Cienc. Tecnol. Agropecuaria, *22*(2): e1861
DOI: https://doi.org/10.21930/rcta.vol22_num2_art:1861
ISSN: 0122-8706 ISSNe: 2500-5308

Genética y mejoramiento animal

Artículo de investigación científica y tecnológica

Estimación de la heredabilidad del intervalo entre partos en bovinos Romosinuano mediante el modelo lineal mixto generalizado

Gustavo Alfonso Ossa Saraz[1], Jorge Leonardo López Martínez[2], Freddy Hernández Barajas [3], Martha Oliva Santana Rodríguez[1*], Jorge Luis Garcés Blanquiceth[1]

[1]Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), C.I. Turipaná. Cereté, Colombia.

[2]Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, España

[3]Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia.

[*]Autor de correspondencia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), C.I. Turipaná, Edificio Administrativo, oficina #7. Cereté, Colombia. msantana@agrosavia.co

Editor temático: William Burgos Paz (Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria [AGROSAVIA])

Recibido: 10 de marzo de 2020

Aprobado: 02 de diciembre de 2020

Publicado: 18 de julio de 2021

Para citar este artículo: Ossa Saraz, G. A., López Martínez, J. L., Hernández Barajas, F., Santana Rodríguez M. O., & Garcés Blanquiceth, J. L. (2021). Estimación de la heredabilidad del intervalo entre partos en bovinos Romosinuano mediante el modelo lineal mixto generalizado. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *22*(2), e1861. https://doi.org/10.21930/rcta.vol22_num2_art:1861

Resumen

El objetivo de este estudio fue estimar el valor de heredabilidad del carácter intervalo entre partos en una población de 2.112 vacas Romosinuano, y determinar los factores responsables de la variación de este carácter mediante el modelo lineal mixto generalizado. Se analizaron 7.560 registros de intervalo entre partos en el periodo 1936-2016. La media del intervalo entre partos fue de 379,74 ± 49,22 días (CV = 12,96 %) y las clases mes de parto, número de intervalo entre partos y año de parto tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre este carácter. Los menores intervalos entre partos ocurrieron entre abril y junio (367,12 ± 46,06 días), en vacas de cuarto y quinto parto (373,93 ± 46,93 días), y entre los años 1956 y 1965 (370,48 ± 50,55 días). Los mayores valores se presentaron entre octubre y diciembre (388,92 ± 57,96 días) en vacas de segundo (389,70 ± 49,38 días) y tercer intervalo entre partos (382,18 ± 51,19 días) cuyo parto ocurrió en el periodo 1946-1955 (387,69 ± 56,75 días). La heredabilidad de este carácter fue de 0,0001 ± 0,002. Se concluye que la raza Romosinuano tiene eficiencia reproductiva; sin embargo, dada la baja heredabilidad del intervalo entre partos, la selección por este carácter tendrá un impacto relativamente bajo debido al efecto de factores ambientales sobre su variación. El modelo lineal mixto generalizado es una herramienta que permite este tipo de estudios.

Palabras clave: ganado bovino, genética animal, parámetros genéticos, reproducción animal, varianza genética

Estimation of calving interval heritability in Romosinuano cattle using a generalized linear mixed model

Abstract

The objective of this study was to estimate the heritability value of the character interval between births in a population of 2112 Romosinuano cows, and to determine the factors responsible for the variation of this character through the generalized mixed linear model. The 7560 records of interval between birth from 1936 to 2016 were analyzed. The mean interval between births was 379.74 ± 49.22 days (CV = 12.96%); the classes month of birth, number of intervals between births and year of birth had a statistically significant effect on this character. The lowest intervals between births occurred between April and June (367.12 ± 46.06 days); cows of the fourth-fifth birds (373.93 ± 46.93 days), and between 1956 and 1965 (370.48 ± 50.55 days). The highest values of the interval between births were presented between October and December (388.92 ± 57.96 days), in cows of a second and third birth (389.70 ± 49.38 days), third and four intervals between births (382.18 ± 51.19 days) and cows whose birth occurred in the period 1946-1955 (387.69 ± 56.75 days). The estimated heritability for this character was low (0.0001 ± 0.002). It a concluded that the Romosinuano breed is reproductively efficient, however, given its low heritability, the selection for this character will have a relatively low effect due to the wide effect of environmental factors on its variation, and the generalized mixed linear model is a tool that allows this type of studies.

Keywords: animal genetics, animal reproduction, cattle, genetic parameters, genetic variance

Introducción

La ganadería colombiana presenta bajos índices productivos que se han atribuido a bajas eficiencias reproductivas (ER), bajas tasas de crecimiento e incipientes programas de mejoramiento genético (Fedegan, 2006, citado por Martínez-Rocha et al., 2011). La baja ER aumenta los requerimientos de energía y los costos de alimentación para mantener la población parental (Elizalde & Riffel, 2012); en consecuencia, compromete la competitividad del sistema, ya que no se obtiene un ternero por año y se aumenta la tasa de descarte de vientres (Walsh et al., 2011).

Los factores que afectan la fertilidad son de orden nutricional, genético, ambiental, de gestión y las interacciones entre estos (Granja et al., 2012; Ossa et al., 2007; Vergara et al., 2008;). Por ello, su estudio es complejo y constituye un reto para los investigadores, quienes deben entender los procesos biológicos, los órganos y los tejidos del animal para encontrar las causas de la baja eficiencia y proponer estrategias de solución (Walsh et al., 2011).

Los bovinos criollos Romosinuano provienen de un hato conformado por las razas gallega, berrenda y andaluz (Rouse, 1977), que fueron introducidas a Colombia en el año 1525 (Ossa et al., 2013) y se formaron gracias a algunos eventos biológicos como la selección natural (Ossa et al., 2011). Este hecho permitió que esta raza adquiriera caracteres adaptativos de gran importancia económica, entre los que se destaca su ER (Martínez-Villate et al., 2009).

En este sentido, el intervalo entre partos (IEP) constituye el carácter más importante en la evaluación de la ER individual de las hembras dentro de un hato (Ossa et al., 2006). Actualmente, se reconoce la importancia del IEP para la economía y la eficiencia de la producción bovina al incorporarse en las evaluaciones genéticas de los programas de selección en los países donde se desarrollan planes de mejoramiento genético.

Es sabido que la forma más común de evaluar cómo una población responde a la selección es mediante la estimación de la heredabilidad del carácter, que es la relación entre la varianza genética aditiva y la varianza fenotípica (De Villemereuil, 2018). Para estimar la varianza genética aditiva en los análisis modernos se suelen implementar los supuestos estadísticos del modelo infinitesimal desarrollado por Ronald Fisher (1918) mediante el modelo lineal mixto (De Villemereuil, 2020).

Fisher desarrolló la teoría del modelo infinitesimal bajo un supuesto simplista que prevalece hasta nuestros días: la variación genética de una variable fenotípica está determinada por un gran número de factores mendelianos, cada uno de los cuales (de efecto infinitesimal) realiza una pequeña contribución a la variación total (Nelson et al., 2013; Turelli, 2017). Esto generalmente resulta en la distribución gaussiana de los efectos genéticos de los individuos y de la variable fenotípica (Blasco, s. f.; Hill, 2014; De Villemereuil, 2018).

Si bien esta recurrencia a la ley normal tiene muchas ventajas de cómputo e interpretación (Blasco, s. f.), ¿qué sucedería si la distribución de la variable fenotípica no es de tipo gaussiana? Posiblemente, al usar herramientas estadísticas que no reflejen con precisión su verdadera distribución, se generarían

conclusiones erróneas (De Villemereuil, 2018). En respuesta a esto, durante el último decenio se han desarrollado metodologías compatibles con las suposiciones centrales del modelo infinitesimal, que se adaptan a una gama más amplia de propiedades de la variable fenotípica y no necesariamente están sujetas a este tipo de restricciones. Así, estas metodologías permiten estudiar variables con una distribución distinta a la normal (De Villemereuil et al., 2016; De Villemereuil, 2018).

En este sentido, una práctica común en el mejoramiento genético animal consiste en emplear modelos lineales tradicionales diseñados a partir del modelo animal para estimar los parámetros genéticos (Galeano & Manrique, 2010; Martínez-Rocha et al., 2011; Vergara et al., 2016). No obstante, en ocasiones, dichos modelos son asumidos sin un estricto cumplimiento del fundamento de que, si el número de observaciones es elevado, los datos pueden llegar a ajustarse a la normalidad (Bandera & Pérez, 2018).

Así mismo, en estudios genéticos es frecuente el análisis de datos correlacionados provenientes de mediciones repetidas en los mismos individuos, como es el caso del IEP evaluado en los trabajos anteriormente citados. En este contexto no es recomendable usar modelos lineales clásicos, ya que al realizar mediciones repetidas se incumplen los supuestos requeridos para su utilización, entre ellos los de independencia, normalidad y homocedasticidad (Bandera & Pérez, 2018).

La estimación de los componentes de varianza y heredabilidad de variables fenotípicas no gaussianas mediante nuevas metodologías será útil en estudios genéticos cuantitativos que pretendan evaluar dichos parámetros en una especie animal. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue estimar los componentes de varianza y heredabilidad para la variable IEP en vacas de la raza Romosinuano mediante el enfoque del modelo lineal mixto generalizado (MLMG) y respetando la distribución en la que esta variable tiende a expresarse. Además, se buscó determinar los factores ambientales responsables de su variación para evaluar la efectividad de los programas de conservación o de mejoramiento genético.

Materiales y métodos

Población de estudio

Los datos de las vacas raza Romosinuano provienen del Sistema de Bancos de Germoplasma de la Nación Colombiana para la Alimentación y la Agricultura (SBGNCAA). El hato está ubicado en la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), Centro de Investigación Turipaná, a 08°49'N en el valle del río Sinú, departamento de Córdoba, nordeste de Colombia, con una altura de 20 m s. n. m., temperatura promedio anual de 27 °C, precipitación promedio anual de 1.120 mm, y suelos fértiles sin deficiencias minerales marcadas y con un pH de 5-6. En las praderas predominan las gramíneas *Dichantium aristatum*, *Megathyrsus maximus* cv. Mombasa y *Megathyrsus maximus* cv. Tanzania (Ossa et al., 2007).

Descripción de los datos

Con el fin de obtener información veraz y consistente, se realizó un control de calidad inicial de 15.021 registros de partos. En el análisis se incluyeron los registros que presentaban información completa sobre la identificación de cada hembra y se observó de forma minuciosa que los partos fueran consecutivos, congruentes con la fecha de parto y los partos anteriores y posteriores. La depuración de la base de datos se realizó por medio del paquete dplyr (Wickham et al., 2019b) del *software* R 3.6.0 (R Core Team, 2019). Las figuras fueron realizadas usando el paquete ggplot2 (Wickham et al., 2019a) del lenguaje de programación R.

Luego de editar la información, el número de registros de IEP útiles fue de 7.560. La información de pedigrí para el IEP consistió de 1.962 animales, incluyendo toros, vacas y sus crías. Por otra parte, 190 (73 %) del total de los toros tuvieron dos o más hijas, mientras que solo 68 (27 %) tuvieron una sola hija. El número total de vacas y sus crías fue de 925 y 1.190, respectivamente.

Las variables mes, año y orden de parto fueron clasificadas en variables tipo *dummy* o variables clasificadoras. Con el mes de parto se formaron cuatro clases de acuerdo con la variación de los registros de precipitación del Centro de Investigación Turipaná (lluvias, seca y transiciones), y el año de parto (periodo 1936-2016) se agrupó en periodos de diez años que conformaron ocho clases de año de parto. Esto se realizó con el fin de obtener una mejor representación del IEP en cada clase de mes y año de parto, pues al considerar cada variable sin formar las clases mencionadas la información era escasa, lo cual podría afectar la convergencia del modelo a ajustar. Siguiendo esta misma lógica, en cuanto al orden de IEP y exceptuando los partos del primero al sexto, fue necesario agrupar el orden de IEP siete y ocho en una misma clase (IEP 7) y los IEP iguales y mayores a nueve en una misma clase (IEP 8) (tabla 1, figura 1).

Tabla 1. Descripción de las variables de estudio usadas en la modelación

Nombre	Tipo de variable estadística
Intervalo entre partos	Continua, registrada entre 300 (valor mínimo) y 826 días (valor máximo)
Clase mes de parto	Discreta (nominal), formada por enero-marzo como clase 1, abril-junio como clase 2, julio-septiembre como clase 3 y octubre-diciembre como clase 4
Clase año de parto	Discreta (nominal), formada por 1936-1945 como clase 1, 1946-1955 como clase 2, … 2006-2016 como clase 8
Clase orden de IEP	Discreta (ordinal), formada por bovinos de primer IEP como clase 1, de segundo IEP como clase 2, …, de sexto y séptimo IEP como clase 7 y con nueve o más IEP como clase 8

Fuente: Elaboración propia

Con el fin de identificar la distribución para modelar la variable IEP, se calcularon las estadísticas descriptivas (asimetría y curtosis) de esta variable una vez editados los datos (figura 1A). Asimismo, se calculó el criterio de Cramér-von Mises, la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la prueba de Anderson-Darling, usando el paquete fitdistrplus (Delignette-Muller et al., 2019) del *software* R para el análisis estadístico de datos. Todo ello llevó a considerar el ajuste del modelo mediante el uso de una distribución asimétrica a la derecha: la distribución log-normal, al resultar, por ejemplo, en una asimetría igual a 1,26 y una curtosis de 5,50.

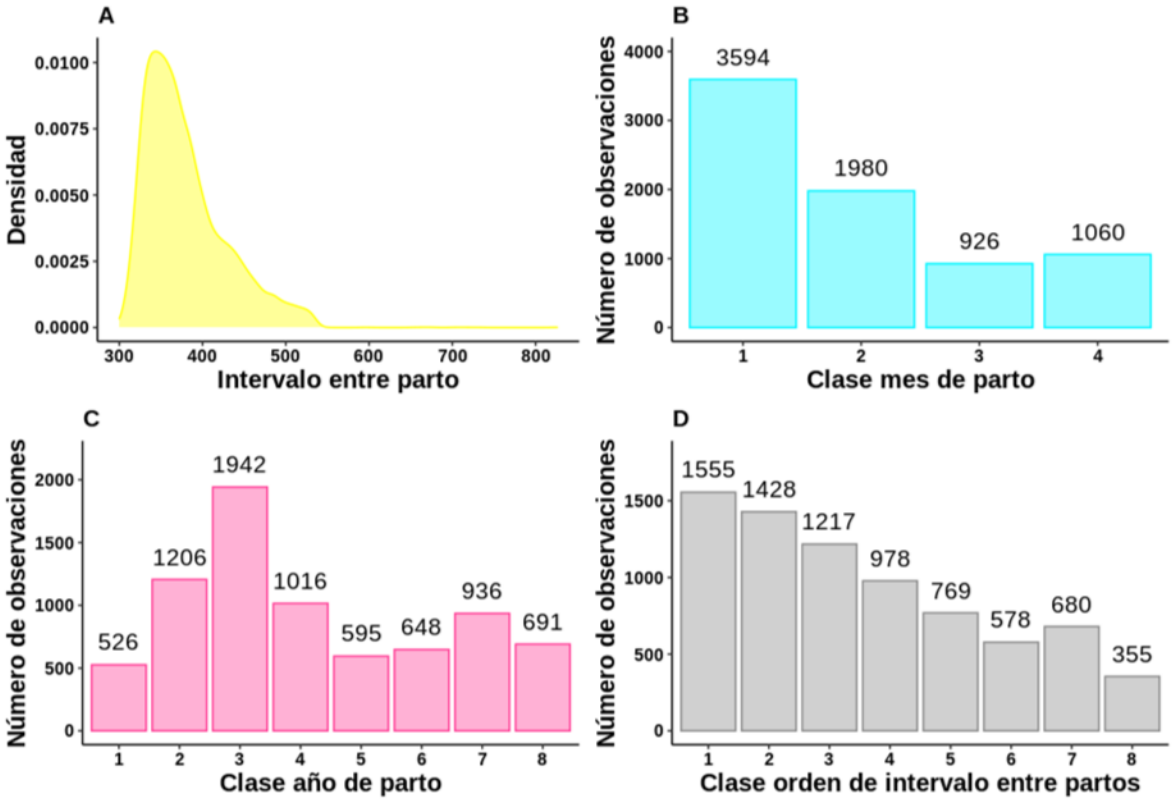

Figura 1. Distribución de cada una de las variables de estudio.
Nota: La variable para la cual se muestra una densidad (intervalo entre partos) se considera continua y las variables para las cuales se muestra un histograma (mes de parto, año de parto y orden de IEP) se consideran discretas.
Fuente: Elaboración propia

Modelo lineal mixto generalizado

Antes de ajustar el modelo estadístico, se verificó si existía colinealidad entre las variables de estudio (tabla 1), dado que esta puede causar problemas en la interpretación y la convergencia del modelo, y afectar la precisión de la heredabilidad a estimar (Harrison et al., 2018). Para esto, se utilizó el factor de inflación de varianza generalizada (VIF, por su sigla en inglés), implementado en el paquete car (Fox & Weisberg,

2019) del lenguaje de programación R. Como umbral se consideró un valor igual a 10; un valor por debajo de este es indicio de que el modelo a ajustar no implica problemas de colinealidad (Ringen et al., 2019).

Dado que la variable es un conjunto de medidas repetidas tomadas a través del tiempo con distribución no gaussiana, esta se estudió mediante modelos estadísticos especiales que permitieran flexibilizar la distribución de la variable fenotípica. Por tanto, se utilizó el MLMG como variable fenotípica distribuida de forma log-normal y se permitió que el intercepto y la pendiente variaran entre los distintos individuos. De esta forma, al restringir que cada unidad no independiente (cada uno de los individuos con sus respectivos IEP) tuviera el mismo intercepto o pendiente (coeficientes de regresión asociados a cada individuo), fue posible tener en cuenta tanto las estructuras de asociación entre cada IEP del individuo (Harrison et al., 2018) como la variabilidad aportada por su componente genético. Así, se logró representar el modo en que los datos fueron obtenidos y los aspectos biológicos de la variable fenotípica (Martínez Niño et al., 2012).

La forma general del MLMG, que especifica las variables ambientales que pueden influir sobre la variable fenotípica a analizar (IEP), se describe en la ecuación 1.

$$y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x_{ij} + \alpha_{0j} + \alpha_{1j} x_{ij} + \varepsilon_{ij} \qquad \textit{Ecuación 1}$$

Donde y_{ij} y X_{ij} son, respectivamente, el IEP y las variables ambientales (incluidas las clases mes de parto, año de parto y orden de IEP) para cada observación i en el individuo j. El desvío aleatorio del individuo j respecto al intercepto global fijo (β_0) está representado por α_{0j}, mientras que el desvío aleatorio de la pendiente global fija (β_1) está representado por α_{1j}. Debido a que el intercepto y la pendiente están típicamente correlacionadas, se requieren parámetros adicionales para modelar el efecto aleatorio, representados por la matriz de covarianza Σ, que es igual a $\begin{bmatrix} \sigma^2_{\alpha_0} \sigma^2_{\alpha_0\alpha_1} \\ \sigma^2_{\alpha_0\alpha_1} \sigma^2_{\alpha_1} \end{bmatrix}$. Los elementos de la diagonal de Σ son la varianza del intercepto aleatorio ($\sigma^2_{\alpha_0}$) y la varianza de la pendiente aleatoria ($\sigma^2_{\alpha_1}$), mientras que los elementos fuera de la diagonal corresponden a la covarianza ($\sigma^2_{\alpha_0\alpha_1}$) entre el intercepto y la pendiente aleatoria. Por último, ε_{ij} es el residuo de la observación i del individuo j.

Para implementar el modelo anterior, se empleó el paquete brms (Bürkner, 2019) del lenguaje de programación R, el cual utiliza el método Hamiltonian Monte Carlo y su extensión, el muestreador de No-U-Turn, que, además de alcanzar una buena convergencia del modelo, permite obtener resultados razonables incluso con unos pocos miles de muestras (Bürkner, 2017). En este sentido, el modelo se ajustó usando dos cadenas de 2.000 iteraciones cada una, 500 de las cuales se utilizaron como calentamiento para un total de 3.000 muestras posteriores. En el proceso de ajuste del modelo se asumió que los parámetros a estimar presentaron distribución *a priori* uniforme; es decir, se optó por emplear distribuciones *a priori* no informativas.

Por último, se implementaron los denominados intervalos de credibilidad o intervalos bajo el paradigma bayesiano, para dar respuesta a la pregunta de si las diferencias observadas entre cada una de las clases formadas de determinada variable ambiental son relevantes para concluir si dicha variable es responsable

de la variación en el valor de la variable IEP. Para ello, se construyó una hipótesis de equivalencia según la cual si el intervalo de credibilidad obtenido contiene el cero dentro de un conjunto diferente de valores plausibles para la diferencia en los coeficientes de regresión (β), estimado en determinado nivel de la variable ambiental, se asume la hipótesis nula (H_0) como cierta y se concluye, de este modo, que la variable ambiental no es una fuente de variación importante. En caso de no incluir el cero, se considera válida la hipótesis alterna (H_a), lo cual indica que la variable ambiental es una fuente importante de variación.

Modelo genético cuantitativo

Se calculó el parámetro de heredabilidad (h^2) para la variable IEP en vacas de la raza Romosinuano. Este se definió matemáticamente como $h^2 = \sigma_a^2/\sigma_p^2$, donde σ_a^2 es la varianza genética aditiva, σ_e^2 es la varianza residual o ambiental y $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$ corresponde a la varianza fenotípica total atribuible a la variación entre individuos. Para este cálculo, se empleó el paquete QGglmm (De Villemereuil, 2020) del lenguaje de programación R, especializado en el análisis estadístico de datos. Como valores de entrada, se usaron los componentes de varianza estimados mediante el uso del MLMG anteriormente descrito, con una distribución log-normal.

La forma general (matricial) del MLMG usado para el análisis genético (Bennewitz et al., 2014) se describe en la ecuación 2.

$$l = \mu + X\beta + Z\alpha + \varepsilon \qquad \textit{Ecuación 2a}$$

$$\eta = g^{-1}(l) \qquad \textit{Ecuación 2b}$$

$$z \sim D(\eta, \theta) \qquad \textit{Ecuación 2c}$$

En la ecuación 2a, la variable l (escala latente de los datos) representa la variación del IEP atribuible a efectos genéticos aditivos y efectos ambientales; μ es el valor medio del IEP de la población evaluada; β es un vector de efectos fijos (incluidas las clases mes de parto, año de parto y orden de IEP), que relaciona dichos efectos con las observaciones de IEP (l) mediante la matriz de diseño de efectos fijos X; α es un vector aleatorio de efectos genéticos aditivos individuales (valores genéticos), que relaciona dichos efectos con las observaciones de IEP (l) mediante la matriz de diseño Z, y ε es un vector de efectos residuales. Se asume que la estructura de covarianza del efecto aleatorio es $var(a) = A\sigma_a^2$, donde σ_a^2 es la varianza genética aditiva y A es la matriz de relación genética aditiva derivada del pedigrí.

En la ecuación 2b, la variable latente l se transforma luego a una escala distinta η (escala esperada de los datos) por medio de la función de enlace inversa g^{-1} . Posteriormente, en la ecuación 2c se especifica que el IEP se distribuyó alrededor de los valores esperados η de acuerdo con la distribución log-normal (D). El parámetro genético de heredabilidad fue estimado con base en la ecuación 2c, dado que la distribución log-normal corresponde a la distribución en la que la variable IEP se expresó.

La precisión de la estimación de la heredabilidad (h^2) dada por el error estándar (EE) se calculó con base en la ecuación 3 (Swiger et al., 1964).

$$EE = 4\sqrt{\frac{2x(n-1)x(1-t)^2x[1+(k-1)xt]^2}{k^2x(n-s)x(s-1)}} \qquad \textit{Ecuación 3}$$

Donde n es el número total de crías; k es el número ponderado de crías por reproductor dada la expresión $1/(R-1)\,x\left[n-\left(\sum n_i^2/n\right)\right]$ —siendo R el número de reproductores, n el número total de crías y n_i el número de crías por reproductor—; s es el número total de reproductores, y t es el coeficiente de correlación intraclase dada la expresión $(1/4)xh^2$.

Resultados y discusión

En este estudio, el promedio general del IEP en vacas Romosinuano fue de 379,74 ± 49,22 días, con un coeficiente de variación de 12,96 %. Este valor fue menor a los obtenidos en el mismo hato por Ossa et al. (2007) (433 ± 139 días) y por Ossa et al. (2013) (422 ± 131 días), con información del IEP registrada en los periodos 1981-2003 y 1936-1979, respectivamente. Por otro lado, se han reportado mayores IEP en razas criollas colombianas distintas a la Romosinuano, con valores de 439,42 ± 92,24 días (Martínez-Villate et al., 2009) y 487 ± 147 días (Martínez-Rocha et al., 2011) en las razas Sanmartinero y Blanco Orejinegro, respectivamente. Además, en razas autóctonas españolas como la rubia gallega y la asturiana de los valles se han registrado valores promedios de IEP de 488 ± 177 días y 409 ± 62,17 días (Gutiérrez et al., 2003; Yagüe et al., 2007), respectivamente.

Ante la diferencia entre el valor del IEP hallado en este estudio y los reportados en la literatura, se evidencia la importancia de describir los cruces genéticos y el comportamiento en las condiciones particulares en las que se desempeña cada raza (Quijano & Montoya, 2003). Como se demuestra en los 81 años de este estudio, no es un mito la alta ER de las hembras Romosinuano.

Como toda variable fenotípica, el IEP es una medida cuyo valor puede variar por causas ajenas a la genética (factores ambientales), lo cual impide atribuir dicho comportamiento reproductivo al efecto exclusivo de los genes (Blasco, s. f.; Flint & Woolliams, 2008). Identificar las variables ambientales responsables de la variación del IEP es una estrategia que permite establecer planes adecuados para el mejoramiento de la ER, ya que el IEP es su principal componente (Ossa et al., 2006).

Dado que el intervalo de credibilidad entre las clases mes de parto 1 y 2, 2 y 4, y 3 y 4 se hallan en un entorno de cero (tabla 2), los valores del IEP en dichos niveles se consideran en esencia equivalentes. No obstante, al observar que el valor del intervalo de credibilidad entre las clases mes de parto 1 y 3 [0,02; 0,09], 1 y 4 [0,01; 0,06], y 2 y 3 [-0,08; -0,02] no contienen el cero, fue posible concluir que la variable clase mes de parto fue una causa importante de la variación presentada en el valor del IEP. A partir de estimaciones basadas en el método de cuadrados mínimos y en el análisis de varianza —el cual supone una distribución normal—, autores como Bergmann et al. (1998), Cavalcante et al. (2000), Dias et al.

(1994), McManus et al. (2002), Padua et al. (1994) y Pereira et al. (1980) han encontrado, al igual que este estudio, un efecto significativo del mes de parto sobre el IEP.

Tabla 2. Intervalos de credibilidad del 95 % para la diferencia en los coeficientes de regresión (β) de los distintos niveles de la variable clase mes de parto

		Clase mes de parto			
		Clase 1	**Clase 2**	**Clase 3**	**Clase 4**
Clase mes de parto	**Clase 1**		[-0,02; 0,04]	[0,02; 009]	[0,01; 0,06]
	Clase 2	[-0,02; 0,04]		[-0,08; -0,02]	[-0,06; 0,00]
	Clase 3	[0,02; 0,09]	[-0,08; -0,02]		[-0,01; 0,05]
	Clase 4	[0,01; 0,06]	[-0,06; 0,00]	[-0,01; 0,05]	

Nota: Intervalos de credibilidad obtenidos bajo hipótesis de equivalencia ($H_0 = \beta_1 - \beta_2 = 0 : \Leftrightarrow \ \beta_1 = \beta_2$ vs $H_A = \beta_1 - \beta_2 \neq 0 : \Leftrightarrow \ \beta_1 \neq \beta_2$).
Fuente: Elaboración propia

En el análisis descriptivo del IEP en la clase mes de parto (figura 2), el mejor comportamiento reproductivo (menor valor de IEP) se presentó en las vacas cuyo parto ocurrió entre los meses abril-junio (clase 2), con un valor promedio IEP de 367,12 ± 46,06 días. Por el contrario, en las vacas que lograron parir en los tres últimos meses del año (clase 4), se obtuvo un valor promedio de 388,92 ± 57,96 días. Esto puede deberse al periodo de preñez; dado que el periodo de gestación en vacas Romosinuano es de aproximadamente 284 días (Ossa et al., 2006), se deduce que estas quedaron preñadas entre finales de diciembre del año anterior y en el periodo de enero a mediados de marzo del mismo año del parto, tiempo en el cual se presenta un forraje con cantidad y calidad menores que se atribuye a la baja precipitación. A esto se suma la pérdida de peso que acompaña el inicio del periodo de amamantamiento de las crías, que puede incrementar los días abiertos y, por ende, el IEP asociado.

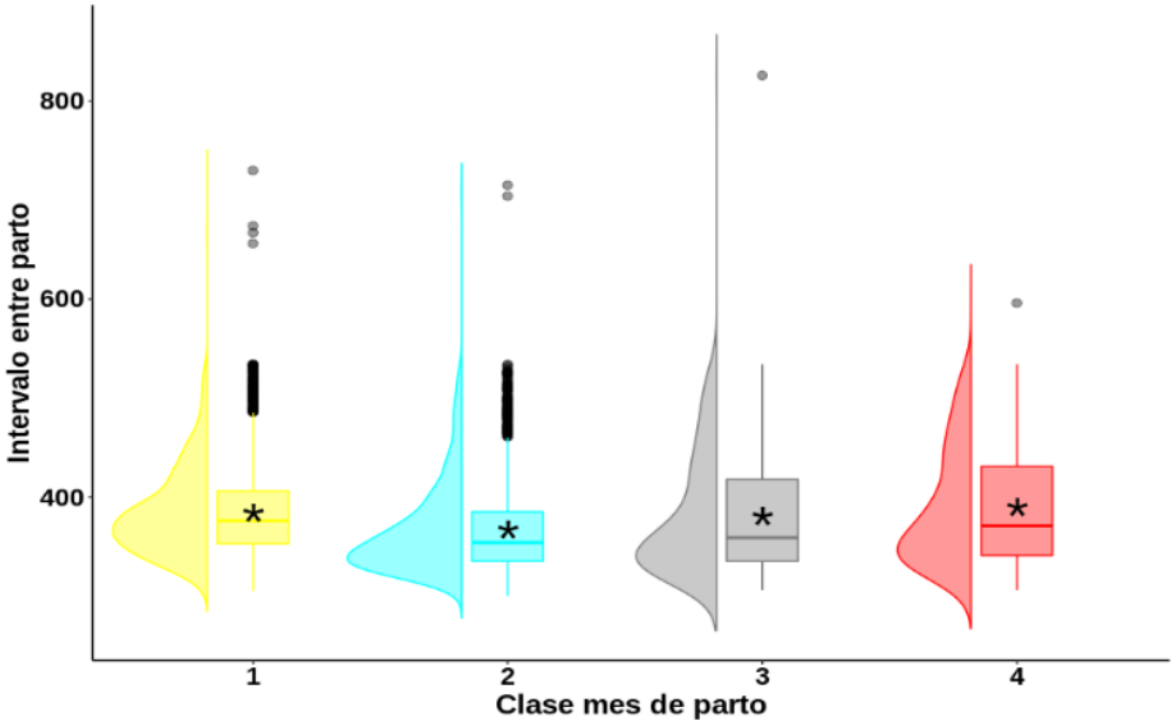

Figura 2. Análisis descriptivo para el intervalo entre partos según la clase mes de parto. 1: enero a marzo; 2: abril-junio; 3: julio-septiembre; 4: octubre-diciembre.
* Media general (en días) del intervalo entre partos en cada una de las clases formadas.
Fuente: Elaboración propia

Se evidenciaron cambios en la media y varianza para el IEP según la clase año de parto. El valor más alto se observó entre los años 1946-1955 (clase 2), con una media de 387,69 ± 56,75 días, mientras que el menor valor correspondió a la media entre los años 1956-1965 (clase 3), con un valor de 370,48 ± 50,55 días. Según Gómez et al. (1996), Martínez-Villate et al. (2009), Martínez-Rocha et al. (2011), Ossa et al. (2006), Tobón et al. (1996) y Quijano y Montoya et al. (2003), la diferencia en el comportamiento del IEP entre años podría atribuirse a los efectos ambientales (precipitación, cantidad y distribución de lluvias) que pueden incidir directamente en la cantidad y la calidad del forraje —favoreciendo o no el desempeño reproductivo de los bovinos— y a los cambios de alimentación y manejo a que los bovinos son sometidos. Las diferencias de comportamiento entre los decenios pueden obedecer también al grado de descarte anual de las vacas por distintas razones.

Como se puede observar a partir de los intervalos de credibilidad para la diferencia de los coeficientes de regresión estimados en cada clase de orden de IEP (figura 3), esta diferencia se puede considerar como una causa importante de la variación en la duración del IEP en vacas de la raza Romosinuano. Al comparar los coeficientes de regresión entre cada clase de orden de IEP, se identificaron diferencias entre la clase 1 (vacas con su primer IEP) y las restantes (a excepción de la clase orden de IEP 8), y entre las vacas de la clase 2 y las de las clases 3 y 4.

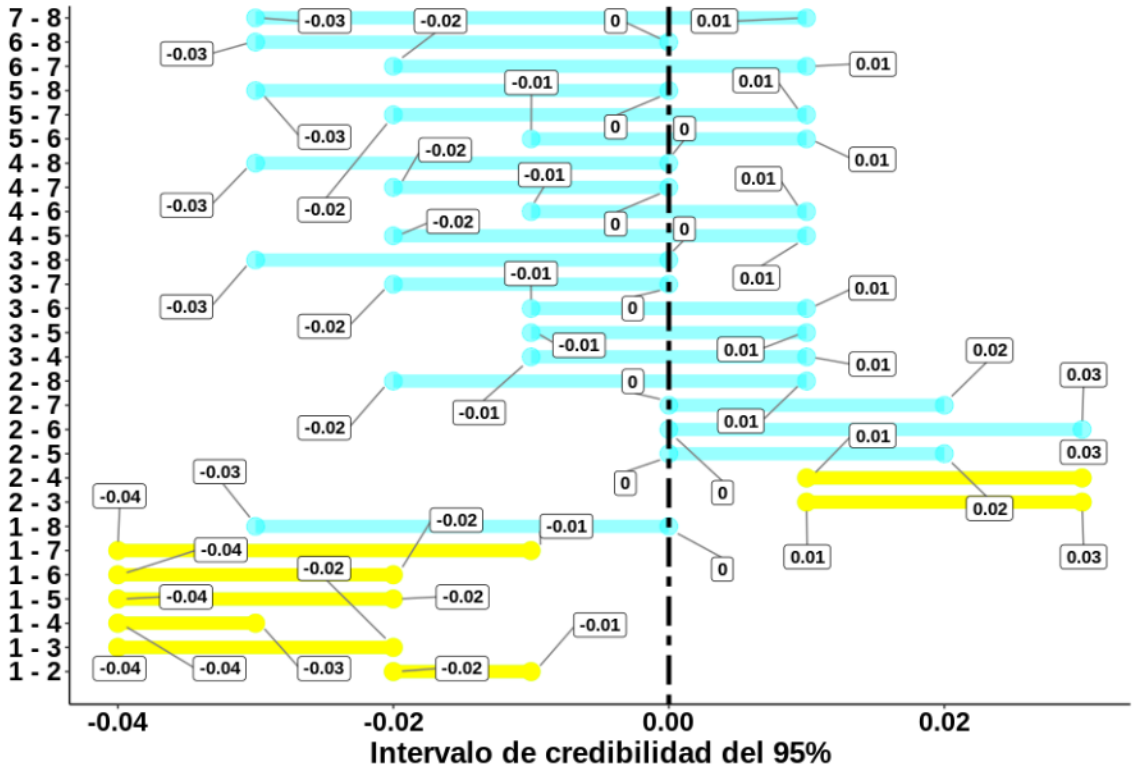

Figura 3. Intervalos de credibilidad del 95 % para la diferencia en los coeficientes de regresión (β) de los distintos niveles de la variable clase orden de IEP.
Nota: Cuando el intervalo de credibilidad no contiene el cero, no hay diferencia entre un par de niveles. Los segmentos en amarillo son los niveles que, bajo hipótesis de equivalencia, resultaron ser diferentes. El significado de cada una de las clases formadas para el año de parto se describe en la tabla 1.
Fuente: Elaboración propia

Los mayores IEP observados (figura 4) se presentaron en las vacas de primero y segundo IEP, con valores de 389,70 ± 49,38 días y 382,18 ± 51,19 días, respectivamente. A partir de la clase orden de IEP 3, se evidenció una disminución en dicha variable, que alcanzó su valor más bajo en el cuarto IEP (373,93 ± 46,93 días). En general, la mayoría de los estudios indican que las vacas de primer IEP presentan un mayor valor, debido a que en vacas primerizas el inicio del ciclo reproductivo suele coincidir con su periodo de crecimiento, condición que afecta el proceso fisiológico de la hembra durante su primer parto (Martínez-Villate et al., 2009). Adicionalmente, la etapa de desarrollo pospuberal y de primer parto de la hembra bovina coincide con la muda de sus dientes, lo que disminuye su capacidad de pastoreo y afecta de forma negativa su ER. Una vez que las vacas alcanzan su madurez fisiológica (cerca de los cuatro o cinco años), todos sus procesos se regulan y su IEP tiende a normalizarse (Martínez-Villate et al., 2009).

En relación con este último resultado se recomiendan mayores cuidados, especialmente en el manejo y la alimentación de las vacas con menos de tres partos (uno y dos IEP). Esto con el fin de reducir su IEP al disminuir los parámetros de intervalo parto-concepción o días vacíos (Gutiérrez et al., 2012; Sánchez,

2010) y, de esta forma, acercar dicha variable fenotípica a la media del estudio. Este valor demuestra la gran capacidad de adaptación de la raza Romosinuano a su nicho de desarrollo, como es el valle del Sinú en el departamento de Córdoba, Colombia.

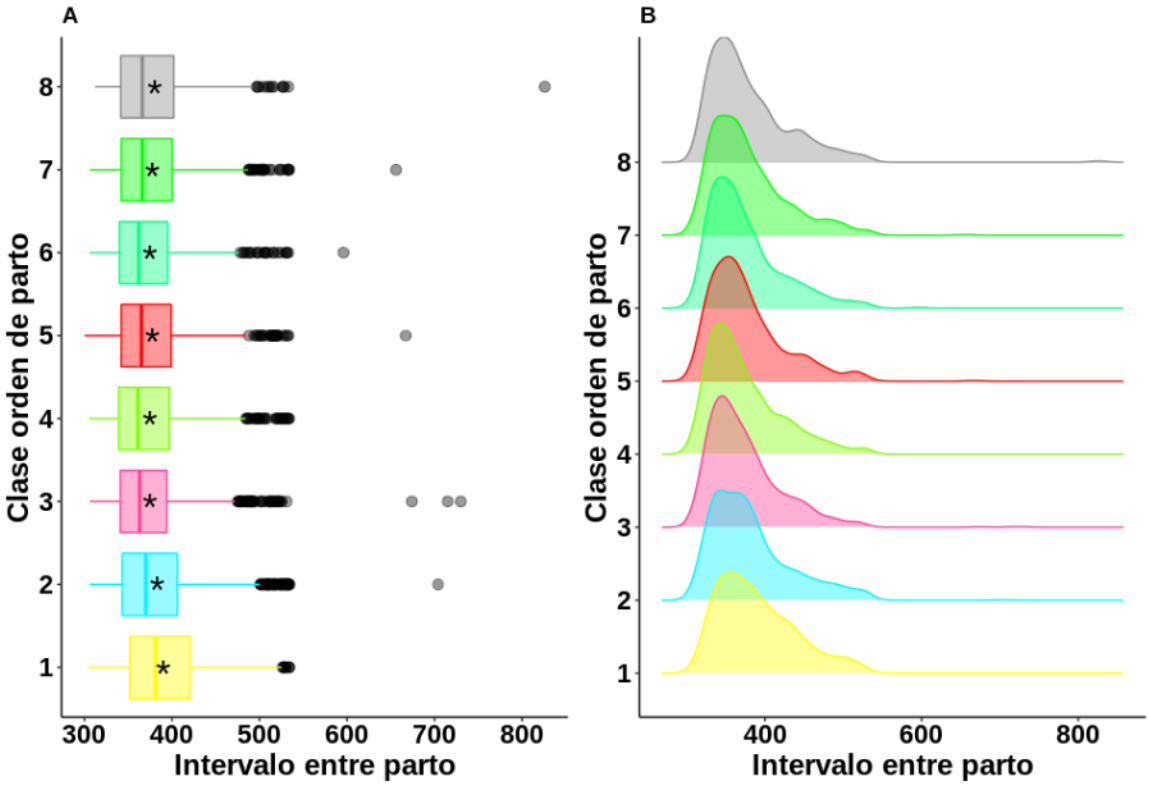

Figura 4. Análisis descriptivo para el intervalo entre partos según la clase orden de IEP. 1: vacas de primer IEP; 2: vacas de segundo IEP; 3: vacas de tercer IEP; 4: vacas de cuarto IEP; 5: vacas de quinto IEP; 6: vacas de sexto IEP; 7: vacas de sexto y séptimo IEP; 8: vacas con nueve o más IEP.
* Media general (en días) del intervalo entre partos en cada una de las clases formadas.
Fuente: Elaboración propia

Como es sabido, la mayoría de los métodos estadísticos aplicados a las investigaciones en genética cuantitativa suponen que la distribución de la variable fenotípica es de tipo normal. Un ejemplo de esta clase de variables son el peso de la vaca a distintas edades y el índice de conversión. No obstante, existe otro tipo de variables que, si bien son de medida continua como las ya mencionadas, tienen una distribución que no sigue el supuesto clásico de normalidad, como es el caso del intervalo entre partos. Para estas variables es aconsejable usar métodos más adecuados que permitan estudiar su genética sin basarse en supuestos que pueden no ser ciertos.

Gracias a los avances tecnológicos recientes y a las herramientas estadísticas adaptadas a una gama más amplia de propiedades de la variable fenotípica, como el MLMG, las preguntas de investigación y el

análisis de los datos ya no se limitan al supuesto clásico descrito con anterioridad (Bolker et al., 2009; Harrison et al., 2018; Kain et al., 2015). La metodología del MLMG permite, además de identificar las variables ambientales responsables de la variación de la variable fenotípica, determinar si la diferencia entre individuos respecto a dicha variable se debe al conjunto de genes heredados o al ambiente en el que estos se desarrollan.

La heredabilidad estimada para el IEP en vacas de la raza Romosinuano mediante el MLMG fue de 0,0001 ± 0,002 (tabla 3), un valor bajo que indica que la variación de esta variable fenotípica en la población bovina analizada se debe primordialmente al componente ambiental y no al genético. Este valor fue menor y similar al estimado por Ossa et al. (2007) en la raza Romosinuano (0,05 ± 0,04), López de Torre y Brinks (1990) en ganado de carne de la raza Retinta (0,0), Vergara (2001) en ganado Cebú (0,00 ± 0,06), Montes et al. (2009) en vacas Cebú comercial (0,096 ± 0,08), Wasike et al. (2009) en vacas de la raza Boram (0,00), Forni y De Albuquerque (2005) (0,04 ± 0,6) y Grossi et al. (2009) (0,04 ± 0,06) en vacas de la raza Nelore, Vergara et al. (2016) en ganado cruzado Angus con Brahman (0,003 ± 0,046 y 0,006 ± 0,013), Bekele et al. (2017) en ganado Boram (0,00 ± 0,03), y Lopez et al. (2019) en ganado negro japonés Wagyu (0,01 ± 0,07). Todos estos resultados se obtuvieron mediante la metodología del MLMG.

Por otro lado, valores más altos de heredabilidad para el IEP han sido reportados en vacas de la raza Blanco Orejinegro (0,13 ± 0,031) por Martínez-Rocha et al. (2011) y en bovinos de esta última raza cruzados con Cebú y Angus (0,15 ± 0,07) por Vergara et al. (2008). Así mismo, en un estudio realizado con animales puros y cruzados de las razas Cebú y Angus, Vergara et al. (2009) reportaron un valor de heredabilidad de 0,11. Según Falconer y Mackay (2001), generalmente el valor de heredabilidad de las variables reproductivas es baja, como se evidenció en el presente estudio, y resulta menor en poblaciones bovinas del trópico, cuyas condiciones de manejo presentan un bajo control de los efectos ambientales.

Tabla 3. Estimados de componentes de varianza y heredabilidad para la variable IEP de vacas raza Romosinuano

Parámetro genético estimado	Valor
Varianza genética aditiva (σ_a^2)	$1{,}72 \times 10^{-06}$
Varianza fenotípica (σ_p^2)	0,014
Heredabilidad (h^2) ± Error estándar (EE)	0,0001 ± 0,002
Número de crías por reproductor (k)	7,62

Nota: El número promedio de crías por reproductor (k) se estimó a partir de la fórmula $1/(R-1)\,x\left[n-\left(\sum n_i^2/n\right)\right]$, propuesta por Ossa (2017), donde R es el número de reproductores, n el número total de crías y n_i el número de crías por reproductor.
Fuente: Elaboración propia

El intervalo de credibilidad del 95 % para el valor de heredabilidad de la variable IEP (figura 5), el cual indica el conjunto de valores plausibles para este parámetro genético, demostró, como en la estimación anterior, que la variación de esta variable fenotípica es causada en su mayoría por factores ambientales. Por lo tanto, el mejoramiento fenotípico de la variable dependería básicamente de las mejoras en las condiciones de alimentación y manejo de la población evaluada. No obstante, Buzanskas et al. (2010) sugirieron incluir el IEP en programas de mejora genética aun cuando presente baja heredabilidad, ya que una mejor reproducción genera grandes beneficios para los sistemas de producción de carne bovina.

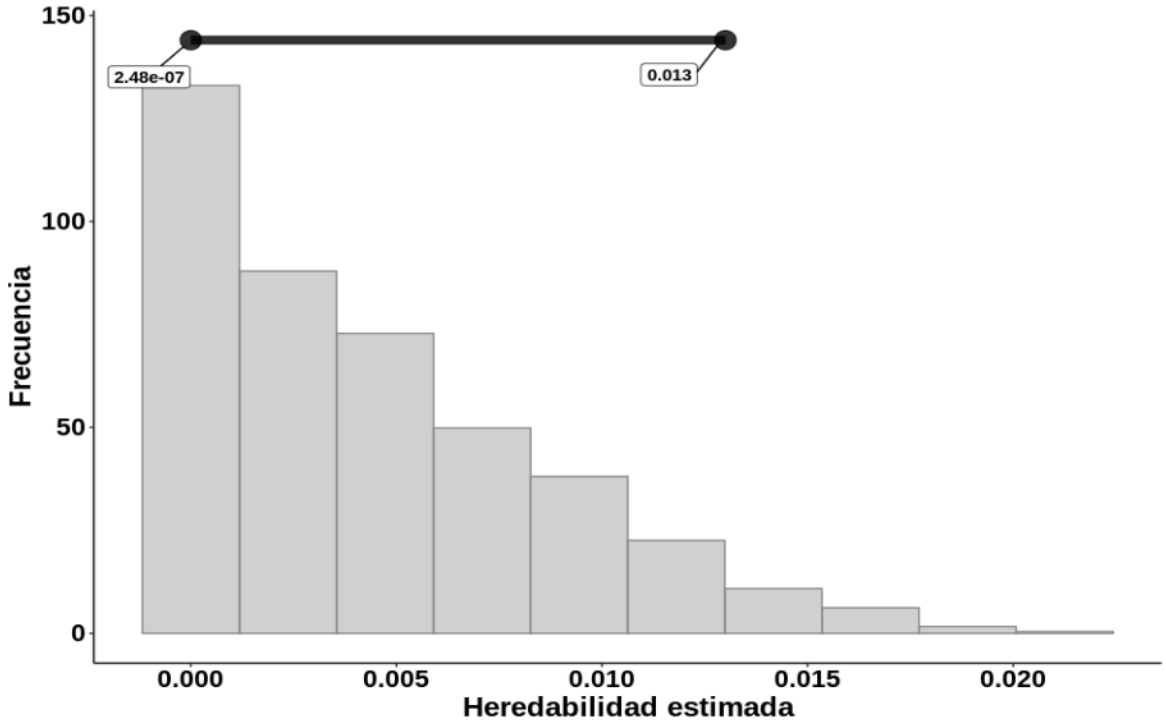

Figura 5. Distribución posterior del valor de heredabilidad obtenido para la variable IEP de vacas raza Romosinuano e incertidumbre asociada a su estimación.
Nota: La incertidumbre está representada por el intervalo de credibilidad del 95 % obtenido mediante el enfoque bayesiano, cuyo valor esta entre $2{,}48 \times 10^{-07}$ y 0,013. Por lo tanto, es posible afirmar que se tiene un 95 % de confianza de que el rango [$2{,}48 \times 10^{-07}$; 0,013] contiene el valor real de la heredabilidad.
Fuente: Elaboración propia

El uso del MLMG en este estudio no mostró mayores diferencias con otros estudios donde se aplicó la metodología del modelo lineal mixto, lo que sugiere su potencial para el estudio de otras poblaciones.

Conclusiones

El IEP de 379,74 ± 49,22 días es un indicativo de la adaptación de la raza Romosinuano a su lugar de origen, que se debe a su alta eficiencia reproductiva. La heredabilidad de la población evaluada fue baja, lo que demostró que esta variable fenotípica es afectada por factores ambientales y no genéticos. Por otra parte, los efectos ambientales (mes de parto, año de parto y orden de IEP) influyen sobre la variabilidad del IEP, por lo que es necesario establecer estrategias de alimentación y manejo que reduzcan su valor hasta lograr el ideal de una cría por año. El modelo lineal mixto generalizado para estimar los componentes de varianza y heredabilidad de la variable IEP permitió considerar la distribución presentada por dicha variable (distribución log-normal); se recomienda su uso en análisis que midan la variable fenotípica en múltiples ocasiones y no sigan el supuesto clásico de normalidad.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento al equipo de trabajo del proyecto "Generación de recomendaciones técnicas basadas en el confort y el bienestar animal para mejorar la fertilidad de los bovinos en el trópico", ejecutado por la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) en el marco de la Agenda Dinámica Corporativa y financiado por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.

Descargos de responsabilidad

Todos los autores realizaron aportes significativos al documento, están de acuerdo con su publicación y manifiestan que no existen conflictos de interés en este estudio.

Referencias

Bandera, E., & Pérez, L. (2018). Los modelos lineales generalizados mixtos y su aplicación en el mejoramiento de plantas. *Cultivos Tropicales*, *39*(1), 127-133. http://dx.doi.org/10.1234/ct.v39i1.1437

Bekele, A., Wuletaw, Z., Haile, A., Gizaw, S., & Mekuriaw, G. (2017). Genetic parameters for reproduction traits and correlation with pre weaning growth traits of Fogera cattle at Metekel ranch, north west Ethiopia. *Livestock Research for Rural Development*, *29*(8). http://www.lrrd.org/lrrd29/8/beke29152.html.

Bennewitz, J., Bögelein, S., Stratz, P., Rodehutscord, M., Piepho, H., Kjaer J., & Bessei, W. (2014). Genetic parameters for feather pecking and aggressive behavior in a large F2-cross of laying hens using generalized linear mixed models. *Poultry Science*, *93*(4), 810-817. http://dx.doi.org/10.3382/ps.2013-03638

Bergmann, G., Gressler, L., Pereira, S., & Pereira, C. (1998). Avaliação de fatores genéticos e de ambiente sobre algumas características reprodutivas de femeas da raça nelore em regime de estação de monta restrita. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinaria e Zootecnia*, *50*(5), 633-645.

Blasco, A. (s. f.). *Apuntes de genética cuantitativa.* https://www.mastergr.upv.es/Asignaturas/Apuntes/06.%20Cuantitativa%201/Libro%20cuantitativa.pdf

Bolker, B., Brooks, M., Clark, C., Geange, S., Poulsen, J., Stevens, H., & White, J. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(3), 127-135. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008

Bürkner, P. (2017). brms: an R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software*, *80*(1), 1-28. https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01

Bürkner, P. (2019). *brms. Bayesian regression models using Stan* [software]. https://github.com/paul-buerkner/brms

Buzanskas, M., Grossi, D., Baldi, F., Barrozo, D., Silva, L., Torres, R., Munari, D., & Alencar, M. (2010). Genetic associations between stayability and reproductive and growth traits in Canchim beef cattle. *Livestock Science*, *132*(1-3), 107-112. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.05.008

Cavalcante, A., Filho, R., Campello, C., Lobo, R., & Martins, G. (2000). Intervalo de partos em rebanho nelore na Amazonia Oriental. *Revista Brasileira de Zootecnia*, *29*(5), 1327-1331. https://doi.org/10.1590/S1516-35982000000500010

De Villemereuil, P. (2018). Quantitative genetic methods depending on the nature of the phenotypic trait. *Annals of the New York Academy Sciences*, *1422*(1), 29-47. https://doi.org/10.1111/nyas.13571

De Villemereuil, P. (2020). *QGglmm: estimate quantitative genetics parameters from generalised linear mixed models* [software]. https://rdrr.io/cran/QGglmm/

De Villemereuil, P., Schielzeth, H., Nakagawa, S., & Morrissey, M. (2016). General methods for evolutionary quantitative genetic inference from generalized mixed models. *Genetics*, *204*(3), 1281-1294. https://doi.org/10.1534/genetics.115.186536

Delignette-Muller, M., Dutang, C., Pouillot, R., Denis, J., & Siberchicot, A. (2019). *fitdistrplus: help to fit of a parametric distribution to non-censored or censored data* [software]. https://github.com/cran/fitdistrplus

Dias, C., De Queiroz, A., & De Albuquerque, L. (1994). Efeito da endogamia em características reprodutivas de bovinos da raça Caracu. *Revista Brasileira de Zootecnia*, *23*(2), 157-164.

Elizalde, J., & Riffel, S. (2012). *Las ineficiencias del proceso de producción afectan la competitividad de la carne vacuna.* Sociedad Rural de Rosario. https: //Las ineficiencias del proceso de producción afectan la competitividad de la carne vacuna (*) - Sociedad Rural de Rosario (ruralrosario.org)

Falconer, D., & Mackay, T. (2001). *Introducción a la genética cuantitativa.* Editorial Acribia.

Fisher, R. A. (1918). The correlation between relatives under the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, *52*(2), 399-433.

Flint, A., & Woolliams, J. (2007). Precision animal breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1491), 573-590. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2171

Fisher, R.A. (1918). The correlation between relatives under the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, *52*, 399-433

Forni, S., & Albuquerque, L. (2005). Estimates of genetic correlations between days to calving and reproductive and weight traits in Nellore cattle. *Journal of Animal Science*, *83*(7), 1511-1515. https://doi.org/10.2527/2005.8371511x

Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *car: companion to applied regression* [software]. https://github.com/cran/car

Galeano, A., & Manrique, C. (2010). Estimación de parámetros genéticos para características productivas y reproductivas en los sistemas doble propósito del trópico bajo colombiano. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia*, *57*(2), 119-131. https://revistas.unal.edu.co/index.php/remevez/article/view/17342

Gómez, S., González, H., Tobón, C., & Martínez, C. (1996). Influencias ambientales que afectan el comportamiento productivo del ganado Sanmartinero en la altillanura colombiana: edad al primer parto e intervalo entre partos. En *Memorias III Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas* (pp. 511-512).

Granja, Y., Cerquera, J., & Fernández, O. (2012). Factores nutricionales que interfieren en el desempeño reproductivo de la hembra bovina. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, *4*(2), 458-472. https://doi.org/10.24188/recia.v4.n2.2012.227

Grossi, D., Venturini, G., Paz, C., Bezerra, L., Lôbo, R., Oliveira, J., & Munari, D. (2009). Genetic associations between age at first calving and heifer body weight and scrotal circumference in Nelore cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *126*(7), 387-393. https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2008.00791.x

Gutiérrez, J., Fernández, I., Royo, L., Álvarez, I., & Goyache, F. (2003). Factores ambientales y genéticos de influencia en el periodo entre parto y concepción en la raza asturiana de los valles. *Información Técnica Económica Agraria*, *24*(2), 507-509. https://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/AIDA%202003/gutierrez2.pdf

Gutiérrez, J., Goyache, F., Fernández, I., Álvarez, & Royo, L. (2012). Genetic relationships among calving ease, calving interval, birth weight, and weaning weight in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *Journal Animal Science*, *85*(1), 69-75. https://doi.org/10.2527/jas.2006-168

Harrison, X., Donaldson, L., Correa-Cano, M., Evans, J., Fisher, D., Goodwin, C., Robinson B., Hodgson, D., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, *6*, e4794. https://doi.org/10.7717/peerj.4794

Hill, W. G. (2014). Applications of population genetics to animal breeding, from Wright, Fisher and Lush to genomic prediction. *Genetics*, *196*(1), 1-16. https://doi.org/10.1534/genetics.112.147850

Kain, M., Bolker, B., & McCoy, M. (2015). A practical guide and power analysis for GLMMs: detecting among treatment variation in random effects. *PeerJ*, *3*, e1226. https://doi.org/10.7717/peerj.1226

Lopez, B. I., Son, J. H., Seo, K., & Lim, D. (2019). Estimation of genetic parameters for reproductive traits in Hanwoo (Korean Cattle). *Animals*, *9*(10), 715. https://doi.org/10.3390/ani9100715

López de Torre, G., & Brinks, J. S. (1990). Some alternatives to calving date and interval as measures of fertility in beef cattle. *Journal Animal Science*, *68*(9), 2650-2657. https://doi.org/10.2527/1990.6892650x

Martínez Niño, C., Manrique Perdomo, C., & Elzo, M. (2012). La evaluación genética de bovinos: una percepción histórica. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, *25*(2), 293-311. https://revistas.udea.edu.co/index.php/rccp/article/view/324760

Martínez-Rocha, J., Gallego, J., Vásquez, R., Pedraza, J., Echeverri, J., Cerón-Muñoz, M., & Martínez, R. (2011). Estimación de parámetros genéticos para edad al primer parto e intervalo entre partos en poblaciones bovinas de la raza Blanco Orejinegro (BON) en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, *25*(2), 220-228. https://revistas.udea.edu.co/index.php/rccp/article/view/324749

Martínez-Villate, G., Martínez-Correal, G., & Manrique-Perdomo, C. (2009). Estimación de parámetros genéticos de edad al primer parto e intervalo entre partos de vacas criollas Sanmartineras (SM). *Orinoquia*, *13*(2), 113-125. https://orinoquia.unillanos.edu.co/index.php/orinoquia/rt/printerFriendly/203/655

McManus, C., Saueressig, M., Falcão, A, Serrano, G., Marcelino, K., & Paludo, G. (2002). Componentes reprodutivos e produtivos no rebanos de corte da Embrapa cerrados. *Revista Brasileira de Zootecnia*, *31*(2), 648-657. https://doi.org/10.1590/S1516-35982002000300015

Montes, D., Barragán, W., & Vergara, O. (2009). Parámetros genéticos de características productivas y reproductivas para ganado tipo carne en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, *1*(2), 302-318. https://doi.org/10.24188/recia.v1.n2.2009.374

Nelson, R., Pettersson, M., & Carlborg, Ö. (2013). A century after Fisher: time for a new paradigm in quantitative genetics. *Trends in Genetics*, *29*(12), 669-676, https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.09.006

Ossa, G. A. (2017). Revisión básica de estadística. En *Mejoramiento genético animal aplicado a los sistemas de producción de carne* (pp. 129-137). Universidad Nacional de Colombia.

Ossa, G., Abuabara, Y., Pérez García, J. E., & Martínez, G. (2011). El ganado criollo colombiano costeño con cuernos (CCC). *Animal Genetic Resources*, *48*, 101-107. https://doi.org/10.1017/S2078633611000014

Ossa, G., David, A., Santana, M., Reza, S., Pérez, J., & Abuabara, Y. (2013). Formación, desarrollo y caracterización fenotípica de los caracteres productivos y reproductivos del hato Romosinuano del banco de germoplasma de Colombia. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *14*(2), 231-243. https://doi.org/10.21930/rcta.vol14_num2_art:503

Ossa, G., Suárez, M., & Pérez, J. (2006). Factores ambientales y genéticos relacionados con el intervalo entre partos en la raza Romosinuano. *Revista MVZ Córdoba*, *11*(2), 799-805. https://doi.org/10.21897/rmvz.443

Ossa, G. A., Suárez, M. A., & Pérez, J. E. (2007). Factores ambientales y genéticos que influyen la edad al primer parto y el intervalo entre partos en las hembras de la raza criolla Romosinuano. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *8*(2), 74-80. https://doi.org/10.21930/rcta.vol8_num2_art:97

Padua, T., Munari, P., & Watanabe, F. (1994). Avaliação de efeitos de ambiente e da repetibilidade de características reprodutivas em bovinos da raça nelore. *Revista Brasileira de Zootecnia*, *23*(1), 126-132.

Pereira, C., Pereira, S., & Lemos, A. (1980). Estudo dos fatores ambientes e genéticos relacionados com o intervalo entre partos na raça Caracú. *Arquivos da Escola Superior de Veterinária do Estado de Minas Gerais*, *32*(1), 81-91.

Quijano, J., & Montoya, C. (2003). Comparación reproductiva de vacas Holstein, Bon y F1 Bon x Holstein en el centro Paysandú, 2. Edad al primer parto, intervalo entre partos, días abiertos y servicios por concepción. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, *56*(1), 1877-1886. https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24546

R Core Team. (2019). *R: a language and environment for statistical computing* [software]. http://www.R-project.org/

Ringen, E., Duda, P., & Jaeggi, A. (2019). The evolution of daily food sharing: a Bayesian phylogenetic analysis. *Evolution and Human Behavior*, *40*(4), 375-384. https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2019.04.003

Rouse, J. (1977). *The criollo. Spanish cattle in the Americas*. University of Oklahoma Press.

Sánchez, A. (2010). *Parámetros reproductivos de bovinos en regiones tropicales de México.* [Tesis de pregrado, Universidad Veracruzana]. Repositorio Institucional. https://www.uv.mx/personal/avillagomez/files/2012/12/Sanchez-2010._Parametros-reproductivos-bovinos.pdf

Swiger, L., Harvey, W., Everson, D., & Gregory, K. (1964). The variance of intraclass correlation involving groups with one observation. *Biometrics*, *20*(4), 818-826. https://doi.org/10.2307/2528131

Tobón, Y., Franco, C., Mejía, M., & Martínez, G. (1996). Evaluación de algunos caracteres reproductivos en el ganado Blanco Orejinegro (BON), Cebú y sus cruces en zona de ladera. En *Memorias III Congreso Iberoamericano de Razas Autóctonas y Criollas*.

Turelli, M. (2017). Commentary: Fisher's infinitesimal model: a story for the ages. *Theoretical Population Biology*, *118*, 46-49. https://doi.org/10.1016/j.tpb.2017.09.003

Vergara, O. (2001). Estimación de la heredabilidad del intervalo entre partos en ganado cebú. *Revista MVZ de Córdoba*, *6*(1), 48-51. https://doi.org/10.21897/rmvz.1066

Vergara, O., Cardona, R., Valencia, D., Almanza, R., & Rugeles, P. (2016). Heredabilidades y tendencias genéticas para características reproductivas en una población de ganado cruzado. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, *8*(1), 44-50. https://doi.org/10.24188/recia.v8.n1.2016.204

Vergara, O., Cerón, M., Hurtado, N., Arboleda, E., Granada, J., & Rúa, C. (2008). Estimación de la heredabilidad del intervalo de partos en bovinos cruzados. *Revista MVZ Córdoba*, *13*(1), 1192-1196. https://doi.org/10.21897/rmvz.410

Vergara, O., Elzo, M., & Cerón, M. (2009). Genetic parameters and genetic trends for age at first calving and calving interval in an Angus-Blanco Orejinegro-Zebu multibreed cattle population in Colombia. *Livestock Science*, *126*(1-3), 318-322. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2009.07.009

Walsh, S., Williams, J., & Evans, A. (2011). A review of the causes of poor fertility in high milk producing dairy cows. *Animal Reproduction Science*, *123*(3-4), 127-138. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2010.12.001

Wasike, C., Indetie, D., Ojango, J., & Kahi, A. (2009). Direct and maternal (co)variance components and genetic parameters for growth and reproductive traits in the Boran cattle in Kenya. *Tropical Animal Health and Production*, *41*(5), 741-748. https://doi.org/10.1007/s11250-008-9246-y

Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Lin-Pedersen, T., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2019a). *ggplot2: create elegant data visualisations using the grammar of graphics* [software]. https://github.com/tidyverse/ggplot2

Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2019b). *dplyr: a grammar of data manipulation* [software]. https://github.com/tidyverse/dplyr

Yagüe, G., Goyache, F., Becerra, J., Moreno, C., Sánchez, L., & Altarriba, J. (2009). Bayesian estimates of genetic parameters for pre-conception traits, gestation length and calving interval in beef cattle. *Animal Reproduction Science*, *114*(1-3), 72-80. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2008.09.015