0.05 (0.002)	0.55 (0.018)	0.49 (0.023)	0.44 (0.025)
MY	0.09 (0.003)	0.23 (0.004)	0.60 (0.011)	0.80 (0.006)
FY	0.06 (0.004)	0.77 (0.002)	0.21 (0.006)	0.69 (0.010)
PY	0.07 (0.004)	0.89 (0.001)	0.79 (0.002)	0.21 (0.006)

^adays open; ^bmilk yield; ^cfat yield; ^dprotein yield

2.4 Discussion

The objectives of this study were to estimate the additive genetic and phenotypic correlations between **DO**, **MY**, **FY** and **PY** for a Holstein population under pastoral conditions. Furthermore, it was of interest to examine whether **DO** should be considered as a different trait over lactations or as a repeated measure.

2.4.1 Heritability and repeatability

The heritability estimations of **DO** did not differ greatly (Tables 3 and 5) between the different approaches applied. Both approaches produced different outcomes in additive genetic variance values, but the proportion of **DO** additive genetic out of the total variance did not differ greatly between approaches resulting in similar values of heritability, which were also similar with the literature (Chang et al., 2007; Dematawewa & Berger, 1998; González-Recio & Alenda, 2005).

The yield trait heritabilities were not the main focus of this study, but provided useful information to validate the edition process of the database and the models used. The heritabilities of **MY** obtained over lactations were similar to a preliminary estimate for Uruguayan Holstein (Frioni, 2012), as well as with international reports (Andersen-Ranberg et al., 2005; González-Recio et al., 2006). The heritabilities of

MY together with **DO** presented consistent values of heritability over lactations for both traits.

Unexpectedly, the heritabilities of **FY** and **PY** under the Mdiff approach were 0.28 in the first lactation and in latter lactations values dropped to 0.11 and 0.13. We observed that genetic additive variances experienced moderated decreases going from first to latter lactations, though greater changes occurred at the residual variances, where effects from first to third lactation of **FY** and **PY** increased 2.12 and 2.01 times, respectively. Data structure may have played a major role in these results: analyzing **FY** and **PY** as different traits across lactations led to a very low amount of observations of each trait, mainly in latter lactations. This might have resulted in difficulties to estimate missing values from prior covariances, as the groups of animals with observations for the four traits in the three lactations were scarce. Moreover, the small amount of animals with observations might not be representative of the population; in fact, they may belong to elite farms who aim to sell top quality genetics, probably adding bias to our analysis. We support these speculations on the heritabilities of **DO**, obtained by Mdiff with **FY** or **PY**, which were consistent across lactations. Probably due to the bigger amount of data, being enough representative of the overall population. The heritability of **FY** and **PY** obtained with the repeated measures model were both 0.21, with values closer to the literature revised (Abe et al., 2009; Andersen-Ranberg et al., 2005; González-Recio et al., 2006). This model, additionally to present covariances for the four traits also contained the permanent covariance effect, providing different sources of information to predict missing values. In addition, the Mdiff and Mrep required different data structure regarding the ensemble of contemporary groups, which resulted in lower records for every single trait, but specially for **FY** and **PY** (Table 1).

The Mrep approach generated the estimation of permanent effect variances, allowing to obtain repeatability estimates. For **DO** the repeatability was 0.09, with a similar amount of the permanent and the additive genetic variance (181 and 207 days², respectively). This values was in agreement with previous estimates of 0.12

and 0.07 of Dematawewa and Berger (1998) and Abdallah and McDaniel (2000), respectively. Although repeatability effects only explained the 9% of the variation, a better understanding of **DO** variation was gained. This would result in more robust estimations of breeding values and in better predictions of **DO** missing values. The production traits repeatabilities were 0.49, 0.47 and 0.49 for **MY**, **FY** and **PY**, respectively. These traits present a higher genetic control; unlike **DO**, the values obtained were similar to the obtained by Dematawewa and Berger (1998), Abdallah and McDaniel (2000) with US Holsteins and Hayes et al. (1992) with Canadian Holsteins. Other studies of repeatability reported higher values. Carthy et al. (2015), for Irish Holsteins, obtained values of 0.56, 0.50 and 0.54 for **MY**, **FY** and **PY**, respectively. The corresponding heritabilities obtained by Carthy et al. (2015) were also higher than our estimates.

2.4.2 Correlations over lactations and traits

The additive genetic correlations of **DO** were above +0.76, being the highest value +0.93 between **DO** at first and second lactation when analyzed together with **FY**. Our results are similar to those obtained by Tiezzi et al. (2012), probably because of the categories analyzed, as both correlations were estimated among cows which already calved. The additive genetic correlations observed in the literature which reported lower values were estimated between heifer and cow records traits (Holtmark et al., 2008; Liu et al., 2008; Muir et al., 2004; Tiezzi et al., 2012). This differences involve physiological factors, such as body growth factors and energy balance, which mainly result in drawbacks for the younger categories (Loeffler et al., 1999; Lucy et al., 1992). In our database it is a future intention to count with insemination dates and conception diagnosis for first lactation cows, as it may increase considerably the amount of observations improving the accuracy of estimated breeding values.

The additive genetic correlations over lactations between production traits were high as well. The additive genetic correlation of **MY** between lactations was the highest obtained, being above +0.91. Correlations for **FY** and **PY** over lactations

were the lowest, reaching values between second and third lactation of +0.76 and +0.79 for **FY** and **PY**, respectively, probably as a consequence of the poor amount of data in latter lactations.

2.4.3 Correlation between days open and yield traits

The additive genetic correlations between **DO** and production traits obtained with both approaches were unfavorable, as it has been earlier reported with similar models (González-Recio et al., 2006; Sewalem et al., 2010). Our estimation between **DO** and **MY** ranged from +0.44 to +0.49 in **Mdiff** and +0.55 in **Mrep**. González-Recio and Alenda (2005) obtained a correlation of 0.63 between **DO** and **MY** for Spanish Holsteins, using a bivariate model. Analyzing other time interval reproduction traits, Sewalem et al. (2010) obtained a correlation between milk production at 90 days with calving to first service of 0.29 and with first service to conception of 0.12, in Canadian Holsteins. A preliminary study of Holstein from Uruguay, accounting up to fifth lactation with a bivariate animal model, reported an additive genetic correlation between calving interval and **MY** of +0.74 (Frioni, 2012). The differences between our estimates and the obtained by Frioni (2012) are the consequence of different edition process and data analyzed.

The additive genetic correlations between **DO** and **FY** or **PY** presented a wider range in **Mdiff** going from +0.46 to +0.79 and +0.37 to +0.63 for **FY** and **PY**, respectively. We again suspect that those values are the consequence of bias, generated by high proportion of missing values in both traits. The additive genetic correlation between **DO** and **FY** or **PY** obtained by **Mrep** presented a small range, going from +0.49 to +0.44, respectively. Estimates of González-Recio et al. (2006) between **DO-FY** and **DO-PY** reported values of 0.75 and 0.76 respectively from bivariate models. Andersen-Ranberg et al. (2005) with Norwegian dairy cattle obtained an additive genetic correlation between calving to first service and **PY** of 0.47 with multivariate linear sire models. Our results indicate that high milk producing cows would present larger intervals from calving to conception.

2.5 Conclusions

An important phenotypic variation in **DO** under grazing conditions was observed, allowing to including the trait in selection strategies.

We found a consistent low heritability for **DO**. Heritability estimates of **DO** did not vary between the different approaches, Mdiff or Mrep, as a different trait over lactations the values were between 0.03 to 0.06; when analyzed as a repeated measure it was 0.05.

The additive genetic correlations between **DO** in consecutive lactations presented values above +0.76, suggesting that the use of a repeatability model should be a suitable approach.

Unfavorable genetic relationships between **DO** and yield traits were found.

The genetic correlations between **DO** and yield traits over lactations presented a range from +0.37 to +0.79 with the Mdiff approach, whereas with the repeatability model the same parameter ranged from +0.44 to +0.54.

These findings with data from pasture based systems looked like results from in-door systems: our results of additive genetic correlation between **DO** and production traits did not differ from other studies, mainly from more intensive systems. This indicates that pasture systems face the same additive genetic antagonism as in-door-systems.

Acknowledgment

Special thanks to Instituto Nacional para el Control y Mejoramiento Lechero (<http://mu.org.uy>), Asociación Rural del Uruguay (<http://www.aru.com.uy>) and Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (www.inia.org.uy) for the data provided. To the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (<http://www.anii.org.uy>) for the financial support.

Conflict of interest

There is no conflict of interest for this manuscript.

2.6 References

- Abdallah, J.M., McDaniel, B.T., 2000. Genetic parameters and trends of milk, fat, days open, and body weight after calving in North Carolina experimental herds. *J. Dairy Sci.* 83, 1364–70. doi:10.3168/jds.S0022-0302(00)75004-1
- Abe, H., Masuda, Y., Suzuki, M., 2009. Relationships between reproductive traits of heifers and cows and yield traits for Holsteins in Japan. *J. Dairy Sci.* 92, 4055–62. doi:10.3168/jds.2008-1896
- Andersen-Ranberg, I.M., Klemetsdal, G., Heringstad, B., Steine, T., 2005. Heritabilities, genetic correlations, and genetic change for female fertility and protein yield in Norwegian Dairy Cattle. *J. Dairy Sci.* 88, 348–55. doi:10.3168/jds.S0022-0302(05)72694-1
- Chang, Y.M., González-Recio, O., Weigel, K.A., Fricke, P.M., 2007. Genetic analysis of the twenty-one-day pregnancy rate in US Holsteins using an ordinal censored threshold model with unknown voluntary waiting period. *J. Dairy Sci.* 90, 1987–97. doi:10.3168/jds.2006-359
- Carthy, T.R., Ryan, D.P., Fitzgerald, A.M., Evans, R.D., Berry, D.P., 2015. Genetic relationships between detailed reproductive traits and performance traits in Holstein-Friesian dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 99, 1–12. doi:10.3168/jds.2015-9825
- Dematawewa, C.M., Berger, P.J., 1998. Genetic and phenotypic parameters for 305-day yield, fertility, and survival in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 81, 2700–9. doi:10.3168/jds.S0022-0302(98)75827-8
- Dillon, P., Berry, D.P., Evans, R.D., Buckley, F., Horan, B., 2006. Consequences of genetic selection for increased milk production in European seasonal pasture based systems of milk production. *Livest. Sci.* 99, 141–158. doi:10.1016/j.livprodsci.2005.06.011

Frioni, N., 2012. Estimación de la Heredabilidad del Intervalo Entre Partos y su Correlación Genética con Producción de Leche en Ganado Holando Uruguayo. Universidad de la República.

González-Recio, O., Alenda, R., Chang, Y.M., Weigel, K.A., Gianola, D., 2006. Selection for female fertility using censored fertility traits and investigation of the relationship with milk production. *J. Dairy Sci.* 89, 4438–44. doi:10.3168/jds.S0022-0302(06)72492-4

González-Recio, O., Alenda, R., 2005. Genetic parameters for female fertility traits and a fertility index in Spanish dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 88, 3282–9. doi:10.3168/jds.S0022-0302(05)73011-3

Hayes, J.F., Cue, R.I., Monardes, H.G., 1992. Estimates of repeatability of reproductive measures in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 75, 1701–6. doi:10.3168/jds.S0022-0302(92)77927-2

Holtmark, M., Heringstad, B., Madsen, P., Ødegård, J., 2008. Genetic Relationship Between Culling, Milk Production, Fertility, and Health Traits in Norwegian Red Cows. *J. Dairy Sci.* 91, 4006–4012. doi:10.3168/jds.2007-0816

Jamrozik, J., Fatehi, J., Kistemaker, G.J., Schaeffer, L.R., 2005. Estimates of genetic parameters for Canadian Holstein female reproduction traits. *J. Dairy Sci.* 88, 2199–208. doi:10.3168/jds.S0022-0302(05)72895-2

Liu, Z., Jaitner, J., Reinhardt, F., Pasma, E., Rensing, S., Reents, R., 2008. Genetic evaluation of fertility traits of dairy cattle using a multiple-trait animal model. *J. Dairy Sci.* 91, 4333–43. doi:10.3168/jds.2008-1029

Loeffler, S.H., de Vries, M.J., Schukken, Y.H., de Zeeuw, A.C., Dijkhuizen, A.A., de Graaf, F.M., Brand, A., 1999. Use of AI technician scores for body condition, uterine tone and uterine discharge in a model with disease and milk production parameters to predict pregnancy risk at first AI in Holstein dairy cows. *Theriogenology* 51, 1267–84. doi:10.1016/S0093-691X(99)00071-0

Lucy, M.C., Staples, C.R., Thatcher, W.W., Erickson, P.S., Cleale, R.M., Firkins, J.L., Clark, J.H., Murphy, M.R., Brodie, B.O., 1992. Influence of diet

composition, dry-matter intake, milk production and energy balance on time of post-partum ovulation and fertility in dairy cows. *Anim. Prod.* 54, 323–331. doi:10.1017/S0003356100020778

Miglior, F., Muir, B.L., Van Doormaal, B.J., 2005. Selection Indices in Holstein Cattle of Various Countries. *J. Dairy Sci.* 88, 1255–1263. doi:10.3168/jds.S0022-0302(05)72792-2

Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., Auvray, B., Druet, T., Lee, D. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). Proc. 7th. WCGALP, Montpellier, France. CD-ROM communication 28:07

Muir, B.L., Fatehi, J., Schaeffer, L.R., 2004. Genetic relationships between persistency and reproductive performance in first-lactation Canadian holsteins. *J. Dairy Sci.* 87, 3029–37. doi:10.3168/jds.S0022-0302(04)73435-9

Plummer, M., Best, N., Cowles, K., Vines, K., 2006. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC, *R News*. doi:<https://cran.r-project.org/web/packages/coda/coda.pdf>

Rauw, W., Kanis, E., Noordhuizen-Stassen, E., Grommers, F., 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.* 56, 15–33. doi:10.1016/S0301-6226(98)00147-X

Rovere, G., 2010. Derivación de valor económico para características de producción y fertilidad en sistemas lecheros de base pastoril. Universidad de la República - Facultad de Agronomía.

Roxström, A., Strandberg, E., Berglund, B., Emanuelson, U., Philipsson, J., 2001. Genetic and Environmental Correlations Among Female Fertility Traits and Milk Production in Different Parities of Swedish Red and White Dairy Cattle. *Acta Agric. Scand. Sect. A - Anim. Sci.* 51, 7–14. doi:10.1080/090647001300004745

Sewalem, A., Kistemaker, G.J., Miglior, F., 2010. Relationship between female fertility and production traits in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 93, 4427–34. doi:10.3168/jds.2009-2915

Team, R.D.C., 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R Found. Stat. Comput.

Tiezzi, F., Maltecca, C., Cecchinato, A., Penasa, M., Bittante, G., 2012. Genetic parameters for fertility of dairy heifers and cows at different parities and relationships with production traits in first lactation. *J. Dairy Sci.* 95, 7355–62. doi:10.3168/jds.2012-5775

VanRaden, P.M., Sanders, A.H., Tooker, M.E., Miller, R.H., Norman, H.D., Kuhn, M.T., Wiggans, G.R., 2004. Development of a national genetic evaluation for cow fertility. *J. Dairy Sci.* 87, 2285–92. doi:10.3168/jds.S0022-0302(04)70049-1

Walsh, S.W., Williams, E.J., Evans, a. C.O., 2011. A review of the causes of poor fertility in high milk producing dairy cows. *Anim. Reprod. Sci.* 123, 127–138. doi:10.1016/j.anireprosci.2010.12.001

3 DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Esta tesis tuvo como objetivo general estimar los componentes de (co)varianza genéticos y ambientales, y correspondientes parámetros, que afectan las características días abiertos (DA), producción de leche (L), grasa (G) y proteína (P) en ganado Holando de Uruguay. Los objetivos específicos fueron estimar la heredabilidad, repetibilidad y correlaciones genéticas para días abiertos, producción de leche, grasa y proteína.

La característica días abiertos se analizó mediante dos enfoques. Un primer enfoque consideró las observaciones de cada lactancia como características diferentes (Mdiff), el segundo como medidas repetidas de una misma característica (Mrep).

3.1 PRINCIPALES LOGROS

La correlación genética aditiva estimada entre días abiertos y las características de producción en ambos enfoques fue desfavorable para los fines productivos y comerciales, indicando que la selección genética tendiente a incrementar los niveles de producción individual también conllevaría incrementos en la variable días abiertos, deteriorando el desempeño reproductivo de los rodeos. Los valores obtenidos mediante Mrep entre DA-L, DA-G y DA-P fueron de +0,55; +0,49 y +0,44, respectivamente. En el enfoque Mdiff el rango de correlación genética aditiva entre DA y características de producción fue de +0.37 a +0.79.

Se estimó la heredabilidad de días abiertos mediante dos enfoques diferentes. Se constató por ambas vías (Mrep y Mdiff) que la característica presenta un grado de variación genética aditiva similar al encontrado en varios países que han logrado resultados exitosos mediante la inclusión de características reproductivas en índices de selección (Dematawewa y Berger, 1998; González-Recio *et al.*, 2006; Norman *et al.*, 2009). Los valores de heredabilidad entre enfoques no difirieron mayormente, siendo en Mdiff de 0,04 a 0,06 y de 0,05 en Mrep.

La correlación genética aditiva entre días abiertos para lactancias consecutivas presentó un valor mínimo de +0.85, indicando un alto grado de similitud de DA entre lactancias. Esto sugeriría que el análisis rutinario de días abiertos podría ser realizado mediante un modelo de repetibilidad. De esta forma, además de incluir el efecto aleatorio de repetición, el cual representa una fuente de información extra para datos faltantes, se simplificarían los análisis.

3.2 EFECTO DE LA ESTRUCTURA DE DATOS

En el enfoque Mdiff las características G y P presentaron 89 y 95% de observaciones sin medidas en 2^a y 3^a lactancia, respectivamente, lo que fue identificado como una posible causa de las bajas heredabilidades obtenidas en esas características (0,11 a 0,13) (Table 3). Cuando se analizaron todas las variables mediante un modelo de repetibilidad tetravariado, se obtuvieron estimaciones de heredabilidad de G y P (Table 5) similares a la literatura revisada (Andersen-Ranberg *et al.*, 2005; González-Recio *et al.*, 2006). El modelo de repetibilidad, además de considerar las covarianzas del efecto permanente para cada característica también presentaba las covarianzas genéticas, lo que seguramente dio lugar a una mejor predicción de las observaciones que no contaban con dato registrado. Los valores de heredabilidad de las características DA y L no presentaron mayores diferencias entre enfoques, siendo estas las que presentaban mayor cantidad de observaciones, y coincidiendo con valores reportados internacionalmente (Abdallah y McDaniel, 2000; Dematawewa y Berger, 1998; González-Recio *et al.*, 2006).

La estructura de datos fue una de las causas de las diferencias entre estimaciones. A partir de las bajas heredabilidades obtenidas en FY y PY en lactancias tardías se corrió, de forma exploratoria, un modelo trivariado de proteína (1^a, 2^a y 3^a lactancia) con efectos fijos: rodeo-año-estación y lactancia edad; y efectos aleatorios: animal. Se utilizó el mismo set de datos que en el modelo multivariado de días abiertos y proteína. Las heredabilidades obtenidas fueron de 0,25; 0,22 y 0,16 para 1^a, 2^a, y 3^a lactancia, respectivamente. El cambio en la estructura de los datos, debido a usar sólo observaciones con proteína registrada, produjo que la proporción

de datos faltantes fuera de 69% y 86% en 2^a y 3^a lactancia (Table 1), respectivamente, logrando resultados más cercanos a lo que se esperaría y a las publicaciones revisadas.

Mediante los enfoques empleados se apuntó a estimar la mayor cantidad de interacciones posibles entre características y lactancias para efectos genéticos aditivos, permanentes y efectos residuales. Una diferencia implícita en la aplicación de los diferentes modelos afectó la formación de los grupos contemporáneos (GC). Mientras que con Mrep los GC podían estar compuestos por animales de diferentes lactancias, en Mdiff por definición esto no era posible. En consecuencia, la cantidad de lactancias analizadas en Mdiff fue menor, debido a las condiciones de tiempo, espacio y cantidad mínima de observaciones por GC. Los datos analizados mediante Mrep alcanzaron las 634 mil observaciones (Table 1) de días abiertos, mientras que en Mdiff llegaron a 387 mil. La cantidad de GC formados en Mrep fue de 45.418 mientras que en Mdiff fue de 43.478, siendo 20.626, 14.173 y 8.679 en 1^a, 2^a y 3^a lactancia, respectivamente. Estas diferencias traen consecuencias en los análisis estadísticos, una mayor cantidad de clases generadas por mayor número de grupos contemporáneos permite una mejor corrección de las observaciones, pero además con mayor cantidad de animales por grupo (634 mil vs 387 mil).

El requerimiento de cómputo, si bien no formó parte de hipótesis u objetivos de esta tesis, es un aspecto no menor en las estimaciones de componentes de varianza. Los enfoques empleados produjeron cadenas de Markov, las cuales fueron analizadas con el paquete CODA (Plummer *et al.*, 2006) en R-Language environment (R Core Team, 2015). Se obtuvieron cadenas de 20 mil iteraciones, luego de descartar las primeras 100 mil y muestreando cada 10, en ambos enfoques. El modelo de repetibilidad presentó buenos gráficos de convergencia para cada parámetro analizado, no así el enfoque Mdiff, el cual se corrió nuevamente con 800 mil iteraciones, 300 mil de calentamiento y muestreando cada 100 iteraciones, resultando en una cadena de 5000 de largo. Los gráficos obtenidos mostraron una mejor convergencia, sin embargo la cantidad de muestras efectivas de iteraciones de varios parámetros, como por ejemplo la covarianza genética aditiva entre días

abiertos a 1^a lactancia con grasa de 3^a lactancia, fueron menores. Las covarianzas que involucraban características que presentaban bajo valor de observaciones registradas fueron en general problemáticas en el enfoque Mdiff.

3.3 MODELOS ALTERNATIVOS

Los análisis estadísticos empleados en este estudio se basaron en modelos lineales mixtos, considerando los grupos contemporáneos como efecto fijo. Recientes estudios sobre el antagonismo entre producción y reproducción (Bello *et al.*, 2012) manifiestan que:

1. Los métodos estadísticos utilizados para el estudio de esta asociación no han sido los más adecuados (modelos lineales mixtos y modelos de umbral), sugiriendo la aplicación de modelos de ecuaciones estructurales.
2. La asociación genética aditiva producción-reproducción es diferente dependiendo del nivel, rodeo o animal individual. Las estimaciones de correlaciones se realizan a nivel poblacional pudiendo dicha asociación a nivel individual alejarse de la situación promedio.
3. Modelar los grupos contemporáneos como efectos aleatorios permitiría una mejor inferencia estadística.

Los modelos de ecuaciones estructurales fueron adaptados para la modelación de rasgos agronómicos de base genética cuantitativa por Gianola y Sorensen (2004). Algunas aplicaciones realizadas por de los Campos *et al.* (2006a) en vacas lecheras, estudiando la relación entre recuento de células somáticas y producción de leche, demostraron un efecto recursivo de las células somáticas sobre la producción de leche. Este par de características presentan una correlación genética aditiva desfavorable, similar a la observada entre producción y reproducción. El estudio empleó registros de 33 mil vacas de primer lactancia, procesados con el software LISREL (linear structural relations). Las estimaciones indicaron que frente a un evento de infección (mastitis) se reduciría la producción de leche en 900g/día en los

siguientes 15 días. En este estudio las variables fueron pre-correctadas considerando el rodeo como efecto aleatorio. Otro estudio en cabras lecheras por de los Campos *et al.* (2006b) también analizó la relación entre células somáticas y producción de leche. El estudio analizó 4 medidas repetidas de producción de leche y estado sanitario al día del registro, medido en el cuarto derecho o izquierdo. Se observó que existe un efecto negativo de las células somáticas sobre la producción de leche y que la respuesta inmune a la infección en un cuarto no se limita al cuarto infectado sino que tiende a propagarse.

De forma alternativa a la modelación realizada en esta tesis, sería interesante realizar una estimación de componentes de varianza con GC como efecto aleatorio. Frente a la mayor demanda de cómputo que esto supone se podría correr el modelo mediante varias cadenas cortas iniciando en diferentes puntos, de forma de reducir el problema de una cadena de gran extensión sin incrementar el tiempo de procesamiento. De forma exploratoria también se podría evaluar la posibilidad de estudiar dos variables con probado antagonismo como DA y L mediante modelos de ecuaciones estructurales.

3.4 LIMITACIONES DE LA CARACTERÍSTICA EN ESTUDIO

La característica reproductiva estudiada implica la oportunidad de extender la cantidad de registros abarcando categorías sin segundo parto registrado. Esto depende de la incorporación del registro de fechas de inseminación, lo que además permitiría estimar los días abiertos en las categorías con parto registrado de forma directa, sin tener que utilizar las fechas de parto como límites resultantes del período de días abiertos y largo de gestación. Como ha sido observado, la estructura de los datos y abundancia de los mismos son determinantes del tipo y calidad de los análisis realizables, contar con registros de fechas de inseminación sin lugar a dudas generaría un incremento de información que sería sencillamente incorporado en las evaluaciones genéticas nacionales.

También se deben realizar otras consideraciones sobre días abiertos. Los intervalos de tiempo, intervalo interpartos y días abiertos, se encuentran sujetos a efectos de manejo, donde el inicio de las inseminaciones puede retrasarse debido a estrategias comerciales y/o productivas (Butler y Smith, 1989; Luna-Dominguez *et al.*, 2000). Como consecuencia, las mediciones no se condicen con la habilidad reproductiva de los animales medidos. Con el objetivo de obtener mejores estimaciones y facilitar la apreciación hacia el sector comercial, seleccionar a favor de valores positivos, VanRaden *et al.* (2004) desarrollaron una transformación lineal de días abiertos a porcentaje de preñez de hijas (DPR). Esta transformación considera en su ecuación el período de espera voluntario post parto y es definido como la fase inicial de la lactancia en la cual no ocurren inseminaciones. Esta ecuación supondría valores fenotípicos reproductivos más representativos de la habilidad reproductiva, transformando el período desde la primera inseminación hasta la concepción en cantidad de ciclos estrales requeridos por cada animal para lograr la concepción. Sin embargo, toma dos supuestos importantes: primero que todos los animales tienen igual duración del ciclo estral y segundo el período de espera voluntario debe ser igual para animales dentro de un mismo rodeo o GC. Este paso de transformación de días abiertos a DPR supondría un cambio conceptual para nuestras estimaciones y proceso de mejora, donde se pasaría a seleccionar hacia valores positivos. Si sobre este cambio existieran registros fieles del período de espera voluntario para cada rodeo, entonces se podrían lograr mejores valoraciones del mérito reproductivo de cada rodeo.

Como alternativa a las características reproductivas clásicas, Carthy *et al.* (2016) abordaron el análisis de características reproductivas detalladas. Estudiaron la habilidad para reiniciar la actividad reproductiva (CYC), medida mediante ultrasonido, identificando la presencia o ausencia de cuerpo lúteo (no quístico) en un ovario al momento del examen. La reproducción es un proceso de eventos consecutivos donde se requiere el éxito de cada uno para pasar al subsiguiente. Los días abiertos representarían la habilidad conjunta de los dos primeros pasos del proceso, siendo el primero CYC cuya heredabilidad estimada fue de 0,07 (Carthy *et al.*, 2016). Esta representaría una característica muy específica en cuanto a la

habilidad reproductiva, seguramente reforzando la precisión de estimaciones y proceso de mejora en la reproducción. Si bien la inclusión de días abiertos en índices de selección ha generado un cambio en la tendencia al deterioro en la reproducción (Norman *et al.*, 2009), instrumentar a futuro un programa de registro de medidas reproductivas que comprendan eventos reproductivos más detallados como fechas de inseminación y diagnósticos de gestación sería un gran aporte a nuestro programa de mejora.

El proceso de inclusión de caracteres reproductivos de varios países ha seguido una línea estratégica a lo largo de la cual se han logrado desarrollar subíndices de selección para fertilidad, considerando diferentes habilidades reproductivas de forma conjunta (Interbull, 2004). Esta puede ser una línea estratégica de desarrollo a futuro para el ganado Holando uruguayo. Canadá por ejemplo, está considerando cinco rasgos reproductivos, rango de no retorno a los 56 días de inseminación en vaquillonas, días entre parto y 1ª inseminación, rango de no retorno a los 56 días de 1ª inseminación en vacas, primer servicio a concepción en vacas y días abiertos. Estas características integran un índice de fertilidad (Jamrozik *et al.*, 2005). En Nueva Zelanda se analiza la habilidad reproductiva mediante dos características binarias, PM21 y CR42 (Harris *et al.*, 2006); la primera mide el éxito o fracaso de reiniciar la actividad reproductiva en los primeros 21 días de la estación de cría del rodeo. CR42 representa el éxito o fracaso de concebir en los primeros 42 días de la estación de partos. En Irlanda se analiza el intervalo de parto a 1ª inseminación, el número de servicios por concepción y el intervalo interpartos. Las evaluaciones genéticas presentan un subíndice de fertilidad que comprende rasgos de sobrevivencia e intervalo interpartos (Olori *et al.*, 2003).

De forma complementaria a la reproducción, sería valioso la consideración de alguna medida de balance energético, ya que el balance energético negativo es una causa identificada en las dificultades de reproducción, especialmente al momento de postparto (Walsh *et al.*, 2011). La condición corporal es una medida de las reservas energéticas del animal, la sistematización de registros de condición corporal al momento del parto no demandaría mayores esfuerzos económicos o logísticos y

representaría una estrategia en la reproducción. Esta característica ha demostrado una correlación favorable con rasgos reproductivos, del orden de +0,20 con el período de primer servicio a concepción, y un buen nivel de heredabilidad (0,3 a 0,4) (Veerkamp *et al.*, 2001).

Los cambios en la tendencia reproductiva observados en rodeos de Holando y Jersey de Estados Unidos son debidos a la inclusión de DPR en los programas de selección desde al año 2003 (Norman *et al.*, 2009). Sin embargo, Bello *et al.* (2012) discuten la eventual causalidad también a la consideración de rasgos asociados a la longevidad. El índice de selección empleado también incluye el carácter vida productiva, el cual presenta con días abiertos una correlación genética aditiva de -0,59.

3.5 CONCLUSIONES

La inclusión de días abiertos en nuestro programa de selección es clave si se pretende continuar con la selección a favor del incremento productivo sin ahondar en deterioros de reproducción. Concluimos que el modelo más adecuado sería de repetibilidad en conjunto con los caracteres de producción, leche, grasa y proteína. Una eventual transformación de días abiertos a DPR permitiría una mejor interpretación del mérito genético reproductivo, especialmente para el sector productivo y comercial, sin demandar mayores esfuerzos a nivel técnico.

Los rasgos reproductivos presentan alta complejidad en su modelación, explorar nuevas alternativas, como la consideración de GC de forma aleatoria o la sistematización del registro de condición corporal, podrían suponer a futuro mejoras en la calidad de las estimaciones. Desafíos mayores incluirían el registro fechas de inseminación y/o de caracteres reproductivos detallados medidos por ultrasonido que eventualmente podrían integrar un subíndice de reproducción.

4. BIBLIOGRAFÍA

- Abdallah JM, McDaniel BT. 2000. Genetic parameters and trends of milk, fat, days open, and body weight after calving in North Carolina experimental herds. *Journal of Dairy Science*, 83:1364–70. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)75004-1](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)75004-1)
- Abe H, Masuda Y, Suzuki M. 2009. Relationships between reproductive traits of heifers and cows and yield traits for Holsteins in Japan. *Journal of Dairy Science*, 92:4055–62. <http://doi.org/10.3168/jds.2008-1896>
- Al-Katanani YM, Webb DW, Hansen, P. J. 1999. Factors affecting seasonal variation in 90-day nonreturn rate to first service in lactating Holstein cows in a hot climate. *Journal of Dairy Science*, 82:2611–6. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(99\)75516-5](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(99)75516-5)
- Andersen-Ranberg IM, Klemetsdal G, Heringstad B, Steine T. 2005. Heritabilities, genetic correlations, and genetic change for female fertility and protein yield in Norwegian Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 88:348–55. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72694-1](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72694-1)
- Andersen-Ranberg IM, Heringstad B, Klemetsdal G, Svendsen M, Steine T. 2003. Heifer fertility in Norwegian dairy cattle: variance components and genetic change. *Journal of Dairy Science*, 86:2706–14. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73866-1](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73866-1)
- Beam SW, Butler WR. 1999. Effects of energy balance on follicular development and first ovulation in postpartum dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement*, 54:411–424.
- Bello NM, Stevenson JS, Tempelman RJ. 2012. Invited review: milk production and reproductive performance: modern interdisciplinary insights into an enduring axiom. *Journal of Dairy Science*, 95:5461–75. <http://doi.org/10.3168/jds.2012-5564>
- Berger PJ, Shanks RD, Freeman AE, Laben RC. 1981. Genetic Aspects of Milk Yield and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science*, 64:114–122.

[http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(81\)82535-0](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(81)82535-0)

Berry DP, Buckley F, Dillon P, Evans RD, Rath M, Veerkamp RF. 2003a. Genetic Parameters for Body Condition Score, Body Weight, Milk Yield, and Fertility Estimated Using Random Regression Models. *Journal of Dairy Science*, 86:3704–3717. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73976-9](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73976-9)

Berry DP, Buckley F, Dillon P, Evans RD, Rath M, Veerkamp RF. 2003b. Genetic Relationships among Body Condition Score, Body Weight, Milk Yield, and Fertility in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science*, 86:2193–2204. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73809-0](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73809-0)

Bouchard E, Du Tremblay D. 2003. Portrait québécois de la reproduction. *Symposium Sur Les Bovins Laitiers*, 12.

Bousquet D, Bouchard E, DuTremblay D. 2004. Decreasing fertility in dairy cows: myth or reality? In *Medecin Veterinaire Du Quebec*. (Vol. 34, pp. 59–60). Quebec.

Buckley F, O’Sullivan K, Mee JF, Evans RD, Dillon P. 2003. Relationships Among Milk Yield, Body Condition, Cow Weight, and Reproduction in Spring-Calved Holstein-Friesians. *Journal of Dairy Science*, 86:2308–2319. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73823-5](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73823-5)

Butler WR, Smith RD. 1989. Interrelationships Between Energy Balance and Postpartum Reproductive Function in Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, 72:767–783. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(89\)79169-4](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(89)79169-4)

Campos MS, Wilcox CJ, Becerril, CM, Diz A. 1994. Genetic parameters for yield and reproductive traits of Holstein and Jersey cattle in Florida. *Journal of Dairy Science*, 77:867–73. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(94\)77021-1](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(94)77021-1)

Carthy TR, Ryan DP, Fitzgerald AM, Evans RD, Berry DP. 2016. Genetic relationships between detailed reproductive traits and performance traits in Holstein-Friesian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 99:1286–97. <http://doi.org/10.3168/jds.2015-9825>

- Carthy TR, Ryan DP, Fitzgerald AM, Evans RD, Berry DP. 2015. Genetic relationships between detailed reproductive traits and performance traits in Holstein-Friesian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 99:1–12. <http://doi.org/10.3168/jds.2015-9825>
- Castillo-Juarez H, Oltenacu PA, Blake RW, Mcculloch CE, Cienfuegos-Rivas EG. 2000. Effect of herd environment on the genetic and phenotypic relationships among milk yield, conception rate, and somatic cell score in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*, 83:807–14. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)74943-5](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)74943-5)
- CDN (Canadian Dairy Network). 2002. Effect of Age and Month of Insemination of Fertility [En línea]. <https://www.cdn.ca/document.php?id=50>
- CDN (Canadian Dairy Network). 2010. A Look at Fertility from Two Perspectives [En línea]. <https://www.cdn.ca/document.php?id=186>
- Chang YM, González-Recio O, Weigel KA, Fricke PM. 2007. Genetic analysis of the twenty-one-day pregnancy rate in US Holsteins using an ordinal censored threshold model with unknown voluntary waiting period. *Journal of Dairy Science*, 90:1987–97. <http://doi.org/10.3168/jds.2006-359>
- Chang YM, Andersen-Ranberg IM, Heringstad B, Gianola D, Klemetsdal G. 2006. Bivariate analysis of number of services to conception and days open in Norwegian red using a censored threshold-linear model. *Journal of Dairy Science*, 89:772–8. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72138-5](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72138-5)
- Crecco M, Llagarías A. 2009. Caracterización de las ventas de semen de la raza Holando de PROLESA. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 73 pp.
- de los Campos G, Gianola D, Heringstad B. 2006a. A structural equation model for describing relationships between somatic cell score and milk yield in first-lactation dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 89:4445–55. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72493-6](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72493-6)
- de los Campos G, Gianola D, Boettcher P, Moroni P. 2006b. A structural equation

- model for describing relationships between somatic cell score and milk yield in dairy goats. *Journal of Animal Science*, 84:2934–2941. <http://doi.org/10.2527/jas.2006-016>
- Dematawewa CM, Berger PJ. 1998. Genetic and phenotypic parameters for 305-day yield, fertility, and survival in Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 81:2700–9. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(98\)75827-8](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(98)75827-8)
- Dillon P, Berry DP, Evans RD, Buckley F, Horan B. 2006. Consequences of genetic selection for increased milk production in European seasonal pasture based systems of milk production. *Livestock Science*, 99:141–158. <http://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2005.06.011>
- Frióni N. 2012. Estimación de la Heredabilidad del Intervalo Entre Partos y su Correlación Genética con Producción de Leche en Ganado Holando Uruguayo. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 73 pp.
- Gianola D, Sorensen D. 2004. Quantitative genetic models for describing simultaneous and recursive relationships between phenotypes. *Genetics*, 167:1407–1424. <http://doi.org/10.1534/genetics.103.025734>
- González-Recio O, Alenda R, Chang YM, Weigel KA, Gianola D. 2006. Selection for female fertility using censored fertility traits and investigation of the relationship with milk production. *Journal of Dairy Science*, 89:4438–44. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72492-4](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72492-4)
- González-Recio O, Alenda R. 2005. Genetic parameters for female fertility traits and a fertility index in Spanish dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 88:3282–9. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73011-3](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73011-3)
- Grummer RR. 2007. Strategies to improve fertility of high yielding dairy farms: Management of the dry period. *Theriogenology*, 68 Suppl 1:S281-8. <http://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2007.04.031>
- Gwazdauskas FC. 1985. Effects of climate on reproduction in cattle. *Journal of Dairy Science*, 68:1568–78. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(85\)80995-4](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(85)80995-4)

- Haer L, Jong G, Vessies PJA., 2013. Estimation of genetic parameters of fertility traits, for virgin heifers in The Netherlands. *Interbull Bulletin*, NO:47.
- Hafez ESE, Hafez B. 2007. Ciclos reproductivos. En: Hafez ESE, Hafez B. (Eds). *Reproducción e Inseminación Artificial*. McGraw-Hill Interamericana. 56-69.
- Harris BL, Pryce JE, Xu ZZ, Montgomerie WA. 2006. New Zealand Society of Animal Production online archive. *NZ Soc Anim Prod Proc*, 11–19.
- Hayes JF, Cue RI, Monardes HG. 1992. Estimates of repeatability of reproductive measures in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 75:1701–6. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(92\)77927-2](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(92)77927-2)
- Holtmark M, Heringstad B, Madsen P, Ødegård J. 2008. Genetic Relationship Between Culling, Milk Production, Fertility, and Health Traits in Norwegian Red Cows. *Journal of Dairy Science*, 91:4006–4012. <http://doi.org/10.3168/jds.2007-0816>
- Jamrozik J, Fatehi J, Kistemaker GJ, Schaeffer LR. 2005. Estimates of genetic parameters for Canadian Holstein female reproduction traits. *Journal of Dairy Science*, 88:2199–208. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72895-2](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72895-2)
- Jorjani H. 2006. International genetic evaluation for female fertility traits. *Interbull Bulletin*.
- Liu Z, Jaitner J, Reinhardt F, Pasman E, Rensing S, Reents R. 2008. Genetic evaluation of fertility traits of dairy cattle using a multiple-trait animal model. *Journal of Dairy Science*, 91:4333–43. <http://doi.org/10.3168/jds.2008-1029>
- Loeffler SH, de Vries MJ, Schukken YH, de Zeeuw AC, Dijkhuizen AA, de Graaf FM, Brand A. 1999. Use of AI technician scores for body condition, uterine tone and uterine discharge in a model with disease and milk production parameters to predict pregnancy risk at first AI in Holstein dairy cows. *Theriogenology*, 51:1267–84. [http://doi.org/10.1016/S0093-691X\(99\)00071-0](http://doi.org/10.1016/S0093-691X(99)00071-0)
- Lucy MC. 2001. Reproductive loss in high-producing dairy cattle: where will it end? *Journal of Dairy Science*, 84:1277–93. <http://doi.org/10.3168/jds.S0022->

0302(01)70158-0

- Lucy MC, Staples CR, Thatcher WW, Erickson PS, Cleale RM, Firkins JL, Brodie BO. 1992. Influence of diet composition, dry-matter intake, milk production and energy balance on time of post-partum ovulation and fertility in dairy cows. *Animal Production*, 54:323–331. <http://doi.org/10.1017/S0003356100020778>
- Luna-Dominguez JE, Enns RM, Armstrong DV, Ax RL. 2000. Reproductive performance of Holstein cows receiving somatotropin. *Journal of Dairy Science*, 83:1451–5. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)75016-8](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)75016-8)
- MGAP/DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias). 2013. Estadísticas del sector lácteo 2013. Sistema de Información del Censo General Agropecuario (SICA), versión 2.0. Montevideo, Uruguay.
- MGAP/DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias). 2013. Uruguay rural en cifras. Sistema de Información del Censo General Agropecuario (SICA), versión 2.0. Montevideo, Uruguay.
- Miglior F, Muir BL, Van Doormaal BJ. 2005. Selection Indices in Holstein Cattle of Various Countries. *Journal of Dairy Science*, 88:1255–1263. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72792-2](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72792-2)
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee D. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). Proceedings of the 7th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France. CD-ROM communication 28:07.
- Muir BL, Fatehi J, Schaeffer LR. 2004. Genetic relationships between persistency and reproductive performance in first-lactation Canadian holsteins. *Journal of Dairy Science*, 87:3029–37. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73435-9](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73435-9)
- Norman HD, Wright JR, Hubbard SM, Miller RH, Hutchison JL. 2009. Reproductive status of Holstein and Jersey cows in the United States. *Journal of Dairy Science*, 92:3517–28. <http://doi.org/10.3168/jds.2008-1768>

- O'Bleness GV, Van Vleck LD. 1962. Reasons for Disposal of Dairy Cows from New York Herds. *Journal of Dairy Science*, 45:1087–1093. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(62\)89564-2](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(62)89564-2)
- Olori, VE, Pool, MH, Calus MPL, Cromie AR, Veerkamp RF. 2003. Joint evaluation of survival and fertility in dairy cattle with a linear model. *Interbull Bulletin*, 30:20–24.
- Oseni S, Tsuruta S, Misztal I, Rekaya R. 2004. Genetic parameters for days open and pregnancy rates in US Holsteins using different editing criteria. *Journal of Dairy Science*, 87:4327–33. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73578-X](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73578-X)
- Plummer M, Best N, Cowles K, Vines K. 2006. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC, *R News*. <http://doi.org/https://cran.r-project.org/web/packages/coda/coda.pdf>
- Rauw W, Kanis E, Noordhuizen-Stassen E, Grommers F. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science*, 56:15–33. [http://doi.org/10.1016/S0301-6226\(98\)00147-X](http://doi.org/10.1016/S0301-6226(98)00147-X)
- Rensis F, Scaramuzzi RJ. 2003. Heat stress and seasonal effects on reproduction in the dairy cow—a review. *Theriogenology*, 60:1139–1151. [http://doi.org/10.1016/S0093-691X\(03\)00126-2](http://doi.org/10.1016/S0093-691X(03)00126-2)
- Rovere G. 2010. Derivación de valor económico para características de producción y fertilidad en sistemas lecheros de base pastoril. Tesis Mag. Ciencias Agrarias Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 55 pp.
- Roxström A, Strandberg E, Berglund B, Emanuelson U, Philipsson J. 2001. Genetic and Environmental Correlations Among Female Fertility Traits and Milk Production in Different Parities of Swedish Red and White Dairy Cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science*, 51:7–14. <http://doi.org/10.1080/090647001300004745>
- Sewalem A, Kistemaker GJ, Miglior F. 2010. Relationship between female fertility and production traits in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 93:4427–

34. <http://doi.org/10.3168/jds.2009-2915>

Shanks RD, Freeman AE, Dickinson FN. 1981. Postpartum distribution of costs and disorders of health. *Journal of Dairy Science*, 64:683–8. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(81\)82630-6](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(81)82630-6)

Sordillo LM, Aitken SL. 2015. Impact of oxidative stress on the health and immune function of dairy cattle of dairy cattle. <http://doi.org/10.1016/j.vetimm.2008.10.305>

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Tiezzi F, Maltecca C, Cecchinato A, Penasa M, Bittante G. 2012. Genetic parameters for fertility of dairy heifers and cows at different parities and relationships with production traits in first lactation. *Journal of Dairy Science*, 95:7355–62. <http://doi.org/10.3168/jds.2012-5775>

Oregon State University. 2010. Potato variety identification table [En línea]. 3 setiembre 2010. <http://oregonstate.edu/potatoes/Rating%20Key%20-%20Public%2007.pdf>.

VanRaden PM, Sanders AH, Tooker ME, Miller RH, Norman HD, Kuhn MT, Wiggans GR. 2004. Development of a national genetic evaluation for cow fertility. *Journal of Dairy Science*, 87:2285–92. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)70049-1](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)70049-1)

Veerkamp RF, Koenen EP, De Jong G. 2001. Genetic correlations among body condition score, yield, and fertility in first-parity cows estimated by random regression models. *Journal of Dairy Science*, 84:2327–35. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74681-4](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74681-4)

Walsh SW, Williams EJ, Evans CO. 2011. A review of the causes of poor fertility in high milk producing dairy cows. *Animal Reproduction Science*, 123:127–138. <http://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2010.12.001>

West JW. 2003. Effects of heat-stress on production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 86:2131–44. [http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73803-X](http://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73803-X)