

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTOS GENÉTICOS DE CRUZAMIENTOS PARA PESO ADULTO DE
VACAS DE CRÍA**

por

Ana Claudia GUILLENEA GOLOVANEVSKY

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

Montevideo
URUGUAY
JULIO 2019

Tesis aprobada por el tribunal integrado por: Ing. Agr. (PhD) Gabriel Ciappesoni, Ing. Agr. (PhD) Ignacio Aguilar y Lic. Biol. (PhD) Francisco Peñagaricano, el 1 de Julio de 2019. Autora: Ing. Agr. Ana Claudia Guillenea. Directora Ing. Agr. (PhD) Ana Carolina Espasandín, Co-directora Ing. Agr. (PhD) Olga Ravagnolo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a mi tutora Ana Carolina Espasandín por su confianza y apoyo absoluto desde mi carrera de grado, gracias por motivarme a seguir este camino.

A mi cotutora Olga Ravagnolo por el apoyo durante la tesis y la dedicación en mi formación durante este proceso.

A Mario Lema y Diego Gimeno por confiar en mí para este proyecto, guiarme, enseñarme y principalmente por las largas jornadas invertidas en este proceso.

A la Facultad de Agronomía y al Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias por darme la posibilidad de realizar mi capacitación en ambas instituciones.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la beca de posgrado.

A mis compañeros de la cátedra de Mejoramiento Genético Animal y a mis amigos por el apoyo y la alegría constante.

A mi familia, quienes por sobre todas las cosas me han alentado a hacer lo que amo y a quienes estaré eternamente agradecida y a Miguel cuya paciencia y estímulo incondicional han sido más de lo que pueda describir.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VII
SUMMARY.....	VIII
 1. <u>INTRODUCCIÓN GENERAL</u>	 1
1.1. PRODUCCIÓN GANADERA EN EL URUGUAY – SITUACIÓN ACTUAL.....	 1
1.2. LA GANADERÍA DE CARNE EN URUGUAY.....	3
1.2.1. <u>Indicadores de la ganadería</u>	3
1.2.2. <u>Sistemas de producción de carne</u>	3
1.2.3. <u>Evolución del peso de faena</u>	5
1.3. PESO ADULTO DE VACAS DE CRÍA.....	6
1.3.1. <u>Definición de peso adulto y factores que lo afectan</u> ...	6
1.3.2. <u>Factores que afectan el peso adulto</u>	6
1.3.2.1. Factores genéticos.....	6
1.3.2.2. Factores ambientales.....	7
1.3.3. <u>Influencia del peso adulto en los requerimientos de mantenimiento</u>	 9
1.3.4. <u>Patrones de crecimiento y peso adulto para distintas razas</u>	 10
1.3.5. <u>Estimaciones de peso adulto a nivel nacional</u>	11
1.3.6. <u>Evaluaciones genéticas de peso adulto</u>	12
1.3.7. <u>Metodologías de análisis de peso adulto</u>	13
1.3.7.1. Modelo unicarácter.....	13
1.3.7.2. Modelo unicarácter de medidas repetidas.....	13
1.3.7.3. Modelo multicarácter.....	14
1.3.7.4. Funciones de crecimiento.....	14

1.3.7.5. Funciones de covarianza.....	14
1.4. CRUZAMIENTOS EN GANADO PARA CARNE.....	15
1.4.1. <u>Experimentos de cruzamientos</u>	15
1.4.2. <u>Diseños de experimentos de cruzamientos</u>	15
1.4.3. <u>Efectos genéticos en cruzamientos</u>	16
1.4.3.1. Efecto genético aditivo individual.....	16
1.4.3.2. Heterosis individual.....	17
1.4.3.3. Pérdidas por recombinación.....	17
1.4.3.4. Antecedentes en parámetros de cruzamientos para peso adulto.....	18
1.4.4. <u>Estimación de parámetros de cruzamiento</u>	19
1.5. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	21
2. <u>ADDITIVE AND NON-ADDITIVE EFFECTS FOR MATURE WEIGHT IN BEEF CATTLE</u>	23
2.1. ABSTRACT	23
2.2. INTRODUCTION.....	24
2.3. MATERIAL AND METHODS.....	25
2.3.1. <u>Management of the experiment</u>	25
2.3.2. <u>Experimental design</u>	25
2.3.3. <u>Data</u>	26
2.3.4. <u>Models of analysis of means and estimation of crossbreeding parameters</u>	29
2.3.4.1. Model of analysis of mature weight.....	29
2.3.4.2. Model of analysis of crossbreeding effects.....	30
2.4. RESULTS AND DISCUSSION.....	31
2.4.1. <u>Average daily gain of different breed groups</u>	31
2.4.2. <u>Estimated mature weight of different breed groups</u> ...	32
2.4.3. <u>Additive and non-additive genetic effects</u>	34
2.5. CONCLUSIONS.....	37
2.6. REFERENCES.....	38

3. <u>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES</u>	43
4. <u>BIBLIOGRAFÍA GENERAL</u>	48

RESUMEN

El peso adulto de las vacas es un rasgo de importancia económica por su asociación con los requerimientos de mantenimiento, reproducción y otros rasgos fisiológicos, y con los ingresos del sistema. La selección ha puesto énfasis en el crecimiento, esta tendencia ha conducido a un aumento en el tamaño de los animales, repercutiendo en la preñez de las vacas y en la eficiencia de los sistemas. En varios aspectos los cruzamientos han mostrado mejorar la productividad rápidamente producto de los efectos genéticos que explotan las vacas cruza. Sin embargo, es fundamental conocer del impacto de los cruzamientos sobre el peso adulto de las vacas para diseñar correctamente sistemas de cruzamientos. El objetivo del presente estudio fue estimar los parámetros genéticos asociados al peso adulto de la vaca de cría, en cruzamientos entre razas británicas, continentales y cebuínas. Se utilizaron 7651 registros de 698 vacas Hereford (H/H) y sus cruza con Angus (A/A), Salers (S/S) y Nelore (N/N) de entre 4 y 8 años. Se analizó el peso a los 4; 4,5; 5; 5,5 y 6 años. Para la estimación de los parámetros se utilizó un modelo aditivo – dominante. El modelo incluyó los efectos de grupo contemporáneo (estado de lactancia y preñez, año y estación de medida), edad como covariable lineal por grupo genético y como covariable cuadrática, efecto ambiental permanente de la vaca y efecto genético del padre. Los resultados revelaron que las cruza F1 A/H y N/H entre los 4 y los 6 años superan a las H/H por 3 y 11%, respectivamente. Las F1 S/H tendieron a aumentar la diferencia con H/H a mayor edad, pasando de superarla por 6% a los 4 años a 7% a los 6 años. Las vacas S/SH fueron también fueron más pesadas que las H/H, pero las más pesadas de todo el experimento fueron las $\frac{3}{4}$ H/H y $\frac{1}{4}$ N/N. Los parámetros de cruzamiento reflejaron que no existen diferencias raciales entre los grupos genéticos utilizados en el experimento, sin embargo, es esperable observar heterosis entre la raza H/H y N/N, lo cual explica que el aumento de peso en estas cruza se debe a efectos de dominancia. La información generada en este trabajo podrá ser utilizada para diseñar esquemas de cruzamientos que contemplen estas diferencias esperadas en el peso adulto del rodeo.

Palabras clave: cruzamientos, efectos aditivos, heterosis, peso de vacas adultas

CROSSBREEDING PARAMETERS FOR MATURE WEIGHT IN BEEF COWS

SUMMARY

Mature cow weight (MW) is an important trait due to its association with maintenance requirements, reproduction, and other physiological traits, and with the system incomes. Selection has placed emphasis on growth, this trend has led to an increase in mature size of the animals, affecting the pregnancy of the cows and the efficiency of the systems. In several aspects crossbreeding have been shown to improve productivity rapidly as a result of the genetic effects that cows exploit. However, it is essential to know the impact of crossbreeding on MW to correctly design crossbreeding systems. The objective of the present study was to estimate the genetic parameters associated with the MW, in crosses between British, Continental and Zebu breeds. The database included 7651 records of 698 Hereford (H/H) cows and their crosses with Angus (A/A), Salers (S/S) and Nellore (N/N) between 4 and 8 years old. The weight was analyzed at 4; 4.5; 5; 5.5 and 6 years. For the estimation of the parameters, an additive – dominant model was used. The model included the effects of a contemporary group (lactation and pregnancy status, year and measurement season), age as a linear covariable by genetic group and as a quadratic covariable, permanent environmental effect of the cow and genetic effect of the sire. The results revealed that F1 A/H and N/H crossbreds between 4 and 6 years exceed the H/H by 3 and 11%, respectively. The F1 S/H tended to increase the difference with H/H at older age, going from overcoming it by 6% at 4 years to 7% at 6 years. The S/SH cows were also heavier than the H/H cows, but the heaviest of the whole experiment was $\frac{3}{4}$ H/H and $\frac{1}{4}$ N/N. The crossbreeding parameters showed that there are no racial differences between the genetic groups used in the experiment, however, it is expected to observe heterosis between the H/H and N/N breed, which explains that the weight gain in these crosses is due to dominance effects. Information from this study could be used to design crossbreeding schemes that consider expected differences in the MW of the herd.

Keywords: crossbreeding, additive effects, heterosis, mature cow weight

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. PRODUCCIÓN GANADERA EN EL URUGUAY – SITUACIÓN ACTUAL

La producción ganadera en Uruguay ocupa 12,4 millones de hectáreas con un total de 42.114 explotaciones, de las cuales el 51% se dedica exclusivamente a la cría y ocupa la mitad de la superficie ganadera. La carne bovina contribuye con 21% a los ingresos por exportaciones de origen agropecuario, siendo el producto de mayor importancia luego de los de origen agrícola (22,2%) (DIEA, 2017).

Durante los últimos ocho años el porcentaje de terneros destetados por vaca de cría (entoradas) se ha mantenido en torno al 65,5% (DIEA, 2017). Esto sumado al alto precio de las vacas ha llevado a que la venta de vacas gordas represente un porcentaje importante de los ingresos de los sistemas. El bajo porcentaje de destete se asocia a una marcada variabilidad en la producción de forraje de campo natural dentro de años, relacionada principalmente a factores climáticos (Berretta, 1994) que afecta la ingesta animal en cierto períodos del año, repercutiendo en la preñez de las vacas (Soca *et al.*, 2008).

El rodeo nacional ha experimentado una tendencia al incremento en el tamaño de los animales. Esto se puede visualizar a través del aumento en el peso de canal que pasó de 200 a 223 kg entre 1995 y 2016 (INAC, 2017). Este aumento representa más de 1 kg por año y responde a demandas de la industria, que presenta un sistema de pagos que beneficia las carcasas de mayor tamaño. Cabe destacar que en los sistemas de cría extensivos de Uruguay la mitad de los ingresos provienen de la venta de vacas de invernada (Soares de Lima y Montossi, 2014).

El incremento en el tamaño de los animales tiene consecuencias en la eficiencia del sistema de producción por la asociación del peso con los requerimientos de mantenimiento, reproducción y otros rasgos fisiológicos (Costa *et al.*, 2011). Jenkins (2009) afirma que animales de mayor tasa de crecimiento y tamaño final ven su producción especialmente resentida frente a escasez de alimentos.

Si bien en Uruguay las evaluaciones genéticas de Angus y Hereford han cuantificado el incremento del peso de los rodeos puros a través de las tendencias genéticas, hay escasa información respecto al peso adulto de animales cruzas. Un estudio compara pesos al primer servicio (2 años de edad) de hembras cruzas Hereford – Angus y reporta una superioridad de las cruzas respecto a las puras de 15 kg (Espasandín y Ciria, 2008). A nivel nacional no hay otros reportes sobre los efectos de heterosis y efectos genéticos de cada raza al peso adulto de las vacas cruzas. Los trabajos nacionales en estimación de parámetros de cruzamiento se han enfocado en características de calidad de canal, eficiencia reproductiva y crecimiento predestete (Pereyra *et al.* 2015, Lema *et al.* 2011, Espasandín *et al.* 2006, Gimeno *et al.* 2002b).

Para peso adulto existen algunos estudios extranjeros principalmente en comparaciones raciales y estimación de heterosis. Se ha reportado un incremento en el peso adulto de las vacas como consecuencia de un mayor efecto genético de Hereford en relación a Angus (Melucci *et al.*, 2006). Otros investigadores trabajando con las mismas razas no encontraron diferencias significativas (Arango *et al.*, 2002b). En cuanto a los niveles de heterosis, si bien algunos autores reportan que este efecto no es importante para vacas adultas (Smith *et al.*, 1976), otros han obtenido valores de entre 15 y 28 kg para peso adulto sin corregir y corregido por condición corporal, respectivamente, lo que es equivalente a 3,5 y 7% (Stewart y Martin, 1981). También se han encontrado valores significativos para heterosis entre razas británicas y cebuínas de entre 22,9 kg (Key 2005) y 47,9 kg (Boenig, 2011).

En base a la contribución del peso adulto de las vacas en el beneficio económico del sistema y los antecedentes sobre los efectos genéticos que intervienen en su formación, a nivel nacional es fundamental obtener (1) estimaciones de peso adulto de vacas de diferentes grupos genéticos (2) parámetros genéticos que permitan comprender la formación de la característica y predecir el desempeño de grupos genéticos que no fueron evaluados. Los parámetros de cruzamiento son una herramienta esencial para definir esquemas de cruzamiento comerciales para la fase de cría.

1.2. LA GANADERÍA DE CARNE EN EL URUGUAY

1.2.1. Indicadores de la ganadería

Durante las últimas décadas la ganadería en Uruguay ha mejorado sus indicadores productivos, entre ellos se destacan la recuperación y aumento del stock (de 8,5 a 11,5 millones de cabezas); el aumento en el número de vacas de cría (de 2,5 a 4 millones); el crecimiento de la productividad vacuna, de 40 a 80 kg de carne/ha y el incremento en la faena de vacas gordas del 35 al 50% (Berretta *et al.*, 2014). Del mismo modo, datos de INAC (2017) muestran que durante el período junio 2016 – julio 2017 el 50% de la faena correspondió a vacas.

La carne bovina ha incrementado su participación en las exportaciones en las últimas décadas pasando de explicar el 17% en 1996 al 21% en la actualidad, se ubica en segundo lugar en las exportaciones de productos agropecuarios, por debajo de los productos y semillas agrícolas (DIEA, 2017). La mayor participación se debe tanto a un aumento en volumen como a una mejora en los precios de exportación, que se han incrementado como consecuencia del acceso a mejores mercados (Chapuis y Rodríguez, 2011). En cuanto a los destinos de la carne, en 2018 China lideró con el 45%, seguida por la Unión Europea, a la cual se exportó el 22% del total (Marisquirena, 2018).

La ganadería vacuna se encuentra bien posicionada a nivel internacional con más de cien mercados abiertos y precios competitivos que repercuten en el mercado interno a través de precios altos en novillos y vacas gordas (Soares de Lima y Montossi, 2012).

1.2.2. Sistemas de producción de carne

Los sistemas ganaderos en Uruguay se basan en la utilización del campo natural con un bajo porcentaje de mejoramientos de pasturas (11,7%). En estos sistemas el 56% de los predios poseen una superficie de menos de 100 ha y ocupan solamente el 6% de la superficie total (DIEA, 2017) evidenciando la concentración de la tierra por parte de grandes empresas. En cuanto a orientación ganadera, el 51% de los establecimientos corresponden a predios criadores, 14% a ciclo completo, 12% a

invernadores, 4% a recriadores, 3% a ovejeros y 16% son establecimientos sin animales (DIEA, 2017). Cada orientación productiva difiere en cuanto a costos y fuentes de ingreso (Figura No. 1). Para el caso de una empresa criadora o de ciclo completo, los ingresos provienen principalmente de la venta de hembras de refugio y de terneros o novillos (Gimeno *et al.*, 2002a).

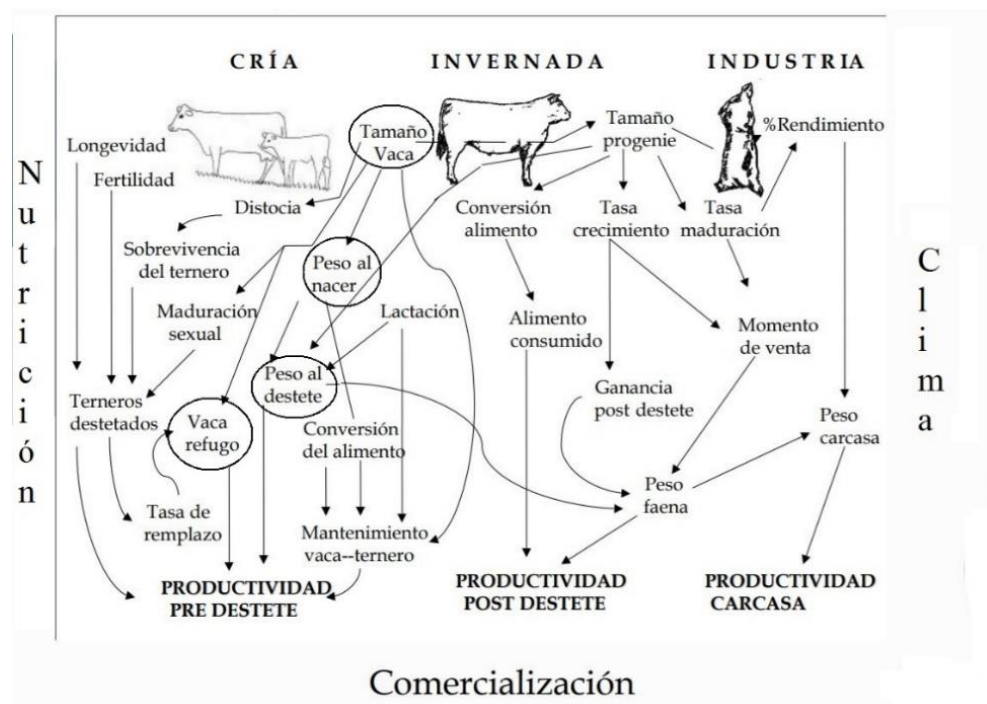


Figura No. 1. Componentes principales que afectan el beneficio económico del sistema ganadero. Fuente: Gimeno *et al.* (2002a) adaptado de Newman (1999).

En la Figura No. 1 se resumen las principales interrelaciones que influyen en el beneficio económico del sistema ganadero, en el cual las decisiones que toma la empresa criadora repercuten sobre la invernada y finalmente sobre la industria, determinando el peso final de carcasa. Concentrando el enfoque sobre el peso adulto de las vacas, se puede observar que, en la etapa de cría, la importancia del tamaño de la vaca se asocia a la probabilidad de ocurrencia de problemas al parto (distocia). La distocia en la mayoría de los casos es el resultado de la incompatibilidad entre el tamaño del ternero y la apertura pélvica de la madre por un excesivo peso al nacer o por área pélvica insuficiente (Johnson *et al.*, 1988). En función del tamaño adulto

también se modifican los requerimientos de mantenimiento, por lo cual, dentro de un mismo genotipo, vacas de mayor tamaño requieren mayores consumos para mantener su masa corporal. El tamaño de la vaca se asocia además al peso al nacer y al peso al destete de su cría, dado que son caracteres de heredabilidad media (0,37 y 0,36, respectivamente, en Angus en Uruguay).

1.2.3. Evolución del peso a la faena

El tamaño de la vaca ha ido en aumento durante los últimos 20 años (Figura No. 2) explicado en parte por beneficios que brinda industria a través de una bonificación que paga mejor a las carcasas más pesadas.

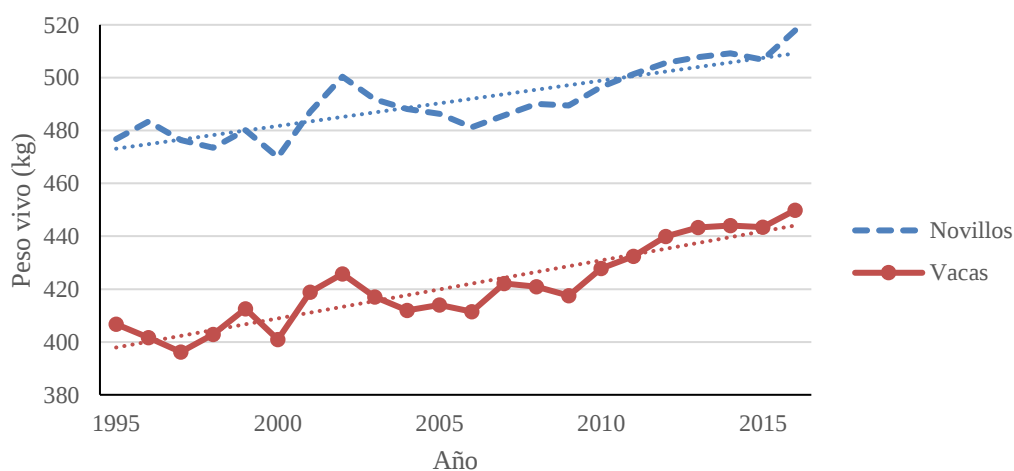


Figura No. 2. Evolución del peso en pie (en kg) de novillos y vacas en el período 1995 – 2016. Fuente: INAC (2017).

En la Figura No. 2 se observa que el comportamiento es similar entre las categorías y que el peso de los animales alcanzó máximos históricos en 2016, al situarse en los 449,9 kg y 517,9 kg en pie para vacas y novillos, respectivamente (INAC, 2017). Estas tendencias implican que los animales en promedio pesan a la faena 40 kg más que en 1995.

1.3. PESO ADULTO DE VACAS DE CRÍA

1.3.1. Definición de peso adulto

El peso adulto se puede definir biológicamente como el resultado de la retención de energía en diferentes tejidos en forma de proteínas y grasa. El mismo está relacionado con el potencial de retención proteica, de ganancia de peso y con la eficiencia energética del crecimiento (Di Marco, 1994). Fox y Black (1984) lo definen como el peso en el que cesa la retención proteica y no el peso total, es decir, que el animal puede seguir aumentando su peso corporal por acumulación de grasa. Taylor (1965) considera que los animales llegan al peso adulto cuando alcanzan un peso de equilibrio con la alimentación, o sea, el momento en el que mantienen su peso relativamente constante a través del tiempo. En el mismo sentido, Fitzhugh (1976) lo define como el peso promedio a la madurez, independientemente de las fluctuaciones a corto plazo que ocurren por efectos ambientales de clima o alimentación.

1.3.2. Factores que afectan el peso adulto

Los factores que afectan el peso adulto de las vacas se pueden dividir en genéticos y ambientales. Dentro de los genéticos se destaca el origen racial y las diferencias dentro de raza y dentro de los ambientales el sexo, la edad, el estado fisiológico (gestación y/o lactancia), las condiciones climáticas, el nivel nutricional, el manejo y los efectos ambientales aleatorios.

1.3.2.1. Factores genéticos

Está reportado que las razas difieren en velocidad de crecimiento y tamaño adulto. Las razas británicas (Angus, Hereford, Shorthorn y otras) se diferencian de las continentales (Salers, Chianina, Charoláis, Simmental y otras) por alcanzar el peso adulto a una edad más temprana y tener menor potencial de crecimiento (Greiner, 2009). Por otro lado, las razas cebuínas (Nelore, Brahman y otras) tienen maduración tardía que las anteriores (Turner, 1980).

Frisch y Vercoe (1977) reportan que cruzas entre *Bos taurus* (Hereford – Shorthorn) fueron más livianas ($P < 0,01$) que cruzas entre *Bos indicus* y *Bos taurus* (Brahman con una de las anteriores) en diversas dietas. Los autores también encontraron diferencias significativas en ganancia diaria, siendo las cruzas con Brahman las que ganaron más peso (0,18 vs 0,07 kg/d), bajo una dieta *ad libitum* de heno.

1.3.2.2. Factores ambientales

Arango *et al.* (2004) trabajando con razas británicas, continentales y cebuínas encontraron que las vacas ganan peso hasta los 5 años de edad. La mayor ganancia se da entre los 2 y los 3 años, cuando los animales acumulan 64% de la ganancia total. A los 4 años, las vacas acumulan el 98,6% de su peso final. Las vacas tienden a seguir creciendo hasta edades tardías, a una tasa más leve después de los 4 o 5 años, momento que varios estudios establecen como límite para el peso adulto (Goldberg y Ravagnolo 2015; Rumph *et al.* 2002, Kaps *et al.* 1999, Brinks *et al.* 1962). Para la raza Brahman se reportó que a los 5 años llegan al 94% de su peso final y entre los 6 y 9 años alcanzan entre el 95 y el 99% del peso final (Arango y Plasse, 2002). Para cruzas Hereford – Brahman se ha encontrado que las vacas alcanzan el peso maduro a los 6 años (Boenig, 2011).

Durante la gestación ocurre un aumento en el peso que se asocia tanto con la deposición de reservas de tejidos corporales como con los tejidos fetales y uterinos, representando un 9% del peso de la vaca (Gionbelli *et al.*, 2015).

Köenen y Gröen (1998) afirman que las vacas tienen su menor peso en el primer parto y luego aumenta con el número de partos, lo cual se asocia tanto al estado fisiológico como a la edad. Los mismos autores afirman que las vacas alcanzan su menor peso en la quinta semana de lactancia.

Osorio y Segura (2009) destacan un leve incremento en el peso corporal de vacas doble propósito durante la primera y segunda lactancia, en cambio, reportan un peso constante en la tercera y cuarta lactancia. Los mismos autores destacan que el peso al

parto y el peso promedio durante la lactancia se incrementan a mayor número de partos. Así mismo concluyen que vacas cruza *Bos taurus* × *Bos indicus*, a diferencia de las Holando en sistemas intensivos de producción, no reducen el peso en el primer tercio de lactancia.

Otro factor que afecta el peso adulto de la vaca es la cantidad de reservas corporales. Taylor y Murray (1991) encontraron que al elevar los niveles de alimentación los niveles de grasa subcutánea son los que más aumentan, y cuando se restringe la alimentación, se agotan los depósitos de grasa del cuerpo y el peso disminuye a un 60%. Las reservas corporales se suelen estimar a través de la condición corporal (CC) que es un puntaje que se asigna por apreciación visual de forma individual. En Uruguay se utiliza una escala de 8 puntos, donde 1 es muy flaca y 8 extremadamente gorda (Vizcarra *et al.*, 1986). La CC refleja la grasa corporal en las regiones del lomo, inserción de cola, flanco y cadera de la vaca. Según Orcasberro (1994) 1 punto de CC equivale a 25 kg de peso vivo, sin embargo, más recientemente se han reportado valores de entre 20 y 50 kg por cada medio punto de CC (Goldberg y Ravagnolo, 2015). Aunque se la utiliza frecuentemente para agrupar lotes de manejo a nivel de campo, su inclusión en los análisis como efecto ambiental es discutida. Algunos autores argumentan que el peso ajustado por CC no transmite tanta información como la predicción del peso no ajustado, ya que la variación genética en el peso adulto incluye variación genética de la composición corporal y el ajuste por CC la remueve (Choy *et al.*, 2002). Otros autores destacan que al no ajustar por CC, el efecto de la CC parece sumarse al efecto ambiental permanente, disminuyendo la heredabilidad, por lo cual afirman que el último efecto se estima mejor cuando los pesos son ajustados (Arango *et al.*, 2002b).

El peso también varía en función del estado de alimentación (en ayunas vs lleno). La variación del contenido gastrointestinal es una fuente importante de error en mediciones de peso (Lofgreen *et al.*, 1962). Las formas de pesaje son más comunes son pesar el animal lleno (BW), luego de 14 a 16 horas de ayuno (SBW) y peso sin contenido gastrointestinal (EBW), este último presenta la mayor correlación con la carcasa y los requerimientos de mantenimiento, pero sólo puede ser medido después

del sacrificio. Sin embargo, se reportó un R^2 de 0.98 para SBW y EBW (Gionbelli *et al.*, 2015) lo que sugiere que el peso en ayuno es un buen indicador del peso post faena.

1.3.3. Influencia del peso adulto en los requerimientos de mantenimiento

En comparación con otras especies como aves o cerdos, el ganado de carne tiene elevados requerimientos de mantenimiento por kg de proteína de carne producida. Esto se debe en gran parte a la menor tasa reproductiva (menor número de hijos por animal por año que estas especies), pero también al mayor tiempo de crecimiento y mayor deposición de grasa. Los altos requerimientos de los rumiantes también son consecuencia del uso poco eficiente de la energía que extraen de los forrajes (Dickerson, 1978). En promedio, del 70 al 75% de los requerimientos de energía anuales de una vaca se destinan al mantenimiento (Ferrell y Jenkins, 1985). Evidencia experimental indica la conveniencia de utilizar hembras de tamaño corporal moderado ya que son más eficientes en el uso de los recursos alimenticios y generan una mayor productividad biológica y económica (Melucci *et al.*, 1997).

Ferrell y Jenkins (1985) destacan una alta correlación entre los gastos de mantenimiento y la masa magra o proteica del cuerpo, y una menor correlación con la grasa corporal. En el mismo sentido, varios autores reportan que el gasto energético en reposo se asocia más a la masa magra que al peso vivo, indicando mayores costos de mantenimiento en animales con menor proporción de grasa (Solis *et al.* 1988, Dickerson 1978).

Ferrell y Jenkins (1984) realizaron un estudio para estimar la energía metabolizable de cuatro tipos de vacas cruza, elegidas por tamaño y producción de leche. Los tipos de vaca que difirieron en tamaño pero tuvieron potencial de producción de leche similar (cruzas Hereford – Angus y Charoláis con alguna de las anteriores o Jersey y Simmental con alguna de las británicas) tuvieron requerimientos de mantenimiento similares ($\text{kcal.kg}^{-0.75}.\text{d}^{-1}$). Sin embargo, los requerimientos tendieron a ser mayores para vacas con mayor potencial de producción de leche (cruzas con Jersey o Simmental) que para aquellas de potencial de producción de leche moderado (cruzas con Hereford, Angus o Charoláis).

Frisch y Vercoe (1977) resaltan que para un mismo peso las cruzas Hereford – Shorthorn tienen consumos más elevados que las hijas de padres Brahman y madres cruce entre las británicas, explicado por una mayor tasa metabólica por kg de peso vivo. Los autores destacan que, ante condiciones nutricionales restringidas, la cruce con Brahman puede disminuir los requerimientos de mantenimiento a una velocidad mayor que la cruce entre británicas.

Se estima que el 30% de los gastos en energía basal resultan del metabolismo en el tracto gastrointestinal, hígado y corazón (Smith, 1970) y se ha reportado que la raza Brahman presenta órganos internos más reducidos que la raza Hereford (Butler *et al.*, 1956). NRC (2000) reporta que las razas *Bos taurus* puras requieren 10% más de energía que las razas *Bos indicus* para su mantenimiento, mientras que sus cruces presentan requerimientos intermedios. Los resultados previos reflejan que el peso adulto y los requerimientos de energía para mantenimiento difieren entre razas puras según tipo biológico y entre cruces.

1.3.4. Patrones de crecimiento y peso adulto para distintas razas

La mayoría de las comparaciones de razas publicadas para peso adulto de vacas de carne involucran las razas Hereford y Angus por ser las de mayor utilización en experimentos que analizan esta característica. Arango *et al.* (2002b) realizan una serie de experimentos en el Programa de Evaluación de Germoplasma en los Estados Unidos evaluando razas exóticas para cruzar con razas locales. Las vacas se mantuvieron en pastizales mejorados y se suplementaron con heno durante los meses de invierno. Los autores señalan que a los 2 años las vacas Angus superan a las Hereford (356 kg y 355 kg para Angus y Hereford, respectivamente). Reportes de pesos a los 3 años de edad de las vacas muestran pesos similares para ambas razas: 363 y 362 kg para Angus y Hereford, respectivamente (Brown y Franks, 1964). Otros autores encontraron que a los 3 años las vacas Hereford eran 6 kg más pesadas que las Angus (Sacco *et al.*, 1990). Entre los 6 y los 9 años de edad las vacas Hereford alcanzan un peso promedio mayor (537 kg) en comparación con Angus y Shorthorn, que alcanzan un peso de 496 kg y 498 kg, respectivamente (Cundiff, 1970). Una serie de estudios de cruzamientos de la

década del 90 en el Clay Center de Nebraska se centraron en comparar razas británicas con varias continentales, reportando la evolución del peso para diversas razas. Entre ellos Gregory *et al.* (1992) encontraron que las vacas Hereford fueron más pesadas que las Angus en diferencias que variaron desde 5 kg (2 años) a 22 kg (7 años) pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Entre los 4 y los 7 años de edad las vacas Hereford pesaron entre 520 y 579 kg. En el mismo rango, las vacas Angus pesaron entre 510 y 557 kg, mientras que las Limousin pesaron entre 538 kg a los 4 años hasta 579 kg a los 7 años, evidenciando una menor diferencia con Hereford a mayor edad (Gregory *et al.*, 1992)

Arango *et al.* (2004) estiman pesos de hembras mantenidas en condiciones de pasturas mejoradas y suplementadas durante el invierno y reportan pesos en el rango de 2 a 6 años. Dentro de este rango todas las razas tendieron a incrementar su peso corporal. Las vacas hijas de toros de referencia (nacidos entre 1962 y 1970) de la raza Hereford pesaron entre 419 y 523 kg y las vacas Angus pesaron entre 442 y 544. Por el contrario, las Hereford hijas de toros nacidos entre 1980 y 1987 fueron más pesadas que las Angus hijas de padres de la misma generación, con un rango entre 476 y 604 kg Hereford y entre 466 y 542 las Angus. La cruce N/H pesó entre 464 y 558 kg y la S/H entre 418 y 582 kg.

En un centro de investigación de Texas se han reportado estimaciones de peso adulto a los 6 años para Brahman y Hereford de 536 y 529 kg, respectivamente pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas, sin embargo sus cruces pesaron 585 kg (BH) y 576 kg (HB) y se diferenciaron significativamente de las anteriores (Boenig, 2011).

1.3.5. Estimaciones de peso adulto a nivel nacional

A nivel nacional son pocos los trabajos que analizan el peso adulto de las hembras. Goldberg y Ravagnolo (2015) estudiaron el crecimiento de hembras Angus y analizaron los efectos ambientales (efectos fijos) que afectan el peso adulto. Para el análisis ajustaron cinco funciones de crecimiento (Brody, Gompertz, Von Bertalanffy, logística y Richards) y una función spline con registros de peso desde el nacimiento

hasta los 8 años. Los datos utilizados fueron de peso al nacimiento, al destete, a los 18 meses y adulto (dividido en 5 grupos desde los 2,3 hasta los 8,1 años). Los efectos fijos incluidos en el modelo para estimar el peso adulto fueron CC, rodeo, año y mes de medición y edad de la madre. La CC y el rodeo fueron las fuentes más importantes de variación. En relación al ajuste de los modelos, el modelo de Richards dio mejores predicciones de pesos desde el nacimiento hasta la madurez que los otros modelos no lineales. La curva predicha por este modelo mostró que las vacas Angus presentan un peso asintótico de 542 kg.

1.3.6. Evaluaciones genéticas de peso adulto

Para los programas de mejora de ganado se recomienda pesar las vacas al menos una vez al año y agruparlas según rodeo, año, fecha de pesada, edad al momento de la pesada, composición racial y código de manejo al nacimiento (BIF, 2018).

En Uruguay, la característica peso adulto de la vaca forma parte del reporte de las evaluaciones genéticas poblacionales para las razas Angus y Hereford. El criterio utilizado para definir el peso adulto en la evaluación genética de estas razas es el peso registrado al momento del destete de su primer ternero, corregido a los 5 años de edad (Lema *et al.*, 2013).

En relación al peso adulto, los catálogos de ambas razas publican la diferencia esperada en la progenie (DEP) y la exactitud de la estimación. El catálogo de Angus para peso adulto además publica el número de registros con los que se realizó la evaluación (5380 registros de peso adulto para la evaluación 2017). También se publican parámetros genéticos como la heredabilidad considerada en los análisis (0,46), las correlaciones genéticas con peso al nacimiento (0,28), con peso al destete (0,52) y con peso a los 18 meses (0,63) y las tendencias genéticas para el período. En el año 2018 las tendencias genéticas de los DEP de peso adulto fueron de +878 g/año para Hereford (Ravagnolo *et al.*, 2017a) y +716 g/año para Angus (Ravagnolo *et al.*, 2017b). Para el caso de Hereford, la información adicional publicada es la tendencia genética Hereford Panamericana.

1.3.7. Metodologías para analizar el peso adulto

El peso de los animales se puede representar como un conjunto de medidas de peso/edad que cambian gradualmente hasta alcanzar una meseta en la madurez. Este proceso longitudinal da como resultado medidas altamente correlacionadas. Para el análisis del crecimiento y el peso adulto se han propuesto varios enfoques como el modelo unicarácter, el modelo unicarácter de medidas repetidas, el modelo multicarácter, las funciones de crecimiento y las funciones de covarianza (CF).

1.3.7.1. Modelo unicarácter

El modelo unicarácter se utiliza cuando se considera que se está analizando una característica que se expresa una vez en la vida del animal, por lo tanto, en el análisis de peso adulto, biológicamente implica considerar que existe un único valor de peso adulto correspondiente a cada animal. Este modelo ha sido empleado por Rosa *et al.* (2001), quienes utilizaron para el análisis la primera pesada de vacas de entre 4 y 12 años.

1.3.7.2. Modelo unicarácter de medidas repetidas

El modelo de medidas repetidas supone que existe una covarianza adicional entre los registros de un individuo debido a los efectos ambientales permanentes no genéticos. Por lo tanto, la varianza entre individuos es parcialmente genética y parcialmente ambiental (efecto ambiental permanente). En el análisis de peso adulto, biológicamente este modelo supone que los registros repetidos miden la misma característica, por lo cual existe una correlación genética de uno entre todos los pares de pesos. Respecto a lo anterior, Arango *et al.* (2002a) estimaron componentes de varianza para peso corporal comparando un modelo de medidas repetidas (con animales de entre 2 y 8 años) y un modelo multicarácter (bivariado) (con animales de entre 2 y 6 años) y encontraron correlaciones cercanas a 1. Otros autores utilizaron este modelo para la estimación de componentes genéticos de peso adulto, definiéndolo como el peso de animales de entre 2 y 10 años (Choy *et al.*, 2002) o el de animales mayores a 4 años (Kaps *et al.*, 1999).

1.3.7.3. Modelo multicarácter

El análisis multicarácter implica la evaluación simultánea de animales para dos o más características y hace uso de las correlaciones fenotípicas y genéticas entre los rasgos. En el análisis de peso adulto, a diferencia del modelo anterior que asumía que las correlaciones entre sucesivos pesos es uno, este modelo supone biológicamente que cada registro es una característica diferente y estima varianzas y covarianzas entre los mismos. En análisis de pesos a lo largo del tiempo, algunos autores observaron que las correlaciones entre pesos sucesivos no es uno (Albuquerque y Meyer, 2001), por lo cual el modelo multicarácter podría ser una buena alternativa. Para la estimación de parámetros genéticos con este modelo se ha considerado peso adulto como el peso de animales mayores a 2 años Costa *et al.* (2011) o de animales mayores a 5 años (en base a un test de medias con pesadas desde el sobreño hasta los 13 años) (Rumph *et al.*, 2002).

1.3.7.4. Funciones de crecimiento

Las funciones de crecimiento explican la trayectoria de crecimiento con parámetros definidos por una ecuación determinista (Sandland y McGilchrist, 1979). En los estudios de curvas de crecimiento el peso adulto se denomina “A” y corresponde al momento en el cual la curva alcanza el nivel asintótico, según Morrow *et al.* (1978) este valor es confiable cuando los datos son superiores a los 4 años y medio de edad.

1.3.7.5. Funciones de covarianza

Más recientemente se ha propuesto un modelo de funciones de covarianza (FC) (Funciones de covarianza) para cuantificar la variación en la trayectoria de crecimiento. Este modelo, en contraste con las curvas, define la covarianza entre dos registros a edades determinadas en función de las edades y algunos coeficientes básicos (Kirkpatrick *et al.* 1994, Kirkpatrick *et al.* 1990). A menudo se utilizan los polinomios de Legendre como funciones adecuadas para representar los coeficientes del modelo FC.

1.4. CRUZAMIENTOS EN GANADO PARA CARNE

Si bien en Uruguay no está cuantificada la adopción de razas cebuínas, continentales y cruzas, el Instituto Nacional de Carnes estima un 80% de utilización de razas británicas y un 20% entre continentales (Charoláis y Limousin), cebuínas (Bradford y Brangus) y cruzas. Por otro lado, la última Auditoría Bovina (Brito *et al.*, 2013) muestra que el 37,6% de la faena corresponde a animales cruza (25,6% cruza británica, 4,5% cruza cebú, 1,3% cruza continental y 6,2% otras cruzas). El Sistema de Información Ganadera reporta que los terneros registrados Hereford pasaron de ser el 58% en el año 2007 a un 45% en el 2015 producto de un aumento en la producción de Aberdeen Angus, que en ese período se incrementó de 16% a 26% (SNIG, 2018).

1.4.1. Experimentos de cruzamientos

Las herramientas para la mejora genética animal son los cruzamientos y la selección. Las ventajas de los cruzamientos es que se pueden obtener aumentos de productividad de entre el 20 y el 70% rápidamente, pero la mejora se detiene una vez estabilizado el sistema, por lo cual una buena estrategia es utilizar ambos métodos de mejora simultáneamente (Madalena, 2001).

La utilización de sistemas de cruzamiento requiere conocer los mecanismos involucrados en la formación de los rasgos de interés en los animales cruza, para lo cual se deben diseñar experimentos de cruzamientos. Estos experimentos además permiten encontrar una combinación óptima de razas en un programa de cruzamientos específico y comparar diferentes estrategias de cruzamientos (Sölkner, 1993).

1.4.2. Diseños de experimentos de cruzamientos

En la planificación de un sistema de cruzamientos es fundamental el estudio del número de animales por genotipo a utilizar y el diseño de los apareamientos. Sölkner y James (1990abc) propusieron una metodología que, a través de criterios de optimización, define la estructura de población más adecuada para determinado sistema de cruzamiento. Estos autores analizan la influencia de la estructura de la

familia y recomiendan usar la mayor cantidad de padres posible con un número homogéneo de hijos por grupo de cruzamientos, producir distintos genotipos con los mismos padres, y cambiar los padres en distintos años. También es importante tener en cuenta la representatividad de los padres al momento de la elección de los futuros reproductores (Sölkner, 1993).

1.4.3. Efectos genéticos en cruzamientos

Los experimentos de cruzamientos proporcionan la base para la estimación de parámetros de cruzamiento para efectos aditivos (diferencias entre razas) y no aditivos (heterosis y pérdidas por recombinación; Dickerson, 1969, 1973). Mediante las estimaciones obtenidas a través de adecuados modelos es posible predecir el desempeño de genotipos que no fueron evaluados (Kinghorn y Vercoe, 1989). Uno de los modelos más utilizados en la estimación de parámetros de cruzamientos es el modelo aditivo – dominante (Gardner y Eberhart, 1966), que incluye efectos aditivos y heterosis (explicada por efectos de dominancia). Dickerson (1973) definió un modelo genético que incluye efectos genéticos aditivos (g^I directo y g^M materno), heterosis (h^I individual y h^M materna) y pérdidas por recombinación (r^I directo y r^M materna).

1.4.3.1. Efecto genético aditivo individual

El efecto genético aditivo incluye la contribución aditiva promedio de los genes de los padres. En un cruzamiento F1, en el cual los individuos reciben la mitad de sus genes de cada una de las razas parentales, sólo expresan $\frac{1}{2}$ de la diferencia entre razas ($\frac{1}{2} g^I$) (Madalena, 2001). Sólo en la F1 todos los individuos tienen exactamente $\frac{1}{2}$ de los genes de cada raza parental y todos sus loci ocupados por un gen de cada raza. En los siguientes cruzamientos, la presencia/ausencia de genes de cada raza en cada locus genera una distribución de probabilidades. En una F2 un individuo podría haber recibido todos sus genes de una sola raza. De igual forma, por azar, se generará una distribución de probabilidades en cuanto a la heterocigosis racial en los loci. Sin embargo, para muchos loci en muchos individuos, los valores tenderán a ser los iguales a los esperados.

1.4.3.2. Heterosis individual

La heterosis individual (h^I) se define como la diferencia entre el desempeño de la F1 y el promedio de ambas razas parentales, mientras que la heterosis materna (h^M) es atribuible a la utilización de madres cruzas. Esta heterosis se manifiesta en los hijos de madres cruzas como una superioridad debida al aumento en producción de leche, mejor ambiente prenatal y mayor habilidad materna (Cardellino y Rovira, 1987). La heterosis ocurre como consecuencia de la dominancia, que es el efecto de la acción conjunta de pares de genes dentro de un mismo locus. Se ha encontrado que en ambientes buenos los niveles de heterosis son menores que en ambientes pobres (Cunningham y Magee, 1988). La mayoría de los estudios de heterosis para peso adulto en ganado de carne se han enfocado en cruzamientos entre razas británicas.

1.4.3.3. Pérdidas por recombinación

Dickerson (1973) afirma que las razas puras presentan una superioridad epistática que se pierde debido a la recombinación en gametos producidos por padres cruzas, y la define como pérdidas por recombinación (r^I). Kinghorn (1983) afirma que para probar la existencia de epístasis se debe incluir en el experimento padres y madres cruzas, ya que de otra forma la epístasis se confunde con los parámetros del modelo aditivo – dominante.

Wolf *et al.* (1995) propusieron analizar cruzas en generaciones secundarias, para explicar los efectos epistáticos. El análisis se realizó en base a un modelo general basado en un modelo factorial de efectos génicos (Cockerham 1980). Todos los parámetros del modelo se derivan de los efectos de los genes en un sistema de dos locus, cada locus con dos alelos. Los alelos son considerados como cuatro factores en el modelo estadístico, Los principales efectos de estos factores son aditivos. Existen dos tipos de interacciones de dos factores, los efectos de dominancia dentro de los loci y la interacción aditiva por aditiva entre un alelo del primer locus y un alelo del segundo locus. Las interacciones de tres factores se pueden interpretar como interacciones de dominancia por aditivas, e incluyen dos alelos de un locus y un alelo del segundo locus. La interacción entre los cuatro alelos comprende la interacción de

dominancia por dominancia. A nivel de la población los efectos del sistema de dos locus tienen que ser resumidos sobre todos los loci y ser promediados sobre todos los individuos en la población para obtener efectos de la cruce a nivel de la población (Wolf *et al.*, 1995).

Resultados de Koch *et al.* (1985) analizados por Kinghorn y Vercoe (1989) para trece características de cruzamientos Hereford – Angus mostraron que los modelos con epístasis agregaban poco al modelo aditivo – dominante, ya que para la mayoría de las estimaciones las diferencias no fueron significativas.

1.4.3.4. Antecedentes en parámetros de cruzamiento para peso adulto

A nivel mundial diversos estudios han reportado estimaciones de parámetros genéticos de cruzamientos para peso adulto de diferentes razas de ganado de carne (Cuadro No. 1). En general las estimaciones de efectos genéticos para peso adulto en cruzamientos entre razas británicas no han reportado diferencias significativas. Sin embargo, un trabajo de la región reporta un g^I para Angus de -43,5 kg en relación a Hereford para el peso de vacas al momento del destete de su ternero, cabe destacar que este rodeo Angus ha estado bajo selección por frame chico (Andres Rogberg, comunicación personal, 15 de noviembre de 2017). Los autores no encontraron efectos significativos en la heterosis entre estas razas (Melucci *et al.*, 2006). Otros trabajos con cruces británicas destacan que los efectos de heterosis tienden a disminuir con la edad. Arango *et al.* (2004) estiman efectos de heterosis de 19 kg para cruces Hereford – Angus a los 2 años ($P < 0,01$) y de 17 kg a los 3 y 4 años ($P < 0,05$). En el mismo sentido, Smith *et al.* (1976) reportan una heterosis entre Hereford y Shorthorn de 31 kg a los 3-1/3 años de edad ($P < 0,01$) y una disminución a 17 kg a la madurez (6 a 9 años). Los mismos autores destacan que la heterosis para el peso corporal se redujo de 7,3% a los 396 días a 2,5% a la madurez ($P < 0,05$). Otros trabajos reportan una disminución en el nivel de heterosis cuando el peso es ajustado por condición corporal (Stewart y Martin 1981, Cundiff 1970).

Para las cruces con continentales se han encontrado que el g^I de Charoláis supera al de Hereford, mientras que el g^I de Simmental genera una reducción de peso respecto

a Hereford (Theunissen *et al.*, 2013). En cuanto a cruzas de británicas con cebuínas, Theunissen *et al.* (2013) reportaron una superioridad de 13 kg para Brahman en relación a Hereford pero no reportan niveles de significancia, la heterosis individual entre estas razas la estiman en 30,2 kg. Otros autores reportan un efecto significativo en la heterosis para peso adulto entre estas razas (Boenig 2011, Key 2005).

Cuadro No. 1. Parámetros genéticos de cruzamiento (g^I y h^I) estimado para peso de vacas según diferentes autores

Efecto genético aditivo ¹ (kg)		Heterosis (kg)			
				Momento	Autor
<u><i>Británicas × británicas</i></u>					
H-A	-6 a -14			>2 años	Morris <i>et al.</i> (1987)
H-A	-43,5 **	27,6 _{ns}		Destete hijos	Melucci <i>et al.</i> (2006)
H-A		21,6		6 a 9 años	Cundiff (1970)
H-A		12,5		ídem (aj. CC)	Cundiff (1970)
H-A		23 a 26		>2 años	Morris <i>et al.</i> (1987)
H-A		17 ***		3 y 4 años	Arango <i>et al.</i> (2004)
H-Sh		17 _{ns}		6 a 9 años	Smith <i>et al.</i> (1976)
H-Sh		28 ***		Adultas	Stewart y Martin (1981)
H-Sh		15 **		ídem (aj. CC)	Stewart y Martin (1981)
<u><i>Británicas × continentales</i></u>					
H-Si	-38,6	39,5		Al parto	Theunissen <i>et al.</i> (2013)
H-Ch	131	-27,1		Al parto	Theunissen <i>et al.</i> (2013)
<u><i>Británicas × cebuinas</i></u>					
H-B	13,8	30,2		Al parto	Theunissen <i>et al.</i> (2013)
H-B		22,9 *		4 años	Key (2005)
H-B		47,9 **		6 años (F1)	Boenig (2011)
H-B		34,9 **		6 años (F2)	Boenig (2011)

Razas: H=Hereford, A=Angus, Sh=Shorthorn, Si=Simmental, Ch=Charoláis, B=Brahman.

¹ Los g^I están expresados como desvío de Hereford

***P<0,01; **P<0,05, *P<0,10, ns = no significativo.

El rango de heterosis reportado para peso adulto es entre 12,5 kg para cruzas británicas (Cundiff, 1970), hasta 47,9 kg para la craza Hereford – Brahman (Boenig, 2011).

1.4.4. Estimación de parámetros de cruzamiento

Los genotipos a generar para lograr buenas estimaciones dependen del modelo de análisis. Se ha reportado que la mejor distribución para un modelo que incluye sólo

diferencias aditivas y heterosis individual es de 35% de cada una de las razas puras y 30% de animales F1. Sin embargo, cuando se incluyen pérdidas epistáticas, se necesita redistribuir recursos desde las razas paternas y las F1 hacia las F2 (Cunningham y Connolly, 1989). Cuando se introduce una de las razas sólo por la línea paterna, la asignación óptima es similar a la de las líneas puras y la F1, pero aproximadamente el 63% de la asignación se colocaría en cantidades iguales en las dos retrocruzas producidas al aparear madres F1 con toros puros de ambas razas.

Komender y Hoeschele (1989) demostraron que se pueden estimar los parámetros de cruzamientos en un paso o en dos mediante la utilización de los modelos mixtos desarrollados por Henderson (1973). Un primer método implica la estimación de las medias por grupo (**f**) para posteriormente utilizar el modelo de estimación de los parámetros:

$$\mathbf{f} = \mathbf{Kp} + \mathbf{e} \quad [1]$$

donde: **f** = vector de medias estimadas por grupo; **p** = vector de parámetros de cruzamiento; **K** = matriz que relaciona los parámetros de cruzamientos con las medias de los grupos; **e** = vector de errores aleatorios.

La estimación de **f** se utiliza en el siguiente modelo para el cálculo de los parámetros:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Qf} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Za} + \mathbf{e} \quad [2]$$

donde: **y** = vector de observaciones; **Q** = matriz de incidencia de **f**; **f** = vector de medias de grupos cruzas; **X** = matriz de incidencia de **β**; **β** = vector de efectos fijos que no sean **f**; **Z** = matriz de incidencia de **a**; **a** = vector de efectos genéticos aleatorios con media cero y varianza (**a**) = **G**; **e** = error aleatorio con media 0, varianza (**e**) = **Iσ²e** y covarianza (**e**, **a'**) = 0. Este modelo asume que todas las relaciones entre animales son conocidas.

El segundo método estima los parámetros de cruzamiento directamente, y el modelo matricial es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{S}\mathbf{p} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{e} \quad [3]$$

donde: $\mathbf{p}$ = vector de parámetros de cruzamiento; $\mathbf{S}$ es la matriz de coeficientes de $\mathbf{p}$; $\mathbf{y}$, $\mathbf{Q}$, $\mathbf{X}$, $\boldsymbol{\beta}$, $\mathbf{Z}$, $\mathbf{a}$ y $\mathbf{e}$ son iguales a [2].

Las ecuaciones [2] y [3] son equivalentes. Obteniendo $\mathbf{f}$ [1] y utilizándolo en [2] para la estimación de $\mathbf{p}$ en el segundo paso, se llega a la misma estimación de $\mathbf{p}$ que con la ecuación [3].

1.5. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

En base a lo anteriormente expuesto se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

a) Es posible estimar los parámetros de cruzamiento aditivos (g^I) y heterosis (h^I) con la base de datos disponible.

b) Existen diferencias genéticas aditivas directas de Angus, Salers y Nelore con Hereford para peso adulto de la vaca.

c) Existe heterosis individual entre Angus, Salers y Nelore con Hereford para peso adulto de la vaca.

El objetivo general del trabajo es contribuir al conocimiento de los parámetros genéticos asociados al peso adulto de la vaca de cría, en cruzamientos entre razas británicas, continentales y cebuínas.

Los objetivos específicos planteados fueron:

a) Estimar promedios fenotípicos de peso adulto de vacas de diferentes genotipos criadas en las mismas condiciones

b) Estimar diferencias en efectos aditivos directos (g^I) de Angus, Salers y Nelore con Hereford para peso adulto de la vaca

c) Estimar heterosis individual (h^I) para peso adulto de la vaca para cruza Angus, Salers y Nelore con Hereford.

2. ADDITIVE AND NON-ADDITIVE EFFECTS FOR MATURE WEIGHT IN BEEF CATTLE

2.1. ABSTRACT

Mature cow weight (MW) is an important trait due to its association with maintenance requirements, reproduction, and other physiological traits, and with the system incomes. Selection has placed emphasis on growth, this trend has led to an increase in mature size of the animals, affecting the pregnancy of the cows and the efficiency of the systems. In several aspects crossbreeding has been shown to improve productivity rapidly as a result of the genetic effects that cows exploit. However, it is essential to know the impact of crossbreeding on MW to correctly design crossbreeding systems. The objective of the present study was to estimate the genetic parameters associated with the MW, in crosses between British, Continental and Zebu breeds. The database included 7651 records of 698 Hereford (H/H) cows and their crosses with Angus (A/A), Salers (S/S) and Nellore (N/N) between 4 and 8 years old. The weight was analyzed at 4; 4.5; 5; 5.5 and 6 years. For the estimation of the parameters, an additive – dominant model was used. The model included the effects of a contemporary group (lactation and pregnancy status, year and measurement season), age as a linear covariable by genetic group and as a quadratic covariable, permanent environmental effect of the cow and genetic effect of the sire. The results revealed that F1 A/H and N/H crossbreds between 4 and 6 years exceed the H/H by 3 and 11%, respectively. The F1 S/H tended to increase the difference with H/H at older age, going from overcoming it by 6% at 4 years to 7% at 6 years. The S/SH cows were also heavier than the H/H cows, but the heaviest of the whole experiment was $\frac{3}{4}$ H/H and $\frac{1}{4}$ N/N. The crossbreeding parameters showed that there are no racial differences between the genetic groups used in the experiment, however, it is expected to observe heterosis between the H/H and N/N breed, which explains that the weight gain in these crosses is due to dominance effects. Information from this study could be used to design crossbreeding schemes that consider expected differences in MW of the herd.

Keywords: Crossbreeding, Additive effects, Heterosis, Mature cow weight

2.2. Introduction¹

Mature cow weight (MW) is an important trait in the determination of profitability and sustainability in the production system (Evans et al., 2002). About three-fourths of the energy requirements for a life cycle is needed for maintenance (Ferrell and Jenkins, 1985). MW presents medium to high heritability and a positive genetic correlation with growth traits (Bullock et al., 1993; Meyer et al., 2004). This leads to an increase in MW when selecting animals for greater growth rates. However, these animals are more efficient only when food is abundant, but under restricted resources, as in grazing systems, they are the least productive (Jenkins, 2009). An important aspect to manage the resources in a calf-producer enterprise is to understand in depth the effects involved in MW of different breed groups.

The main tools to improve animal production through genetic are selection within and among breeds and crossbreeding. Crossbreeding are widely used for their ability to take advantage of complementary for many traits and to exploit additive and non-additive genetic differences among breeds. Different racial origins allow selecting and mating complementary breeds to choose the most appropriate genetic resource to obtain the greatest economic profit. Using genetic models, crossbreeding parameters are estimated to establish the difference in genetic merit of breeds and to select the most suitable breed groups (Gregory and Cundiff, 1980). The most common models used in large beef cattle populations are the additive – dominant model (Gardner and Eberhart, 1966) and Dickerson model (Dickerson, 1969, 1973). The additive – dominant model assumes that heterosis occurs for dominance effects.

Several authors suggest that retention of heterosis is linearly proportional to heterozygosity (Arthur et al., 1999; Gregory et al., 1991).

¹El presente artículo será presentado en la revista "Livestock Science" y se presenta según el formato exigido por la misma en idioma inglés.

According to the additive – dominant model, F1 animals would be expected to express maximum heterosis, while F2 would be expected to retain half of the heterosis observed in the F1 generation. Additive and dominance effects are relatively simple to model; conversely, epistasis effects are more complex. The estimability of these parameters depends on complex designs that include many animals and breed groups (Kinghorn y Vercoe, 1989).

Despite its importance, research studies to estimate crossbreeding parameters in beef cattle are scarce, particularly in mature traits. The objectives of this study were: (1) to estimate MW for Hereford and different crossbred cows, and (2) to estimate crossbreeding parameters in terms of additive and heterotic effects for MW of Hereford, Angus, Salers, and Nellore breed in temperate climate under grazing conditions.

2.3. Materials and methods

2.3.1. *Management of the experiment*

The data used in this study were records of cow weight from beef herds of several experiments carried out in a commercial farm called “Capilla Vieja”, located in the department of Paysandú, Uruguay that was part of an agreement Caja de Notarial de Seguridad Social – Facultad de Agronomía, Universidad de la República. The experiments were developed to estimate crossbreeding genetic parameters to evaluate the importance of different gene action (additive and non-additive) affecting economically important traits, as well as to evaluate the relative production of crossbreds with a different breed composition (Gimeno et al., 1995).

2.3.2. *Experimental design*

Crossbreeding schemes have some problems such as the definition of the groups to generate to obtain the best estimates of the effects. Another problem is that not all breed groups are available at the same time (Sölkner and James, 1990a). These limitations led to determine the design that would optimize the estimation of the

components of the genetic model, considering both the maintenance capacity of the farm and the fact of not having females of all breeds. Gimeno et al. (1995) describe the strategy used in the design of the experiments. The optimization was carried out using the D-Optimally criterion of the Optimum Design Crossbreed Experiment program (Sölkner and Fucks, 1994) considering the Dickerson full genetic model with maternal effects.

Four breeds of beef cattle were used: Hereford (H/H) and Aberdeen Angus (A/A) as representatives of British breeds, Salers (S/S) as Continental and Nellore (N/N) as Zebu breed. The experiment started in 1993, 500 H/H cows were mated annually with A/A, H/H, N/N, and S/S for eight years, producing pure and F1 animals. In 1995, the first F1 and pure cows produced in the experiment were inseminated. Angus cows were also included in the experiment as a result of the optimization. The mating season stretched over a twelve-week period (usually from 1 December to 20 February). During the first year, artificial insemination (AI) was used in cows with calves, but this practice was ruled out in the subsequent generations. Later, only heifers and cows failed were served by AI between December 1 and 31. Only cows born from AI with identification of the breed of sire and dam were evaluated.

The cows analyzed in this study are progeny of 71 parents: 24 A/A, 20 H/H, 14 N/N, and 13 S/S. The sires were selected prioritizing minimizing relationship and they were used with different maternal breeds to obtain different breed groups of half-sibs from the same sire as recommend Sölkner y James (1990b). To connect the experiments, at least one bull was repeated per breed per year. The herd remained under grazing conditions with 5500 kg dry matter/ha/year of production approximately. No supplementary food was provided during the experimental period. Lema et al. (2011) previously described general management.

2.3.3. Data

MW was analyzed after 4 yr of age. After editing, data consisted of a set of 7651 weight measures of 698 cows of 10 different breed groups. As H/H was the base-maternal breed, 93.5% of the cows had H/H dam. The average of records per cow was

7 (ranging from 2 for N/NH to 12 for S/H). The initial edition of the data consisted of omitting records of cows without date of birth or weighing, and unidentified parents or breed group. Additionally, when a record had a studentized residual outside the range between ± 3 (in absolute value), it was considered an outlier and it was deleted. Breed groups with a low number of records also were deleted from the analysis. Prior to the analyzes, the records of cows of less than 4 yr of age and older than 8.5 yr of age were eliminated, as well as genetic groups with an insufficient number of observations. Thus, the range of ages used for the analyzes was from 4 to 8.5 yr of age (5.4 yr on average), and the least square means, and crossbreeding parameters by breed group were estimated at 4, 4.5, 5, 5.5 and 6 yr of age. The initial edition was conducted using R Software (R Development Core Team, 2010) and analyses were carried out using SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC).

The cows were weighed roughly every 45 days between 1997 and 2002. The records of MW per breed group per age at measurement are presented in Table 1. Before each measurement, they were locked up approximately 12 hours. In grazing condition with medium to a high quality of forage, these fasting hours represent a reduction of between 5 and 7% of the total live weight (Di Marco, 2006).

Table 1

Number of weight records according to age of the cow per breed group.

Breed group ^a	Age of cows (yr) at measurement					Total
	4	5	6	7	8	
<i>Purebred</i>						
H/H	389	665	524	180	91	1849
<i>F1</i>						
A/H	395	512	379	157	93	1536
N/H	351	519	392	197	118	1577
S/H	545	858	691	283	131	2508
<i>Backcrosses</i>						
H/AH	17	12	6			35
H/NH	20	14	3			37
H/SH	20	9	2			31
A/AH	18	16	6			40
N/NH	6	4				10
S/SH	14	8	6			28
Total	1775	2617	2009	817	433	7651

Breeds: A/A= Angus, H/H=Hereford, N/N=Nellore, S/S=Salers.

^a Sire and dam breed group at the left and right of the slash, respectively.

Table 1 shows the different ages at which records of each breed group were obtained. These differences are common in the designs of crossbreeding experiments, where certain breeds are initially available, and they are required to generate subsequent generations. The H/H and F1 cows were born in 1993 and they were weighted during the whole experiment. However, the first backcrosses daughters of F1 dams were born in 1996 and they do not reach the 7 yr of age in the trials. The experiments ended after weaning in autumn 2002, therefore the most advanced crossbred groups did not reach five years old, these breeds groups are fundamental to estimate recombination loss because progeny of crossbred parents are needed (Dickerson, 1969), so it was not possible to estimate them.

To assign to each record the physiological and lactation status affecting MW, two codes were defined. A pregnancy code took a value of 1 when the record was in the range of 300 days before calving (pregnant) and 0 for the other records (empty).

This range was taken as a reference since it was reported for Continental breeds (Sobek et al., 2015) and *Bos indicus* breeds (Chenoweth, 1994). The lactation status was assigned with another code that took a value of 1 when the record was between the calving date and one day after weaning (cows suckled), the records outside it took a value of 0 (dry). The records were assigned to their respective seasons, which were defined as summer from December to February, autumn from March to May, winter from Jun to August and spring from September to November.

2.3.4. *Models of analysis of means and estimation of crossbreeding genetic parameters*

Initially, analyses of variance were carried out to determine the significance of fixed models and these effects were included in subsequent analyses. As the mating was seasonal, calves were born in spring and early summer (September to December, mainly). They were allowed to suckle and graze with the cows, and thereafter, they were weaned from their dams at about 6 months of age, with one weaning date for the whole herd. Due to this management, the different effects affect the weight of the cow at a certain moment of the year and their estimation could be confounded. For this reason, contemporary groups (CG) were defined by a combination of lactation and pregnancy status, year of measure, and season of measure. CGs with less than five observations were excluded from the analysis. Age as covariate linear and quadratic also was included in the analyses. The regression of linear age was fitted by breed group. Quadratic age would allow modeling more accurately the effect of age on weight, instead of assuming that it has a linear effect.

2.3.4.1. *Model of analysis of mature weight*

A repeated-measure sire model was used for the analyses of MW. This model (Model 1) was:

$$y_{ijklmn} = \mu + BG_j + CG_k + c_l + s_m + \beta_j x + \beta x^2 + e_{ijklmn}$$

Where y_{ijklmn} were the observations of MW of the l^{th} cow, of the j^{th} breed group, in the k^{th} contemporary group, progeny of the m^{th} sire, μ was the general mean, BG_j was the

effect of the j^{th} breed group ($j = 1, \dots, 10$), CG_k was the effect of the k^{th} contemporary group ($k = 1, \dots, 55$), c_l was the permanent environmental effect of the l^{th} cow $\sim (0, \sigma^2_c)$ ($l = 1, \dots, 698$), s_m was the random effect of m^{th} sire $\sim (0, \sigma^2_s)$ ($m = 1, \dots, 71$), x was the age of the l^{th} cow in the n moment, β_j was the regression coefficient of weight on age x (linear) of the j^{th} breed group, β was the regression coefficient of weight on age x (quadratic), e_{jklmn} was the random residual effect of the $jklmn^{\text{th}}$ observation $\sim (0, \sigma^2_e)$.

The relationships among sires were not considered in these analyses. Statistical analyses were conducted using the PROC MIXED of SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC), with the ESTIMATE statement to create the contrast and the LSMEANS statement to predict the means by breed group and age.

2.3.4.2. *Model of analysis of crossbreeding effects*

The estimation of crossbreeding parameters was carried out applying the additive – dominant model. Maternal effects were not included in these statistical analyses due to they are considered important until weaning (Sölkner and James, 1990a; Koch, 1972).

The least squares means and variance-covariance matrix per breed per age obtained from Model 1 were subsequently used to estimate the crossbreeding parameters by generalized least-squared analysis (GLS). To avoid linear dependencies between racial proportions, the estimable additive effect coefficients were calculated as deviation from H/H.

The regression model used for the estimation of crossbreeding parameters (Model 2) was the following:

$$BGM_{ij} = \mu + \alpha_i g_i + \delta_{iH} h_{iH} + e_{ij}$$

Where BGM_{ij} was the vector of least square means for MW for each breed group at each age estimated with the first model (Model 1), μ was an intercept, g_i was the additive effect of the breed i^{th} , h_{iH} was the heterosis effect because of crossing i^{th} with H/H, e_{ij} was the random residual effect ($\text{var}(e_{ij}) = \sigma^2_e V$). V was the error variance—

covariance matrix of BGM_{ij} , α_i was the proportion of breed i contribution to the cow, which was calculated as $\alpha_i = \frac{1}{2} (\alpha_i^S + \alpha_i^D)$, it was expressed as difference from H/H: $\alpha^* = \alpha_i - \alpha_{H/H}$, δ_{iH} denotes the probability that at a randomly chosen locus of an individual, one allele come from the i^{th} breed and the other from the H/H. It was derived as $\delta_{iH} = \alpha_i^S \alpha_{H/H}^D + \alpha_{H/H}^S \alpha_i^D$, where α_i^S and α_i^D were the breed i contribution in the sire and dam of the individual, and $\alpha_{H/H}^S$ and $\alpha_{H/H}^D$ were the H/H contribution in the sire and dam of the individual, respectively (Wolf et al., 1995).

These analyses were performed using the MIXED procedure of SAS (SAS Inst. Inc., Cary, NC), with the ESTIMATE statement.

2.4. Results and Discussion

2.4.1. Average daily gain of different breed groups

The regression linear coefficient of weight on age $\times$ (β) represents the average daily gain of the cows of each breed group. For the breed groups analyzed from 4 yr of age to 8.5 yr of age, these coefficients β are in the range from 0.15 kg/d (N/NH, N/H, H/H, and A/H) to 0.21 kg/d (H/NH). The growth rates tended to be more similar according to the H/H percentage than according to the racial origin. However, only two breed groups differed significantly from H/H: S/H (0.16 kg/d, $P < 0.001$) and H/NH (0.21 kg/d, $P = 0.05$) (Fig 1).

Previous reports have shown that *Bos indicus* $\times$ *Bos taurus* crossbred steers aged about 10 mo present higher average daily gain than *Bos taurus* $\times$ *Bos taurus* crossbreds (0.18 and 0.07 kg/d, respectively) feeding *ad libitum* pasture hay diet (Frisch y Vercoe, 1977). Other study compared average daily gain of H/H, A/A and their crossbred heifers on two levels of feed (high and low plane of nutrition) and they report gains of 0.82 and 0.73 kg/d for crossbred and purebred heifers, respectively, on the high plane, and 0.30 and 0.36 kg/d on the low, showing an interaction for gain between level of nutrition and breed (Wiltbank et al., 1969). The level of nutrition in this study is likely similar to the low plane because of the grazing condition of our herd, however, the

average daily gain of crossbred cows involving A/A and H/H did not differ significantly from H/H.

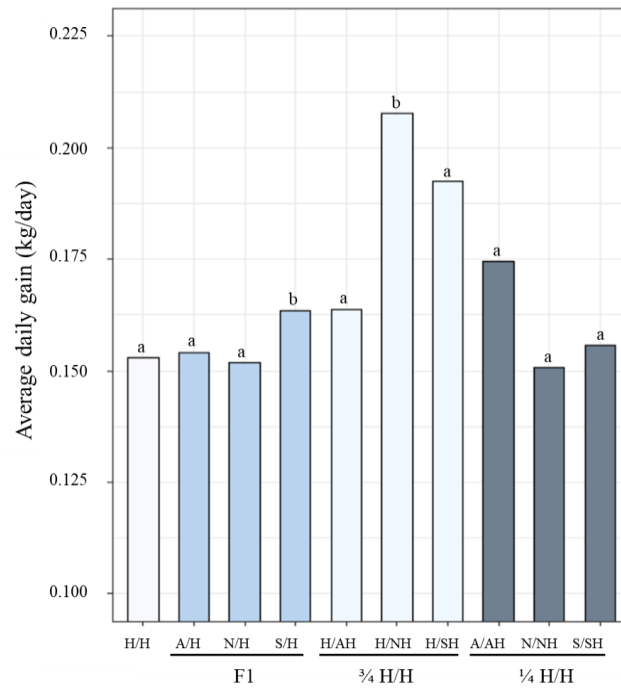


Fig 1. Average daily gain (kg/d) from 4 to 8.5 yr of age

2.4.2. Estimated mature weight of different breed groups

The results of the least square means by breed group from 4 to 6 yr of age will be presented in Table 2. All breed group increased in weight from 4 to 6 yr of age. The weight gain between 4 and 6 yr of age of H/H and F1 was about 8%. A similar pattern was observed in the backcrosses to N/N and S/S. On the other hand, the increase in that period in H/H backcrosses was between 12 and 17%, which indicates that they reach the MW at ages more advanced. These patterns did not necessarily imply differences in MW.

Estimates of breed-group means for MW were slightly lower than other estimates for the same breeds at similar ages for other authors (Arango et al., 2004). However, they use improved pastures and supplemental silage or hay during the experimental period.

Table 2

Mature cow weight (kg) for breed group by age

Breed group ^a	Age of cows (yr)				
	4	4.5	5	5.5	6
<i>Purebred</i>					
H/H	357±3.4	368±3.7	376±3.5	383±3.7	387±4.0
<i>F1</i>					
A/H	367±3.4*	378±3.3*	386±3.5*	393±3.7*	397±4.0*
N/H	398±3.9***	409±3.8***	417±3.9***	423±4.0***	428±4.3***
S/H	377±3.5***	390±3.5***	400±3.6***	409±3.8***	415±4.1***
<i>Backcrosses</i>					
H/AH	335±13.8	348±13.0	358±13.4	367±14.9	374±17.3
H/NH	417±13.2***	437±12.2***	456±13.2***	472±16.0***	487±19.7***
H/SH	360±12.5	378±11.4	394±13.2	408±16.9	420±21.6
A/AH	353±15.2	368±14.5	380±14.7	391±15.8	399±17.6
N/NH	375±25.2	385±16.8	393±29.0	399±48.1	404±68.5
S/SH	395±15.5*	406±14.7*	415±15.1*	422±16.5*	427±18.8*

Breeds: A/A= Angus, H/H=Hereford, N/N=Nellore, S/S=Salers.

^a Sire and dam breed group at the left and right of the slash, respectively.

Weights of A/H were significantly heavier than H/H ($P < 0.05$) by a difference of about 10 kg at every age, which is roughly 3%. Arango et al. (2002) reported similar results, in their study reciprocal H/A cows were heavier than both A/A and H/H ($P < 0.01$) by differences that tended to increase with age from 18 kg (2 yr of age) to 29 kg (7 yr of age). The N/H cows were also consistently heavier ($P < 0.001$) than H/H at every age by differences that remained at 41 kg (11%). A similar situation was reported by Arango et al. (2004). They reported N/H to be heavier than H/H from 45 kg at 2 yr of age to 35 kg at 6 yr of age. The H/NH backcrosses showed the highest superiority from H/H ranging from 60 at 4 yr of age to 100 kg at 6 yr of age ($P < 0.001$). The S/H cows were significantly heavier than H/H, with differences that tended to increase with the age ranging from 20 (6%) to 28 kg (7%) ($P < 0.001$). The S/SH cows also showed a superiority from H/H of roughly 40 kg ($P < 0.05$). Arango et al. (2004) also founded that S/H outweighed H/H by roughly 60 kg from 2 to 6 yr of age.

The number of records used for estimating means of H/H and F1 was higher than for backcrosses, this is reflected in the standard error of the estimates. While for the F1 groups the standard errors are from 3.3 kg (A/H at 4.5 yr of age) to 4.0 kg (N/H at 6 yr of age), for backcrosses they are from 11.4 kg (H/SH at 4.5 yr of age) to 68.5 kg (N/NH at 6 yr of age).

2.4.3. Additive and non-additive genetic effects

Crossbreeding effects from 4 to 6 yr of age are presented in Table 3.

Table 3

Estimates of crossbreeding parameters for mature weight (kg) by age

	Age of cow (yr)				
	4	4.5	5	5.5	6
H/H ^a					
(kg)	361.0±3.3	368.9±3.3	377.9±3.4	384.4±3.6	389.0±4.0
Additive effects ^b					
g^I_A	-20.1±30.8	-9.6±29.4	-2.4±29.8	5.1±32.0	12.7±35.6
g^I_N	-10.6±50.7	-9.3±34.0	-10.0±58.2	-10.6±96.3	-10.8±137.1
g^I_S	47.7±31.1	53.0±29.8	51.5±30.6	50.6±33.5	49.6±38.0
Heterosis ^c					
h^I_{AH}	14.9±16.1	12.5±15.4	8.8±15.7	5.5±16.8	1.9±18.7
h^I_{NH}	44.5±25.9	47.0±17.8†	46.7±29.6	46.8±48.5	46.3±68.8
h^I_{SH}	-4.0±16.4	-5.6±15.7	-3.1±16.1	-0.5±17.6	1.8±19.9

^a Hereford least square means for mature weight ± standard error of the additive – dominant model.

^b g^I_A , g^I_N , and g^I_S are the individual additive effects of Angus, Nellore, and Salers as deviation from Hereford

^c h^I_{AH} , h^I_{NH} , and h^I_{SH} are the individual heterosis between Angus – Hereford, Nellore – Hereford and Salers – Hereford, respectively.

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, † $P < 0.1$.

The g^I of A/A did not have significant differences to H/H for MW at any age. However, Morris (1987) comparing these breeds reported from 6 to 14 kg of superiority from H/H. Melucci et al. (2006) obtained g^I_A of -43.5 kg when comparing to H/H. The g^I of N/N had non-significant effect for MW at any age, which is in agreement with the result of Boenig (2011) for crosses between H/H and Brahman. Non-significant estimates for g^I of S/S were found for MW in the range of ages studied. Theunissen et al. (2013) estimated additive effects of cows at calving for Afrikander and different racial-origin breeds. The direct effects were 62.6 kg for Brahman (Zebu breed), 10.2 kg and 180.1 kg for Simmental and Charoláis (Continental breeds) and 48.8 for H/H as deviation from Afrikander. These results show a large difference in size among Continental breeds.

The h^I between A/A and H/H had non-significant effect even though the absolute values were as great as that reported by other authors. Cundiff (1970) reported 12.5 kg of $h^I_{A/H}$ for weight adjusted by the condition score of cows from 6 to 9 yr of age ($P < 0.05$). Melucci et al. (2006) reported the highest value (27.6 kg; $P < 0.05$) for these breeds. Similar estimates were found by Morris et al. (1987), reporting between 23 kg and 26 kg. Arango et al. (2004) indicated that the levels of heterosis between A/A and H/H tended to decrease with the age, at 2 yr of age they found 19 kg of heterosis ($P < 0.01$), at 3 and 4 yr of age the value was 17 kg ($P < 0.01$) and at 6 yr of age the estimate was 5 kg ($P < 0.05$).

The h^I between N/N and H/H had significant effect at 4.5 yr of age being of 47.0 kg ($P < 0.1$). Other crossbreeding experiments carried out in Texas University reported similar estimates for Brahman – H/H crosses 47.9 kg for F1 and 34.9 kg for F2 (Boenig, 2011) and 32.7 kg for F1 and 42.1 kg for F2 (Key, 2005).

The estimate of h^I between S/S and H/H was non-significant. Theunissen et al. (2013) indicate 39.5 kg of heterosis for cow weight at calving for H/H – Simmental crosses and -27.1 kg for H/H – Charoláis crosses. These results differ from the obtained in our study, but Continental breeds have a wide range of weights and the authors did not find similar studies involving Salers breed.

The effects of heterosis are known to be higher for traits with low heritabilities such as reproduction traits (Arthur et al., 1999). Nevertheless, MW has been reported within the groups of traits with medium-high heritabilities, ranged from 0.28 in Hereford using repeated measure mean at 4 yr of age (Meyer, 1995) to 0.56 for Angus at the same age (Costa et al., 2011). Despite the reported heritability values, heterosis levels have been important both in this study for N/H at 4.5 yr of age and in those found in the literature. In regards to heterosis levels at different ages, while some authors emphasize that the levels decrease with age (Arango et al., 2004; Smith et al., 1976) other authors indicate that the levels are maintained from the year to maturity (Gregory et al., 1992).

Regarding the accuracy of the estimates, the additive genetic effect presented high standard errors, roughly twice the standard error of heterosis estimates. It has been reported that the accuracy of the estimate of heterosis is always greater than the accuracy of the additive genetic effects (approximately 20% fewer animals are required to obtain the same precision) (Cunningham and Connolly, 1989). The lack of MW records of purebred cows and reciprocal crosses may have led to high estimates of standard errors. It is likely that more animals and breed groups would have obtained greater precision in the estimates and more parameters would have had a significant effect.

The use of an animal model, which considers all genetic relationships, is a more complete method of analysis for crossbreeding data. The relationship matrix was not available for the data set used in this study. However, since sires were balanced across the cow-breed group and at least one was repeated per breed per year, in addition to the fact that the cows of the general herd (without known genealogy) were rotating every year, the use of an animal model is expected to provide little additional information.

The crossbreeding parameters in this study were estimated for different ages since the time when the cows reach the MW is not clear and different growth patterns have been reported for different breeds. Some authors have reported that the cows

would reach their mature weight at 5 yr of age (Goldberg and Ravagnolo, 2015; Kaps et al., 1999), 6 yr of age (Boenig, 2011), or at more advanced ages: 7 yr of age (Choy et al., 2002; Gregory et al., 1992). However, Arango et al. (2004) analyzing the weight of British, Continental and Zebu cows found that by 4 yr of age, the cows had accumulated most of their final weight (98.6%). Other authors have reported that Nellore reaches maturity at about 3 to 5 yr of age (Mercadante, 2001; Rosa et al., 2001).

2.5. Conclusions

All genetic groups continued gaining weight through 6 yr of age. The F1, H/NH, and S/SH cows were consistently heavier than Hereford. The results of crossbreeding parameters have shown that additive effects did not increase MW at any age. The effects of heterosis were mostly non-significant except for N/H at 4.5 yr of age, with an α of 0.1. This suggests that this effect could lead to an increase in MW of N/H explained by dominance effects. The differences in MW estimated allow the breeders to match the genetic groups with the food resources of the system to maximize the economic profit.

Declarations of interest

None of the authors have financial or personal relationship that could influence the content of this paper.

Acknowledgments

We gratefully acknowledge to Caja Notarial de Seguridad Social for the financial support and Facultad de Agronomía (Uruguay) for providing the data for this study. We also thank Gabriel Ciappesoni and Jorge Urioste for the comments. The research that generated the results presented in this publication received financial support from the National Agency of Research and Innovation under the code POS_NAC_2016_1_129902.

2.6. References

- Arango, J.A., Cundiff, L.V., Van Vleck, L.D., 2002. Breed comparisons of Angus, Brahman, Hereford, Pinzgauer, Sahiwal, and Tarentaise for weight, weight adjusted for condition score, height, and body condition score. *J. Anim. Sci.* 80, 3142–3149.
- Arango, J.A., Cundiff, L.V., Van Vleck, L.D., 2004. Comparisons of Angus, Charoláis, Galloway, Hereford, Longhorn, Nellore, Piedmontese, Salers, and Shorthorn breeds for weight, weight adjusted for condition score, height, and condition score of cows. *J. Anim. Sci.* 82, 74–84.
- Arthur, P.F., Hearnshaw, H., Stephenson, P.D., 1999. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: Cow and calf performance in two environments. *Livest. Prod. Sci.* 57, 231–241.
- Boenig, L., 2011. Heterosis and heterosis retention for reproductive and maternal traits in Brahman x Hereford crossbred cows. Diss. MS Thesis, Texas A&M Univ., College Station.
- Bullock, K.D., Bertrand, J.K., Benyshek, L.L., 1993. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 71, 1734–1741.
- Chenoweth, P.J., 1994. Aspects of reproduction in female *Bos indicus* cattle: a review. *Australian Veterinary Journal* 71, 422–26.
- Choy, Y., Brinks, J., Bourdon, R.M., 2002. Repeated-measure animal models to estimate genetic components of mature weight, hip height, and body condition score. *J. Anim. Sci.* 80, 2071–2077.
- Costa, R., Misztal, I., Elzo, M., Bertrand, J., Silva, L., Łukaszewicz, M., 2011. Estimation of genetic parameters for mature weight in Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 89, 2680–2686.

- Cundiff, L.V., 1970. Experimental results on crossbreeding cattle for beef production. J. Anim. Sci. 30, 694–705.
- Cunningham, E.P., Connolly, J., 1989. Efficient design of crossbreeding experiments. Theoretical and applied genetics, 78(3), 381–386.
- Di Marco, O., 2006. Rendimiento de res. La industria cárnica latinoamericana. 26, 142.
- Dickerson, G.E., 1969. Experimental approaches to utilizing breed resources. Anim. Breed. Abst. 37, 191–202.
- Dickerson, G.E., 1973. Inbreeding and heterosis in animals. Proc. Anim. Breed. Genet. Symp. in Honor of Dr. Jay Lush. American Society of Animal Science, pp. 54–77.
- Evans, J.L., Golden, B.L., Hough, B.L., 2002. A new genetic prediction for cow maintenance energy requirements. In: Proc. Beef Improv. Fed. Symp., Oklahoma State Univ., Stillwater. pp. 79–88.
- Ferrell, C.L., Jenkins, T.G., 1985. Cow type and the nutritional environment: Nutritional aspects. J. Anim. Sci. 61, 725–741.
- Frisch, J.E., Vercoe, J.E., 1977. Food intake, eating rate, weight gains, metabolic rate and efficiency of feed utilization in *Bos taurus* and *Bos indicus* crossbred cattle. Anim. Production, 25, 343–358.
- Gardner, C.O., Eberhart, S.A., 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22(3), 439–452.
- Gimeno, D., Avendaño, S., Severino, R., 1995. Elección de un diseño óptimo de cruzamientos en un experimento con cuatro razas bovinas, in: Mem. XIV Reunión Lat.-Amér. Prod. Anim. Rev. Argent. Prod. Anim. p. 15.
- Goldberg, V., Ravagnolo, O., 2015. Description of the growth curve for Angus pasture-fed cows under extensive systems¹. J. Anim. Sci. 93, 4285–4290.

- Gregory, K.E., Cundiff, L.V., 1980. Crossbreeding in beef cattle: Evaluation of systems. *J. Anim. Sci.* 51, 1224–1242.
- Gregory, K.E., Cundiff, L.V., Koch, R.M., 1991. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for preweaning traits of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 69, 947–960.
- Gregory, K.E., Cundiff, L.V., Koch, R.M., 1992. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations on actual weight, adjusted weight, hip height, and condition score of beef cows. *J. Anim. Sci.* 70, 1742–1754.
- Jenkins, T.G., 2009. Interbreed evaluation of beef cattle productivity under low and moderate dry matter available. In: *Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet. Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*, pp. 113–116.
- Kaps, M., Herring, W.O., Lamberson, W.R., 1999. Genetic and environmental parameters for mature weight in Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 77, 569–574.
- Key, K.L., 2005. Heterosis and heterosis retention for reproductive and maternal traits in Brahman - British crossbred cows. Ph.D. Diss. Texas, United States. Texas A&M University.
- Kinghorn, B.P., Vercoe, P.E., 1989. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. *Anim. Sci.* 49, 209–216.
- Koch, R.M., 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal Effects in Beef Cattle. *J. Anim. Sci.* 35, 1316–1323.
- Lema, O.M., Gimeno, D., Dionello, N.J., Navajas, E.A., 2011. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nellore crossbred calves: Individual and maternal additive and non-additive effects. *Livest. Sci.* 142, 288–297.

- Melucci, L.M., Mezzadra, C.A., Villarreal, E.L., 2006. Genetic components for breeding system traits in Angus-Hereford crossing. Proc. 8th World Congr. Genet. Appl. to Livest. Prod. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil, 13-18 August 2006 (pp. 13–17). Instituto Prociência.
- Mercadante, M.E., 2001. Análise de um experimento de seleção para crescimento em bovinos Nelore: respostas direta no peso ao sobreano e correlacionadas no tamanho e reprodução das matrizes. PhD Diss. San Pablo, Brasil. Universidade de Sao Paulo. 106 p.
- Meyer, K., 1995. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. Livest. Prod. Sci. 44, 125–137.
- Meyer, K., Johnston, D., Hans-Ulrich, G., 2004. Estimates of the complete genetic covariance matrix for traits in multi-trait genetic evaluation of Australian Hereford cattle. Aust. J. Agric. Res. 55, 195–210.
- Morris, C.A., Baker, R.L., Carter, A.H., Hunter, J.C., 1987. Reciprocal crossbreeding of Angus and Hereford cattle 3. cow weight, reproduction, maternal performance, and lifetime production. New Zeal. J. Agric. Res. 30, 453–467.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rosa, A.D., Lôbo, R.B., Oliveira, H.N. De, Bezerra, L.A.F., Reyes Borjas, A.D.L., 2001. Peso adulto de matrizes em rebanhos de seleção da raça Nelore no Brasil. Rev. Bras. Zootec. 30, 1027–1036.
- SAS Institute Inc., 2014. SAS/STAT® 13.2 User's Guide: High-Performance Procedures. Cary, NC: SAS Institute Inc.

- Smith, G.M., Fitzhugh, H.A., Cundiff, L. V., Cartwright, T.C., Gregory, K.E., 1976. Heterosis for maturing patterns in Hereford, Angus and Shorthorn cattle. *J. Anim. Sci.* 43, 380–388.
- Sobek, Z., Nienartowicz-Zdrojewska, A., Różańska-Zawieja, J., Siatkowski, I., 2015. The evaluation of gestation length range for different breeds of Polish dairy cattle. *Biometrical Letters.* 52, 37–45.
- Sölkner, J., James, J.W., 1990a. Optimum design of cossbreeding experiments: I. A basic sequential procedure. *J. Anim. Breed. Genet.* 107, 61–67.
- Sölkner, J., James, J.W., 1990b. Optimum design of crossbreeding experiments: II. Optimum relationship structures of animals within and between genetic groups. *J. Anim. Breed. Genet.* 107, 411–420.
- Sölkner, J., Fucks, W., 1994. ODCE Optimum design of crossbreeding experiments. Version 1.0.
- Theunissen, A., Scholtz, M., Neser, F., 2013. Crossbreeding to increase beef production: additive and non-additive effects on weight traits. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 43, 143-152.
- Wiltbank, J.N., Kasson, C.W., Ingalls, J.E., 1969. Puberty in crossbred and straightbred beef heifers on two levels of feed. *J. Anim. Sci.* 29, 602–5.
- Wolf, J., Distl, O., Hyánek, J., Grosshans, T., Seeland, G., 1995. Crossbreeding in farm animals. V. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. *J. Anim. Breed. Genet.*, 112, 81–94.

3. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

La eficiencia de los sistemas de producción de carne depende de varios factores entre los que se destacan el precio de venta y peso al destete de los terneros (Ramsey *et al.*, 2005), así como la producción de leche y el peso adulto de las vacas (Crook *et al.*, 2010). El peso adulto es una característica económicamente relevante por su asociación con los costos de mantenimiento del sistema y con los ingresos del mismo. En promedio, del 70 al 75% de los requerimientos de energía anuales de una vaca se destinan al mantenimiento (Ferrell y Jenkins, 1985). Por otro lado, producir kilogramos de vaca gorda/ha en sistemas de cría extensivos tiene un rol fundamental, ya que la mitad de los ingresos en estos sistemas provienen de la venta de vacas de invernada (Soares de Lima y Montossi, 2014).

Aunque la última Auditoría Bovina (Brito *et al.*, 2013) reporta que el 37,6% de la faena corresponde a animales cruza en Uruguay no existen estudios previos en estimación de parámetros de cruzamiento para peso adulto de la vaca.

Los trabajos internacionales en estimación de parámetros en peso de vacas de carne reportan estimaciones en su mayoría entre cruza británicas, con menor proporción de cruza de británicas con cebuínas, existiendo pocos estudios que incluyan razas continentales.

Respecto al efecto aditivo individual, cuando se comparó Hereford con Angus, algunos autores no encontraron diferencias significativas (Arango *et al.*, 2002b), mientras que otros reportaron valores de g^l de Hereford hasta 43 kg superiores a los de Angus (Melucci *et al.*, 2006). También se reportó un g^l de Hereford mayor al de la continental Simmental (38,6 kg de superioridad), aunque en comparación con la continental Charoláis los reportes muestran una inferioridad de Hereford de 130 kg (Theunissen *et al.*, 2013). Cuando se comparó con Brahman, la raza Hereford mostró una superioridad de 13,8 kg (Theunissen *et al.*, 2013).

En relación a estimaciones de heterosis en la literatura, para cruza entre británicas se reportó desde 12,5 kg (Cundiff, 1970) hasta 28 kg (Stewart y Martin,

1981), mientras que las estimaciones con continentales han sido inconsistentes, siendo 39,5 kg para la craza Hereford – Simmental y -27,1 kg para la craza Hereford – Charoláis (Theunissen *et al.*, 2013). El mayor valor de heterosis se encontró para la craza de Hereford con Brahman (47,9 kg; Boenig, 2011).

En base a los antecedentes, el trabajo de tesis de Maestría tuvo como objetivo principal estimar los parámetros genéticos de cruzamientos asociados al peso adulto de vacas de cría en cruzamientos entre razas británicas, continentales y cebuínas, en condiciones de pastoreo de campo natural. Para alcanzar este objetivo se utilizó el modelo aditivo – dominante.

Los resultados muestran que todos los grupos raciales incrementaron su peso entre los 4 y los 6 años. Todas las F1 fueron significativamente más pesadas que Hereford desde 10 kg para la craza con Angus hasta 41 kg para la craza con Nelore. La diferencia de Hereford con Salers incrementó con la edad, siendo de 20 kg a los 4 años y de 28 kg a los 6 años. También fueron superiores a Hereford las cruas S/SH y N/NH.

Los resultados de los parámetros reflejan que las razas puras no tuvieron un efecto significativo en el aumento del peso adulto de las vacas. Sólo fue posible detectar diferencias significativas en la estimación de heterosis para la craza Nelore – Hereford a los 4,5 años, con una superioridad de 47 kg ($P>0,1$).

En cuanto a los niveles de heterosis a diferentes edades no hay un consenso, mientras algunos autores destacan que los niveles disminuyen con la edad (Arango *et al.* 2004, Smith *et al.* 1976) otros autores señalan que los niveles se mantienen desde el año hasta la madurez (Gregory *et al.*, 1992).

Las estimaciones de los parámetros genéticos presentaron errores estándar altos, principalmente los efectos genéticos aditivos. Se ha reportado que la precisión de la estimación de heterosis es siempre mayor a la de los efectos aditivos (se requiere aproximadamente 20% menos de animales para obtener la misma precisión) (Cunningham y Connolly, 1989).

Cabe resaltar que el diseño de estos experimentos no incluyó hembras puras de las razas Nelore y Salers por no estar disponibles en el país. Esto repercute en las estimaciones de los parámetros, ya que según Sölkner y James (1990c) la exclusión de una o ambas razas puras aumenta severamente los errores estándar de los efectos, llevando a la necesidad de utilizar el doble de los recursos para obtener una misma precisión. Este mismo estudio reporta que la estimación de diferencias entre razas a partir de una raza pura y varias cruas es extremadamente ineficiente en relación a contar con ambas razas puras, la eficiencia es de aproximadamente el 20% de la comparación con los mismos grupos y las dos razas puras. Los autores enfatizan que la importación de hembras puras se justificaría incluso en situaciones de altos costos.

Respecto a las pérdidas por recombinación, se ha reportado que para obtener buenas estimaciones se necesita cubrir dos requerimientos: i) gran número de registros de distintas combinaciones raciales (Kinghorn y Vercoe, 1989) y ii) igual proporción de razas puras, F1 y F2 (Cunningham y Connolly, 1989). En caso de que no esté disponible una de las razas puras, se deben remplazar por primeras y segundas retrocruas hacia esta raza (Sölkner y James, 1990c). En nuestro caso, los registros disponibles de peso adulto de animales que aportan para la estimación de este efecto fueron primeras retrocruas que aportan sólo el 2,3% de los datos por lo cual se decidió no incluirlas en los análisis.

Las razas involucradas al presente pueden haber sufrido cambios en sus poblaciones debido a selección (con un cambio en los efectos aditivos). Actualmente no se dispone de resultados más recientes que involucren estas razas, con este alcance en Uruguay. Una aproximación al estado actual de las razas se puede medir con el progreso que han experimentado a nivel nacional hasta la actualidad. En cuanto a Nelore y Salers no está documentada la evolución, pero para el caso de Hereford y Angus las evaluaciones genéticas nacionales muestran una tendencia a un aumento en el peso adulto de las vacas de 1,7 kg por año para Hereford en el período 1990 – 2017 (Ravagnolo et al., 2017a) y de 1,4 kg por año para Angus entre 1993 y 2017 (Ravagnolo et al., 2017b). En los resultados de la evaluación genética 2018 se puede ver que gran porcentaje de los toros de ambas razas utilizados en los experimentos

tienen evaluación. El promedio ponderado de percentil para los padres Angus es de 44 y para Hereford es de 25. Teniendo en cuenta la ubicación de los toros en los percentiles, la muestra de los toros Angus seleccionados en los experimentos es representativa del Angus 2018. Sin embargo, por la ubicación de los toros Hereford, sus hijas puras en la actualidad serían aproximadamente 15 kg más livianas que el promedio de Hereford 2018.

Por otro lado, los resultados indican un incremento del peso adulto en hembras cruza Hereford – Nelore. Si bien está reportado que las cruza de británicas con cebuínas requieren un 5% menos de energía para mantenimiento (NRC, 2000), en este estudio la cruza N/H supera en peso vivo en un 11% a la Hereford pura entre los 4 y los 6 años. En el mismo sentido, la retrocruza H/NH la supera por un 17% a los 4 años y esta diferencia aumenta hasta alcanzar un 26% a los 6 años. Esta superioridad respecto al peso de Hereford implica que estas cruza también pueden representar un incremento en los costos de mantenimiento del rodeo.

Los sistemas criadores constituyen aproximadamente el 50% de los predios ganaderos del país y las prácticas de cruzamiento son adoptadas a menudo sin información precisa de los efectos genéticos que intervienen. Los parámetros de cruzamiento representan una herramienta fundamental para combinar con la información existente y diseñar los sistemas en base al conocimiento científico generado en el país.

Una limitante en el trabajo fue la escasez de registros de hembras de las razas puras y retrocruzas que no permitió obtener buenas precisiones en las estimaciones de los parámetros. Como análisis alternativo se podría utilizar la metodología bayesiana, ya que en el contexto bayesiano la incertidumbre se describe utilizando la probabilidad como una medida de incertidumbre (Blasco, 2005). Estos métodos han sido ampliamente utilizados en mejoramiento animal para la estimación de parámetros genéticos (Mendes Malhado *et al.*, 2012).

Por otro lado, Lo *et al.* (1993) han demostrado que en cruzamientos existe una varianza de segregación que debe ser considerada en los modelos de análisis. La misma

es una variación aditiva adicional producida por la segregación de alelos con frecuencias génicas diferentes en las poblaciones parentales que determina que exista una menor varianza aditiva en la F1 que en la F2. Lande (1981) define a la varianza de segregación como la diferencia entre la varianza aditiva de la F2 y la F1. A nivel internacional se han hecho estimaciones de la varianza de segregación para ganado de carne (Birchmeier *et al.*, 2002) pero los datos en el presente estudio no permitieron su estimación ya que son necesarios registros de F2, F3, etc. Debido a que en nuestro país no se han realizado investigaciones en esa línea, podría ser evaluada en estudios futuros ya que sería conveniente incorporarla en los análisis de cruzamientos.

El presente trabajo expone los primeros resultados nacionales en estimaciones de peso adulto y parámetros de cruzamientos de vacas de distintos orígenes raciales a diferentes edades mantenidas bajo condiciones de campo natural. Estos resultados son un aporte al conocimiento de una característica relevante, de la cual se cuenta con escasas estimaciones a nivel mundial y que, a nivel nacional, constituyen un primer paso para el diseño de sistemas comerciales de cruzamiento que contemplen el peso adulto de la vaca.

4. **BIBLIOGRAFÍA GENERAL**

- Albuquerque L, Meyer K. 2001. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *Journal of Animal Science*, 79(11): 2776–2789.
- Arango JA, Cundiff LV, Van Vleck LD. 2004. Comparisons of Angus, Charoláis, Galloway, Hereford, Longhorn, Nellore, Piedmontese, Salers, and Shorthorn breeds for weight, weight adjusted for condition score, height, and condition score of cows. *Journal of Animal Science*, 82(1): 74–84.
- Arango JA, Cundiff LV, Van Vleck LD. 2002a. Genetic parameters for weight, weight adjusted for body condition score, height, and body condition score in beef cows. *Journal of Animal Science*, 80(12): 3112–3122.
- Arango JA, Cundiff LV, Van Vleck LD. 2002b. Breed comparisons of Angus, Brahman, Hereford, Pinzgauer, Sahiwal, and Tarentaise for weight, weight adjusted for condition score, height, and body condition score. *Journal of Animal Science*, 80(12): 3142–3149.
- Arango JA, Plasse D. 2002. Cow weight in a closed Brahman herd. En: *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (7°, 2002, Montpellier, France)*. Electronic proceedings. CD-ROM
- Berretta EJ, Montossi F, Brito G. 2014. Alternativas tecnológicas para los sistemas ganaderos del Basalto. Montevideo. INIA. 568 p.
- Berretta EJ. 1994. Producción de pasturas naturales en el Basalto. En: *Pasturas y producción animal en áreas de ganadería extensiva*. Montevideo. INIA. (INIA Serie Técnica), 13: 12-23.
- BIF (Beef Improvement Federation). 2018. Guidelines for uniform beef improvement programs, ninth edition. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <https://beefimprovement.org/wp->

- Birchmeier AN, Cantet RJ, Fernando RL, Morris CA, Holgado F, Jara A, Santos Cristal M. 2002. Estimation of segregation variance for birth weight in beef cattle. *Livestock Production Science*, 76(1–2): 27–35.
- Blasco A. 2005. The use of Bayesian statistics in meat quality analyses: A review. *Meat Science*, 69(1): 115–122.
- Boenig L. 2011. Heterosis and heterosis retention for reproductive and maternal traits in Brahman x Hereford crossbred cows. Ms. Thesis. Texas, Estados Unidos. Texas A&M University. 79 p.
- Brinks JS, Clark RT, Kieffer NM, Quesenberry JR. 1962. Mature weight in Hereford range cows—heritability, repeatability, and relationship to calf performance. *Journal of Animal Science*, 21(3): 501–504.
- Brito G, Correa D, San Julián R. 2013. Tercera auditoría de calidad de carne vacuna del Uruguay. Montevideo, Uruguay. INIA-INAC. 34 p.
- Brown CJ, Franks L. 1964. Factors affecting size of young beef cows. *Journal of Animal Science*, 23(3): 665–668.
- Bullock KD, Bertrand JK, Benyshek LL. 1993. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford cattle. *Journal of Animal Science*, 71(7): 1734–1741.
- Butler OD, Reddish RL, King GT, Simms RL. 1956. Factors contributing to the difference in dressing percentage between Hereford and Brahman × Hereford steers. *Journal of Animal Science*, 15(2): 523–528.
- Cardellino R, Rovira J. 1987. Mejoramiento genético animal. Montevideo. Hemisferio Sur. 253 p.
- Chapuis C, Rodríguez H. 2011. Análisis de la estructura exportadora del Uruguay.

- Banco Central del Uruguay. Documentos de trabajo 2011002, Banco Central del Uruguay. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <https://www.bcu.gub.uy/Estadisticas-e-Indicadores/Documentos%20de%20Trabajo/2.2011.pdf>
- Chenoweth PJ. 1994. "Aspects of reproduction in female Bos indicus cattle: a review." Australian Veterinary Journal, 71(12): 422–26.
- Choy Y, Brinks J, Bourdon RM. 2002. Repeated-measure animal models to estimate genetic components of mature weight, hip height, and body condition score. Journal of Animal Science, 80(8): 2071–2077.
- Cockerham CC. 1980. Random and fixed effects in plant genetics. Theoretical and Applied Genetics, 56(3): 119–131.
- Costa R, Misztal I, Elzo M, Bertrand J, Silva L, Łukaszewicz M. 2011. Estimation of genetic parameters for mature weight in Angus cattle. Journal of Animal Science, 89(9): 2680–2686.
- Crook BJ, Naser FW, Bradfield MJ. 2010. Genetic parameters for cow weight at calving and at calf weaning in South African Simmental cattle. South African Journal of Animal Science, 40(2): 140–144.
- Cundiff LV. 1970. Experimental Results on Crossbreeding Cattle for Beef Production. Journal of Animal Science, 30(5): 694–705.
- Cunningham BE, Magee WT. 1988. Breed-direct, breed-maternal and nonadditive genetic effects for preweaning trait in crossbred calves. Canadian Journal of Animal Science, 68(1): 83–92.
- Cunningham EP, Connolly J. 1989. Efficient design of crossbreeding experiments. Theoretical and applied genetics, 78(3): 381–386.
- Di Marco O. 2006. Rendimiento de res. La industria cárnica latinoamericana, 26(142).

- Di Marco O. 1994. Crecimiento y respuesta animal. Balcarce, Buenos Aires: Asociación Argentina de Producción Animal. 129 p.
- Dickerson GE. 1978. Animal size and efficiency: Basic concepts. *Animal Production*, 27(3): 367–379.
- Dickerson GE. 1973. Inbreeding and heterosis in animals. *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honour of J.L. Lush., Champaign*, 54–77.
- Dickerson GE. 1969. Experimental approaches to utilizing breed resources. *Animal Breeding Abstract*, 37: 191–202.
- DIEA (Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2017. Producción [En línea]. En: Anuario estadístico agropecuario 2017. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/diea-anuario2017web01a.pdf>
- Espasandín AC, Ciria M. 2008. Recursos genéticos y ambientes de producción en la cría vacuna. En: Seminario de Actualización Técnica: Cría Vacuna. Treinta y Tres. INIA. (INIA Serie Técnica), 174: 25–39.
- Espasandín AC, Franco J, Oliveira G, Bentancur O, Gimeno D, Pereyra F, Rogberg M. 2006. Impacto productivo y económico del uso del cruzamiento entre Hereford y Angus en el Uruguay. En: Jornadas Uruguayas de Buiatría (34°, 2006, Centro Médico Veterinario, Paysandú, Uruguay). 41–52.
- Evans JL, Golden BL, Hough BL. 2002. A new genetic prediction for cow maintenance energy requirements. En: *Proc. Beef Improv. Fed. Symp., Oklahoma State Univ., Stillwater*. 79–88.
- Ferrell CL, Jenkins TG. 1985. Cow type and the nutritional environment: Nutritional aspects. *Journal of Animal Science*, 61(3): 725–741.
- Ferrell CL, Jenkins TG. 1984. Energy utilization by mature, nonpregnant, nonlactating cows of different types. *Journal of Animal Science*, 58(1): 234–243.

- Fitzhugh HA. 1976. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. *Journal of Animal Science*, 42(4): 1036–1051.
- Fox D, Black R. 1984. A system for predicting body composition and performance of growing cattle. *Journal of Animal Science*, 58(3): 725–739.
- Frisch JE, Vercoe JE. 1977. Food intake, eating rate, weight gains, metabolic rate and efficiency of feed utilization in *Bos taurus* and *Bos indicus* crossbred cattle. *Animal Production*, 25(3): 343–358.
- Gardner CO, Eberhart SA. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22(3): 439–452.
- Gimeno D, Avendaño S, Navajas E, Lamas A. 2002a. Utilización de cruzamientos como herramienta para el aumento del beneficio económico. En: Seminario de Actualización Técnica: Cruzamientos en Bovinos para Carne. Tacuarembó. INIA. (INIA Serie Técnica), 295: 5–9.
- Gimeno D, Aguilar I, Franco J, Avendaño S, Navajas E. 2002b. La ventaja del novillo cruza en sistemas extensivos de producción: Períodos de crecimiento: destete - tres años de edad. En: Seminario de Actualización Técnica: Cruzamientos en Bovinos para Carne. Tacuarembó. INIA. (INIA Serie Técnica), 295: 21–30.
- Gimeno D, Avendaño S, Severino R. 1995. Elección de un diseño óptimo de cruzamientos en un experimento con cuatro razas bovinas. En: Mem. XIV Reunión Latinoamericana de Producción Animal: Revista Argentina de Producción Animal, 15: 914–918.
- Gionbelli MP, Duarte MS, Valadares SC, Detmann E, Chizzotti ML, Rodrigues FC, Zanetti D, Gionbelli TR, Machado MG. 2015. Achieving body weight adjustments for feeding status and pregnant or non-pregnant condition in beef cows. *PloS one*, 10(3), e0112111.
- Goldberg V, Ravagnolo O. 2015. Description of the growth curve for Angus pasture-

- fed cows under extensive systems. *Journal of Animal Science*, 93(9): 4285–4290.
- Gregory KE, Cundiff LV, Koch RM. 1992. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations on actual weight, adjusted weight, hip height, and condition score of beef cows. *Journal of Animal Science*, 70(6): 1742–1754.
- Gregory KE, Cundiff LV, Koch R. 1991. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for preweaning traits of beef cattle. *Journal of Animal Science*, 69(3): 947–960.
- Gregory KE, Cundiff LV. 1980. Crossbreeding in beef cattle: Evaluation of systems. *Journal of Animal Science*, 51(5): 1224–1242.
- Greiner SP. 2009. Beef cattle breeds and biological types. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <http://pubs.ext.vt.edu/400/400-803/400-803.html>
- Henderson CR. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honour of J.L. Lush*. 10–41.
- INAC (Instituto Nacional de Carnes). 2017. Informe Estadístico: año agrícola julio 2016-junio 2017. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: https://www.inac.uy/innovaportal/file/15092/1/ejercicio-agricola-2017_web.pdf
- Jenkins TG. 2009. Interbreed evaluation of beef cattle productivity under low and moderate dry matter available. En: *Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*, 18: 113–116.
- Johnson S, Deutscher G, Parkhurst A. 1988. Relationships of pelvic structure, body measurements, pelvic area and calving difficulty. *Journal of Animal Science*, 66(5): 1081:1088.
- Kaps M, Herring WO, Lamberson WR. 1999. Genetic and environmental parameters for mature weight in Angus cattle. *Journal of Animal Science*, 77(3): 569–574.

- Key KL. 2005. Heterosis and heterosis retention for reproductive and maternal traits in Brahman - British crossbred cows. Ph.D. Thesis. Texas, Estados Unidos. Texas A&M University. 96 p.
- Kinghorn BP, Vercoe PE. 1989. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. *Animal Science*, 49(2): 209–216.
- Kinghorn BP. 1983. Genetic effects in crossbreeding. III. Epistatic loss in crossbred mice. *Zeitschrift Für Tierzüchtung Und Züchtungsbiologie*, 100(1-5): 209–222.
- Kirkpatrick M, Hill W, Thompson R. 1994. Estimating the covariance structure of traits during growth and ageing, illustrated with lactation in dairy cattle. *Genetics Research*, 64(1): 57–69.
- Kirkpatrick M, Lofsvold D, Bulmer M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics*, 124(4): 979–993.
- Koch RM, Dickerson GE, Cundiff LV, Gregory KE. 1985. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. *Journal of Animal Science*, 60(5): 1117–1132.
- Koch RM. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 35(6): 1316–1323.
- Köenen E, Gröen A. 1998. Genetic evaluation of body weight of lactating Holstein heifers using body measurements and conformation traits. *Journal of Dairy Science*, 81(6): 1709–1713.
- Komender P, Hoeschele I. 1989. Use of mixed-model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. *Livestock Production Science*, 21(2): 101–113.
- Lande R. 1981. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population. *Genetics*, 99(3-4): 541–553.

- Lema OM, Ravagnolo O, Soares de Lima JM. 2013. Avances en herramientas de selección para la cría: peso adulto, características reproductivas e índices de selección. En: Seminario de Actualización Técnica: Cría Vacuna. Treinta y Tres. INIA. (INIA Serie Técnica), 208: 27–34.
- Lema OM, Gimeno D, Dionello NJ, Navajas EA. 2011. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nellore crossbred calves: Individual and maternal additive and non-additive effects. *Livestock Science*, 142(1–3): 288–297.
- Lo L, Fernando RL, Grossman M. 1993. Genotypic covariance between relatives in multibreed population: additive model. *Theoretical and Applied Genetics*, 87(4): 423–430.
- Lofgreen GP, Hull JL, Otagaki KK. 1962. Estimation of empty body weight of beef cattle. *Journal of Animal Science*, 21(1): 20–24.
- Madalena FE. 2001. Consideraciones sobre modelos para la predicción del desempeño de cruzamientos en bovinos. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 9(2): 108–117.
- Marisquirena H. 2018. Informe de Comercio Exterior de Uruguay – 2017. Presidencia de la Nación. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: https://medios.presidencia.gub.uy/tav_portal/2019/noticias/AD_172/Informe%20Anual%20de%20Comercio%20Exterior%20-%202018.pdf
- Melucci LM, Mezzadra CA, Villarreal EL. 2006. Genetic components for breeding system traits in Angus-Hereford crossing. En: World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (8°, 2006, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil). Proceedings. Instituto Prociência. 03–51.
- Melucci LM, Villarreal, EL, Mezzadra CA, Sciotti AE. 1997. Comportamiento productivo de la raza Shorthorn utilizada como cruzante. En: Congreso Binacional de Producción Animal Argentina-Uruguay (1°, 1997, Paysandú, Uruguay). *Revista Argentina de Producción Animal*, 202–203.

- Mendes Malhado CH, Mendes Malhado AC, Amorim Ramos A, Souza Carneiro PL, Siewerdt F, Pala A. 2012. Genetic parameters by Bayesian inference for dual purpose Jaffarabadi buffaloes. *Archives Animal Breeding*, 55(6): 567–576.
- Mercadante ME. 2001. Análise de um experimento de seleção para crescimento em bovinos Nelore: respostas direta no peso ao sobreano e correlacionadas no tamanho e reprodução das matrizes. PhD Thesis. San Pablo, Brasil. Universidade de Sao Paulo. 106 p.
- Meyer K, Johnston D, Graser HU. 2004. Estimates of the complete genetic covariance matrix for traits in multi-trait genetic evaluation of Australian Hereford cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55(2): 195–210.
- Meyer K. 1995. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. *Livestock Production Science*, 44(2): 125–137.
- Morris CA, Baker RL, Carter AH, Hunter JC. 1987. Reciprocal crossbreeding of Angus and Hereford cattle 3. cow weight, reproduction, maternal performance, and lifetime production. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 30(4): 453–467.
- Morrow R, McLaren J, Butts WT. 1978. Effect of age on estimates of bovine growth-curve parameters. *Journal of Animal Science*, 47(2): 352–357.
- Newman S. 1999. Present and Future perspectives on selection for growth in Breeding programs. En: *International Beef Breeding Conference Proceedings*. Profitable Beef Breeding for commercial producers. Massey University, Palmerston North. New Zealand.
- NRC (National Research Council). 2000. Nutrient requirements of beef cattle (Seventh Rev.). Washington, DC.: National Academies Press.
- Orcasberro R. 1994. Propuesta de manejo para mejorar la eficiencia reproductiva de

- los rodeos de cría (Parte I). Montevideo, Uruguay. Seragro, 206: 12–16.
- Osorio M, Segura J. 2009. Cambios en el peso corporal durante la lactancia de vacas B. taurus x B. indicus en un sistema de doble propósito en el trópico mexicano. *Revista Científica*, 19(3): 284–287.
- Pereyra F, Urioste J, Gimeno D, Peñagaricano F, Bentancur D, Espasandín A. 2015. Parámetros genéticos en la etapa de cría para el cruzamiento entre Hereford y Angus en campo natural. *Agrociencia Uruguay*, 19(1): 140–149.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramsey R, Doye D, Ward C, McGrann J, Falconer L, Bevers S. 2005. Factors affecting beef cow-herd costs, production, and profits. *Journal of Agricultural and Applied Economics*, 37(1): 91–99.
- Ravagnolo O, Lema OM, Aguilar I, Calistro S. 2017a. Catálogo Hereford 2017. Ayudas para Manejar la Información. Anuario Hereford 2017. Montevideo, Uruguay. INIA. 80 p.
- Ravagnolo O, Lema OM, Urioste J, Aguilar I, Calistro A. 2017b. Evaluación Genética de Reproductores Aberdeen Angus 2017 [En línea]. Montevideo, Uruguay. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <http://angusuruguay.com/wp-content/uploads/2015/09/texto-inicial-catalogo-angus2017.pdf>
- Rosa AD, Lôbo RB, Oliveira HN, Bezerra LA, Borjas R. 2001. Peso adulto de matrizes em rebanhos de seleção da raça Nelore no Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 30(3): 1027–1036.
- Rumph J, Koch R, Gregory K, Cundiff LV, Van Vleck LD, Hruska R. 2002. Comparison of models for estimation of genetic parameters for mature weight of Hereford cattle. *Journal of Animal Science*, 80(3): 583–590.
- Sacco RE, Baker JF, Cartwright TC, Long CR, Sanders JO. 1990. Measurements at

- calving for straightbred and crossbred cows of diverse types. *Journal of Animal Science*, 68(10): 3103-3108.
- Sandland R, McGilchrist C. 1979. Stochastic growth curve analysis. *Biometrics*, 255–271.
- SAS Institute Inc. 2014. SAS/STAT® 13.2 User's Guide: High-Performance Procedures. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- SNIG (Sistema Nacional de Información Ganadera). (2018). Indicadores. [En línea]. Montevideo, Uruguay. Consultado el 14 de marzo de 2018. Disponible en: <https://www.snig.gub.uy/principal/snig-sistema-nacional-de-informacion-ganadera-indicadores?es>
- Smith GM, Fitzhugh HA, Cundiff LV, Cartwright, TC, Gregory KE. 1976. Heterosis for maturing patterns in Hereford, Angus and Shorthorn cattle. *Journal of Animal Science*, 43(2): 380–388.
- Smith N. 1970. Quantitative simulation analyses of ruminant metabolic functions: basal; lactation; milk fat depression. Ph.D. Thesis. California, Estados Unidos. University of California.
- Soares de Lima JM, Montossi F. 2014. Los sistemas de cría vacuna sobre basalto: Ante todo, sistemas de producción de carne. En: *Alternativas tecnológicas para los sistemas ganaderos del basalto*. Tacuarembó. INIA. (INIA Serie Técnica), 217: 199–207.
- Soares de Lima JM, Montossi F. 2012. La cría vacuna en la nueva realidad ganadera: análisis y propuestas de INIA. Montevideo, Uruguay. *Revista INIA*, 31: 6–10.
- Sobek Z, Nienartowicz-Zdrojewska A, Róžańska-Zawieja J, Siatkowski I. 2015. “The evaluation of gestation length range for different breeds of Polish dairy cattle.” *Biometrical Letters*, 52(1): 37–45.
- Soca P, Olmos F, Espasandín A, Bentancur D, Pereyra F, Cal V, Sosa M, Do Carmo

- M. 2008. Herramientas para mejorar la utilización del forraje del campo natural, el ingreso económico de la cría y atenuar los efectos de la variabilidad climática en sistemas de cría vacuna del Uruguay. En: Seminario de Actualización Técnica: Cría Vacuna. Treinta y Tres. INIA. (INIA Serie Técnica), 174: 110–119.
- Solis JC, Byers FM, Schelling GT, Long CR, Greene LW. 1988. Maintenance requirements and energetic efficiency of cows of different breed types. *Journal of Animal Science*, 66(3): 764–773.
- Sölkner J, Fucks W. 1994. ODCE Optimum Design of Crossbreeding Experiments. Version 1.0.
- Sölkner J. 1993. Choice of optimality criteria for the design of crossbreeding experiments. *Journal of Animal Science*, 71(11): 2867–2873.
- Sölkner J, James JW. 1990a. Optimum design of crossbreeding experiments: I. A basic sequential procedure. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 107(1–6): 61–67.
- Sölkner J, James JW. 1990b. Optimum design of crossbreeding experiments: II. Optimum relationship structures of animals within and between genetic groups. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 107(6): 411–420.
- Sölkner J, James JW. 1990c. Optimum design of crossbreeding experiments. III. Efficiency of designs without all purebreds. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 107(6): 421–430.
- Stewart TS, Martin TG. 1981. Mature weight, maturation rate, maternal performance and their interrelationships in purebred and crossbred cows of Angus and milking shorthorn parentage. *Journal of Animal Science*, 52(1): 51–56.
- Taylor CS, Murray JJ. 1991. Effect of feeding level, breed and milking potential on body tissues and organs of mature, non-lactating cows. *Animal Production*, 53(1): 27–38.

- Taylor CS. 1965. A Relation between mature weight and time taken to mature in mammals. *Animal Production*, 7(2): 203–220.
- Theunissen A, Scholtz M, Naser F. 2013. Crossbreeding to increase beef production: additive and non-additive effects on weight traits. *South African Journal of Animal Science*, 43(2): 143–152.
- Turner J. 1980. Genetic and biological aspects of Zebu adaptability. *Journal of Animal Science*, 50(6): 1201–1205.
- Vizcarra J, Ibañez W, Orcasberro R. 1986. Repetibilidad y reproducibilidad de dos escalas para estimar la condición corporal de vacas Hereford. *Investigaciones Agronómicas*, 7(1): 45–47.
- Wiltbank JN, Kasson CW, Ingalls JE. 1969. Puberty in Crossbred and Straightbred Beef Heifers on Two Levels of Feed.” *Journal of Animal Science*, 29(4): 602–5.
- Wolf J, Distl O, Hyánek J, Grosshans T, Seeland G. 1995. Crossbreeding in farm animals. V. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 112(1–6): 81–94.