



## INTERACCIÓN GENOTIPO AMBIENTE EN ESTRÉS TÉRMICO Y PRODUCCIÓN DE LECHE EN VACAS HOLSTEIN EN LA REGIÓN DE LIMA, PERÚ

### Genotype Environmental Interaction between Stress Thermic and milk production in Holstein cows in Lima region Peru

Alberto Menendez-Buxadera<sup>1\*</sup>; Manuel More Montoya<sup>2</sup>; Gustavo Gutiérrez-Reynoso<sup>3</sup>; Gerardo Galván Cavero<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Genética, Universidad de Córdoba, Córdoba, España.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco, Cusco, Perú.

<sup>3</sup>Facultad de Zootecnia, PIPS Mejoramiento Animal, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú

\* E-mail: [contact@ambuxadera.com](mailto:contact@ambuxadera.com)

Recibido: 24/08/2022; Aceptado: 15/10/2022; Publicado: 10/01/2023

#### ABSTRACT

A total of 352596 results of the test day milk controls (TD), as well as the climatic variables of Temperature and Relative Humidity combined in an index known as ITH, carried out in 5 stables in the Lima region, between January 2006 and December 2018, were available for this study. This database was represented by the TD of 11876 Holstein daughters of 8439 dams and 321 sires and was studied by different random regression models with the objective to estimating the genetic relationships between TD and ITH as an indicator of heat stress (HS). The results indicated that heritability ( $h^2$ ), along the ITH scale shows a slightly upward trend ( $h^2 = 0.113 \pm 0.01$  to  $0.187 \pm 0.02$ ) until reaching its highest values in the so-called thermal stress zone ( $ITH \geq 68$  to  $ITH = 77$ ). The genetic correlations ( $r_g$ ) were close to the unit between adjacent or very close ITH levels and decreased as the differences between the HS intensity measured by the ITH increased, reaching results between  $r_g = 0.562 \pm 0.09$  to  $0.582 \pm 0.12$  between the coldest area ( $ITH < 61$ ) and the hottest ( $ITH > 71$ ). The correlations between the estimated Breeding Value (BV) in both zones was 0.607 and only 262 of the top 600 animals selected were better in both zones. These responses indicate that the results of TD should not be considered as an expression of the same trait throughout the trajectory of ITH, in other words there is environmental genotype interaction. An index was made based on all the estimates of the BV throughout ITH that allowed to identify not only the existence of genetic variation in ST but also variations in the way animals responded to the different levels of ITH.

**Keywords:** Holstein cows | milk production | stress thermic | genetic correlations | genotype environmental interaction

#### RESUMEN

Un total de 352596 resultados de los controles periódicos de producción (TD), así como así las variables climáticas de Temperatura y Humedad Relativa combinadas en un índice conocido como ITH, realizados en 5 establos de la región de Lima, entre enero del 2006 y diciembre del 2018, estuvieron disponibles para este estudio. Esta base de

datos estaba representada los TD de 11876 vacas Holstein hijas de 8439 madres y 321 sementales y fue estudiada por diferentes modelos de regresión aleatoria con el objetivo de estimar las relaciones genéticas entre TD y el ITH como indicador de estrés térmico (ST). Los resultados indicaron que la heredabilidad ( $h^2$ ), a lo largo de la escala de ITH manifiesta una tendencia ligeramente ascendente ( $h^2 = 0,113 \pm 0,01$  a  $0,187 \pm 0,02$ ) hasta alcanzar sus mayores valores en la denominada zona de estrés térmico ( $ITH \geq 68$  a  $ITH = 77$ ). Las correlaciones genéticas ( $r_g$ ) fueron cercanos a la unidad entre niveles de ITH adyacentes o muy cercanos y disminuye en la medida que se incrementa las diferencias entre la intensidad de ST medida por los ITH, alcanzando resultados entre  $r_g = 0,562 \pm 0,09$  a  $0,582 \pm 0,12$  entre la zona de más frío ( $ITH \leq 61$ ) y más calor ( $ITH \geq 71$ ). Las correlaciones entre los Valor Genético (BV) estimados en ambas zonas fue de 0,607 y solo 262 de los mejores 600 animales seleccionados fueron mejores en ambas zonas. Estas respuestas indican que los resultados de TD no debe considerarse como expresión del mismo rasgo en toda la trayectoria de ITH, en otras palabras, existe interacción genotipo ambiente. Se confeccionó un índice basado en todos los estimados de los BV a lo largo de ITH que permitió identificar no solo la existencia de variación genética en ST sino también variaciones en la forma de respuesta de los animales a los diferentes niveles de ITH.

**Palabras clave:** Vacas Holstein | producción láctea | estrés térmico | correlaciones genéticas | interacción genotipo ambiente

---

**Forma de citar el artículo (Formato APA):**

Menendez-Buxadera, A., More, M., Gutiérrez-Reynoso, G. & Galván, G. (2022) Interacción genotipo ambiente en estrés térmico y producción de leche en vacas Holstein en la región de Lima, Perú. *Anales Científicos*. 83(2), 160-174. <http://dx.doi.org/10.21704/ac.v83i2.1902>

---

Autor de correspondencia (\*): Alberto Menendez-Buxadera, Email: [contact@ambuxadera.com](mailto:contact@ambuxadera.com)

© Los autores, Publicado por la Universidad Nacional Agraria La Molina,

This is an open access article under the CC BY

---

## 1. INTRODUCCION

En Perú el consumo anual de leche ha ido incrementado alrededor del 3% anual, lográndose un nivel de 87 kg/persona/año (MINAGRI, 2017), lo cual aún está lejos de la recomendación de 120 kg/persona/año de la FAO (FAO, 2017). Para cubrir ese déficit se ha trazado un plan nacional de desarrollo ganadero que busca el incremento de la producción de leche vacuna de 1387 kg en 2016 a 3577kg/cabeza/año para el 2027, (MINAGRI, 2017). Para ello, este plan perspectivo requiere entre otras actividades, diseñar e implementar un programa nacional de mejoramiento genético de vacunos de leche con metodologías estandarizadas, estableciendo objetivos y criterios de selección por zonas, registros de genealogía, control de productividad y evaluaciones genéticas; conducentes a la identificación y uso de los animales más eficientes. La actividad de control periódico de la producción de leche internacionalmente conocido como Test Day (TD) se inició en Perú a mediados del siglo pasado. A partir de 1976 se realizaron los primeros intentos con vistas a desarrollar las condiciones necesarias para la evaluación genética de los animales, no obstante, dificultades estructurales y técnicas limitaron su desarrollo (Pallette, 2001). Solo después de 2016 se

crearon las condiciones técnicas necesarias y desde entonces se han realizado varias rondas de evaluación de las lactancias registradas entre 2004 y 2018 para la raza Holstein (Gutiérrez Reynoso, 2016) y se han publicado los valores genéticos de vacas y sementales brindándole a los ganaderos una información que le permite seleccionar animales más productivos y adaptados a sus condiciones.

Los problemas del cambio climático pueden constituir un factor adicional a tomar en cuenta en los programas de mejora que se llevan a cabo en el país. En Perú, se han indicado incrementos en la temperatura ambiente que pueden alcanzar entre +0.27 oC a +0.33 oC así como olas de calor, particularmente en la región de Lima que es una de las cuencas más productoras de leche del país (Ruiz et al., 2019), estos autores indican que las vacas están bajo estrés térmico (ST) la mayor parte del año y además mostraron relaciones negativas entre ST y la producción de leche. Galván et al., (2022) demuestran no solo esas relaciones negativas, sino que se el potencial de las pérdidas anuales en producción de leche por vaca en esta misma región, lo cual constituye la base de sustentación de este artículo. Existe evidencias sobre el antagonismo ST y producción de leche, tanto en la mayor parte de los

países con programas de mejora en animales lecheros especializados (Carabaño et al., 2016; 2017); así como en animales del tipo *Bos indicus* (Santana et al., 2015; 2019) y cruzados con *Bos taurus* (Boonkum et al., 2011). En América Latina, los resultados son coincidentes con estas relaciones negativas en animales Holstein de Panamá (Guerra Montenegro et al., 2019); Brasil (Santana et al., 2016) y Cuba (Domínguez et al., 2015). Existe consenso que este antagonismo es un efecto real que debe ser considerado no solo para seleccionar animales más productivos sino también más adaptados al ST. Los pioneros en esta temática de ST y producción de leche han concluido que ...” La selección por mayor volumen de leche implica menor capacidad de adaptación al ST señalando una diferencia de más de 1100 kg de leche entre las progenies de sementales Holstein extremos (Misztal et al., 2006)”.

Las evidencias citadas implican posibles efectos de interacción genotipo-ambiente (GxE) y representan un llamado de alerta para el programa de mejora genética que se lleva a cabo actualmente en el Perú. La GxE tiene diferentes formas de manifestación ya sea en términos de ambiente climático, ambiente en diferentes sistemas de producción en diferentes países, o niveles de producción diferentes, en todos los casos sus efectos no deben obviarse dada la repercusión económica que implica (Hayes et al., 2016). Para cambiar la estrategia del programa de selección es necesario tomar en cuenta la fuente de posibles efectos de GxE y la naturaleza propia del carácter básico, en este caso producción de leche.

Generalmente se utiliza un enfoque transversal (volumen de leche o cierto nivel de temperatura u otro índice climático) a dos caracteres que se manifiestan e interactúan a lo largo de una escala longitudinal de tiempo (a lo largo de la lactancia) o de intensidad de estrés térmico. Aquellos caracteres que se registran repetidamente a lo largo de una escala continua y cuya expresión fenotípica depende de funciones se denominan ‘function value traits’ (Stinchcombe y Kirkpatrick, 2012) y el procedimiento estadístico que debe aplicarse es de modelos longitudinales de regresión aleatoria-‘RRM’ (van der Werf y Schaeffer, 1997). Este enfoque es más complejo, pero presenta múltiples usos y ventajas

(Schaeffer 2004), entre las más importantes hace un máximo uso de la información disponible, permite estimar los componentes de (co)varianza genética y por ende los valores genéticos de todos los animales entre todos los puntos de la trayectoria de la variable continua. Entre las desventajas se puede citar que requiere de mayores recursos de computación y necesidad de mayor vinculación entre la sociedad de criadores encargados de esta aplicación y la transformación de los resultados de manera que sean más asequibles a nivel del criador. En la actualidad los modelos RRM se utilizan con éxito en múltiples escenarios de producción animal (Oliveira et al., 2019).

Este artículo se llevó a cabo para darle continuidad a un artículo previo (Galván et al., 2022) con el objetivo de estimar los componentes de (co)varianza genéticos de la producción de leche y el ST, así como la GxE en las condiciones de la región de Lima, Perú.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS.

En un artículo previo sobre este tema (Galván et al., 2022) se presentan las características generales de los datos disponibles, así, como el procedimiento empleado para la confección de los índices climáticos denominados como ITH, de manera que no se estima necesario repetirlos. De los 443763 TD que conformó un fichero de trabajo empleado en la citada nota técnica, se seleccionaron los registros correspondientes a las cinco primeras lactancias, las cuales se editaron eliminando edades al parto aberrantes o extremas, quedando finalmente un total de 352596 TD de 11876 vacas Holstein de raza pura, cuya producción fue controlada periódicamente entre enero del 2006 y diciembre del 2018, hijas de 8439 madres (942 común) y 321 padres de los cuales 264 provienen de semen importado y 57 de origen nacional. El pedigrí contenía un total de 20225 animales con registros y sus antecesores (nacionales o extranjeros) sin datos.

En términos estadísticos los datos previos se analizaron mediante varios modelos lineales mixtos de regresión aleatoria. De manera general esto se representa de la siguiente forma:

$$Y_{ijklmno} = FTD_i + fixed_j + f(\Phi_{dim:r})_k + f(\Phi_{thi:r})_l + r(a; \Phi_{thi:q})_m + r(p; \Phi_{thi:t})_n + e_{ijklmno}$$

donde:

$Y_{ijklmno}$  representa la  $i^{th}$  observación de la variable dependiente (TD) a lo largo de la trayectoria de ITH y los días de lactancia (**dim**) respectivamente.

**FTDi** es un efecto fijo de la combinación ganadería-fecha de control, con un mínimo de 10 observaciones en cada nivel de FTD.

**fixedj** son los efectos fijos de la covariable cuadrática de edad al parto intra número de partos.

$f(\Phi \text{ dim:r})k$  y  $f(\Phi \text{ thi:r})l$  representan las covariables fijas de la trayectoria de **dim** e ITH respectivamente, modelada con un polinomio de Legendre ( $\Phi$ ) de orden **r**. Estos factores conforman la curva general de TD a nivel de la población representada.

$r(a; \Phi \text{ thi:r})m$  son vectores de efectos aleatorios y representan la función genética aditiva del animal (**a**) a lo largo de las covariables  $\Phi \text{ thi:r}$  para ITH modelada por un polinomio de Legendre de orden **r**. Esto representa la desviación aleatoria de cada animal respecto a las curvas fijas previamente indicada y cuyo origen es de naturaleza genética.

$r(p; \Phi \text{ thi:r})n$  son funciones aleatorias de efectos de ambiente permanente (**p**) debida a repeticiones del mismo rasgo en el  $i^{th}$  animal con datos, modelada por un polinomio de Legendre  $\Phi$  de orden **r**.

**eijklmn** es un error aleatorio común a todas las observaciones.

Con este enfoque se aplicó un proceso paso a paso con tres modelos, que se diferencian en la inclusión de diferente orden de ajustes **r** y la naturaleza de la varianza residual. Dado que los efectos fijos son los mismos y solo varia la forma de modelar los efectos aleatorios se aplicaron los criterios informativos de LogL; AIC y BIC para elegir el modelo que mejor ajusta los datos. El modelo básico (M0) no tomó en cuenta las posibles variaciones aleatorias a lo largo de la escala de ITH, mientras que en el modelo M1 se incluyeron con  $r=1$  para efectos genéticos y de ambiente permanente; e M2 es el mismo que M1 pero con  $r=2$ , el M3 es igual al anterior pero se incluye una varianza residual heterogénea (**z**) con dos niveles en base a los resultados de la nota técnica citada:  $z1 \geq ITH 57$  a  $z1 \leq ITH 67$  y  $z2 \geq ITH 68$  a  $z2 \leq ITH 77$  que fueron identificados como zona de tolerancia y de estrés térmico respectivamente.

Se utilizó el software ASReml 3 de Gilmour et al., (2009), el cual permite estimar tanto los efectos fijos como los componentes de (co)varianza genética y ambiental. Como ejemplo para un modelo de orden  $r=2$  para el efecto animal y para el efecto de ambiente permanente individual los componentes de (covarianza) esperados será:

$$V \begin{bmatrix} a \\ p \\ e \end{bmatrix} = A \otimes K_a = \Phi_i \begin{bmatrix} \sigma_{a_o}^2 & \sigma_{a_{os}} & \sigma_{a_{oq}} \\ \sigma_{a_{so}} & \sigma_{a_s}^2 & \sigma_{a_{sq}} \\ \sigma_{a_{qo}} & \sigma_{a_{qs}} & \sigma_{a_q}^2 \end{bmatrix} \Phi_i' + I_p \otimes K_p = \Phi_i \begin{bmatrix} \sigma_{p_o}^2 & \sigma_{p_{os}} & \sigma_{p_{oq}} \\ \sigma_{p_{so}} & \sigma_{p_s}^2 & \sigma_{p_{sq}} \\ \sigma_{p_{qo}} & \sigma_{p_{qs}} & \sigma_{p_q}^2 \end{bmatrix} \Phi_i' + R \quad (M2)$$

Los elementos de  $\Phi$  son los coeficientes del polinomio de Legendre, expresado en forma estandarizado entre +1 y -1 para la trayectoria de ITH. En este modelo la estructura de (co)varianza  $K_a$  contiene los elementos de la función genética del intercepto ( $\sigma_{a_o}^2$ ); la pendiente ( $\sigma_{a_s}^2$ ); el término cuadrático ( $\sigma_{a_q}^2$ ) y sus respectivas covarianzas ( $\sigma_{a_{os}}^2$ ;  $\sigma_{a_{sq}}^2$  y  $\sigma_{a_{qs}}^2$ ) a lo largo de ITH. Por otra parte,  $K_p$  representa los mismos indicadores para las varianzas y covarianzas ( $\sigma_{p_o}^2$ ;  $\sigma_{p_s}^2$ ;  $\sigma_{p_q}^2$ ;  $\sigma_{p_{os}}$  y  $\sigma_{p_{oq}}$ ), de los efectos de ambiente individual permanente,  $I_p$  es la matriz de incidencia de este efecto; **R** es la varianza residual homogénea; **A** es el numerador de la matriz de

parentesco entre animales y  $\otimes$  es un indicador de producto. Con los resultados de estos modelos se estimaron la heredabilidad ( $h^2$ ) y las correlaciones genéticas ( $r_g$ ) para TD en cada punto de la trayectoria de ITH utilizando los correspondientes coeficientes de  $\Phi$  y tomando en consideración como se modeló la varianza residual.

Con la solución de este modelo se estiman las funciones genéticas  $fg_{thi} = [a_o \ a_s \ a_q]$  de los TD sobre los efectos de ITH en las cuales los elementos  $a_o$ ;  $a_s$  y  $a_q$  representan el mérito genético de cada animal para tales componentes. Estas **fg** están conformadas por tres elementos con definiciones biológicas muy precisas:

Un intercepto (**ao**) que define el nivel genético general del animal para producción de leche (TD) a lo largo la trayectoria de ITH.

Una pendiente (**as**) que significa la capacidad de adaptación o norma de reacción del animal a cambios en la producción de leche a lo largo de la escala de ITH.

Un término cuadrático (**aq**) que trata de modificar (acelerando o decreciendo) el efecto de la pendiente.

Estos componentes son partes inseparables del mérito genético de cada animal y sus efectos actúan en conjunto y se combinan con los coeficientes del polinomio de Legendre aplicado, en este caso de orden **r = 2** para ITH y se pueden estimar los valores genéticos (**BV**) a lo largo de la escala de cada punto de ITH según:

$$BV_{thi}^i = \sum_{r=0}^2 \Phi_{thi} f g'_{thi}$$

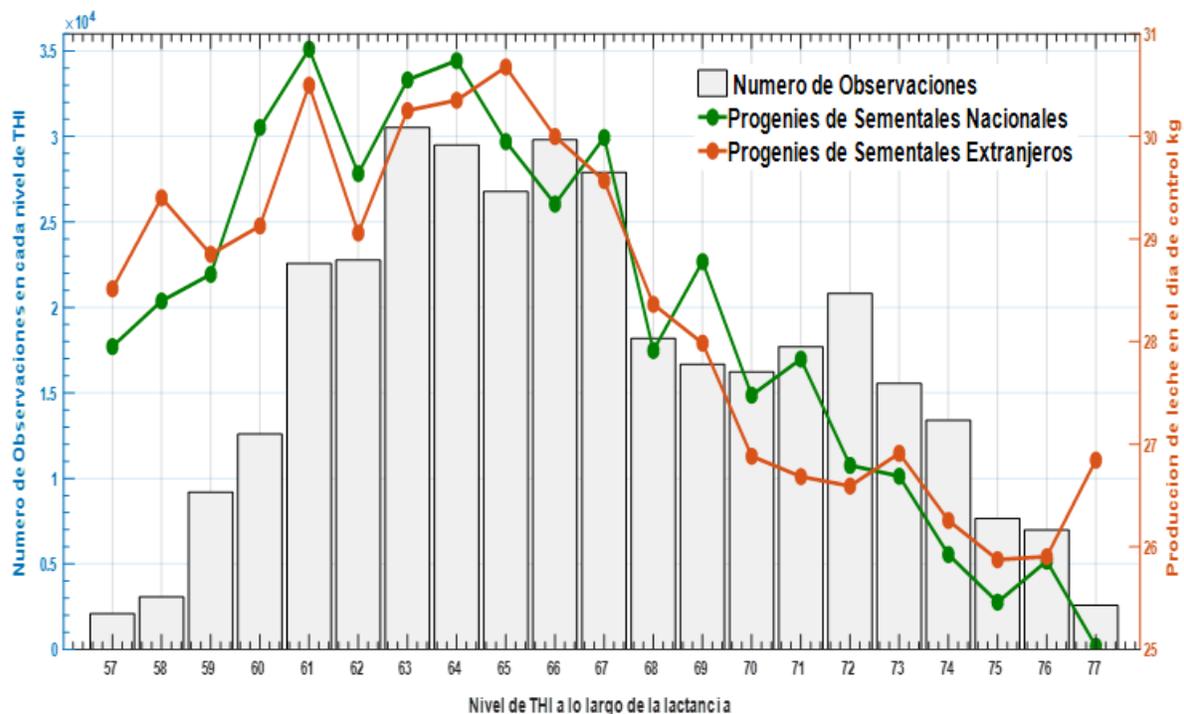
Nótese que son los componentes de **fg<sub>thi</sub>** los que pueden determinar la forma de respuesta, así por ejemplo aquellos sementales con un alto nivel genético general (**ao**) podrán modificarse su expresión en función del signo

de **as**, si es negativa implica mayor efecto de ST por tanto menos adaptación. Este es el principio general para la selección y mejora genética para producción de leche y tolerancia al ST.

Para estimar los parámetros genéticos de **h<sup>2</sup>** y **r<sub>g</sub>** así como los **BV** entre cada nivel de ITH, es necesario aplicar un procedimiento adicional propuesto por Jamrozik y Schaeffer (1997). El gran volumen de parámetros estimados requiere de una herramienta auxiliar como el análisis de componentes principales (ACP) usando Matlab (2019) que permite reducir la información en unas pocas variables subyacentes sin pérdidas importantes de las (co)varianzas con la variable original.

### 3. RESULTADOS

Los resultados promedios de las curvas de respuesta de los TD a lo largo de ITH por cada origen de los padres de las vacas se muestran en la figura 1. En general el número de observaciones es suficientemente alto, excepto en los extremos; no obstante, tienen aproximadamente 2000 registros en cada caso.



**Figura 1.** Número de observaciones en cada nivel de THI y curva de respuesta según origen de los padres de las vacas (11876 vacas Holstein hijas de 264 sementales extranjeros y 57 nacionales)

Las formas de las curvas de respuesta fueron muy similares en ambos conjuntos de progenies, se evidencia una primera etapa con niveles de variación no tan importantes, mientras que a partir de  $ITH \geq 68$  existe una marcada depresión en los niveles de TD en la medida que se incrementa el ITH que corresponde con la zona de ST. Según estos resultados de la base de datos representadas, el origen de los padres de las vacas (nacidos en el país o semen importado), no tuvieron efectos de importancia en la expresión fenotípica de este efecto de ITH.

### Estimación de componentes de (co)varianza.

La comparación de los 3 modelos aplicados se presenta en el Tabla 1. Los resultados indicaron que la inclusión de variaciones a lo largo de la escala de ST mediante los polinomios de Legendre mejoró el ajuste del modelo, en particular con orden de ajuste  $r=2$ . Además, se incorporó la varianza residual heterogénea en M3, el cual fue superior a los otros modelos, y cuya estructura es aplicable a un modelo de trabajo en el programa de mejora de la raza, en un escenario donde se le proporcione mayor interés a la adaptación al clima.

**Tabla 1.** Criterios informativos de los modelos comparados (efecto estrés térmico).

Modelos	Varianza Residual	r	p	Criterios informativos		
				LogL	AIC	BIC
M0	Homo	no	3	-857318	1714642	1714674
M1	Homo	1	7	-855618	1711250	1711326
M2	Homo	2	13	-854329	1708684	1708824
M3	Hetero	2	14	-853465	1706959	1707110

\*El mejor modelo es aquel con mayor LogL y menor AIC y BIC y se resaltado en negrita.

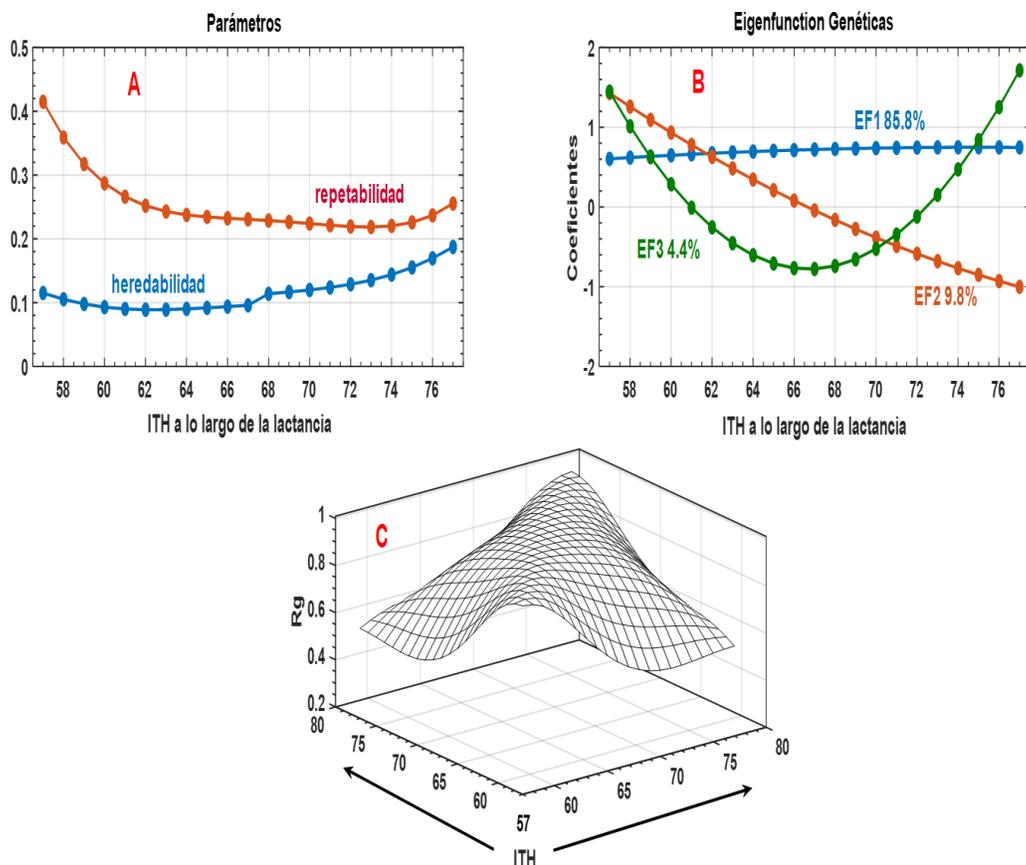
Los estimados de heredabilidad ( $h^2$ ), repetabilidad ( $R$ ); correlaciones genéticas ( $r_g$ ) y las funciones genéticas del ACP de la matriz  $Ka$  de regresión aleatoria del modelo 3 se muestran en la figura 2. La forma de respuesta de  $h^2$  a lo largo de la escala de ITH manifiesta una tendencia ligeramente ascendente ( $h^2 = 0.113 \pm 0.01$  a  $0.187 \pm 0.02$ ) hasta alcanzar sus mayores valores en la denominada zona de estrés térmico ( $ITH \geq 68$  a  $ITH = 77$ ). Por otro lado, los valores de  $R$  presentan decrecimiento inicial y varían muy poco durante la zona de estrés térmico (figura 2 A). Los valores de  $r_g$  fueron cercanos a la unidad entre niveles de ITH adyacentes o muy cercanos (línea vertical en la parte correspondiente de la figura 2 C), mientras que disminuye en la medida que se incrementa las diferencias entre la intensidad de ST medida por los ITH, alcanzando resultados entre  $r_g = 0.562 \pm 0.09$  a  $0.582 \pm 0.12$  entre la zona de más frío ( $ITH \leq 61$ ) y más calor ( $ITH \geq 71$ ).

Los resultados del ACP de la matriz  $Ka$  se presenta en el Tabla 2, según el cual el 95.6% de la varianza genética de los TD a lo largo de la escala de ITH está explicada por los dos primeros componentes principales (CP).

En la terminología de los ACP los elementos del primer CP conforman lo que se denomina vector de ‘talla’ ya que su efecto determina la magnitud y dirección de la varianza

genética de los TD en todos los niveles de ITH. El CP2 se conoce como vector de ‘forma’, el cual unido a CP3 explican el 14.2% de la variabilidad genética del rasgo y en conjunto modifican y cambian la curva de respuesta de la varianza genética de la población representada. Lo expuesto quiere decir que existe variación genética de mayor o menor tolerancia al ST lo cual puede ser beneficioso para reorientar la estrategia del programa de mejora.

Los elementos de los tres CP se conocen como eigenvector ( $ev$ ) los cuales se pueden unir con los coeficientes el polinomio de Legendre empleado, con orden  $r=2$ , que está conformado por los tres componentes indicados en la primera columna de la tabla 2, que tiene 21 clases (niveles de ITH = 57 a 77), es decir una matriz de  $21 \times 3$ . Como resultado de esta operación se obtienen los denominados eigenfunction ( $ef$ ) representados en la figura 2B, observe que  $ef1$  mantiene el mismo nivel y dirección y un impacto total que equivale al 85.8% de la varianza explicada en toda la escala de ITH (se conoce como eigenvalues  $\lambda_i$ ) de manera que si la selección está orientada a maximizar este CP se podrá incrementar el nivel de tolerancia al ST en toda la trayectoria de ITH



**Figura 2.** Parámetros genéticos estimados a lo largo de la escala de ITH en vacas Holstein de la región de Lima (modelo 3).

**Tabla 2.** Resultados del análisis de componentes principales de la matriz de regresión aleatoria.

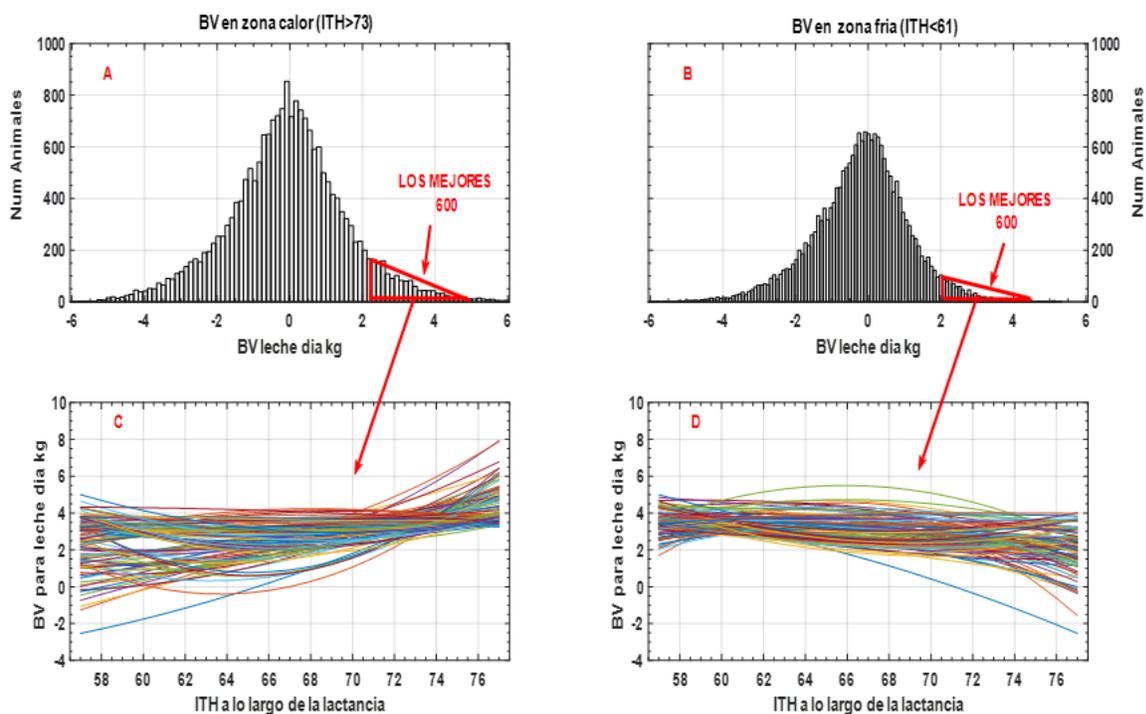
Coeficientes del ACP de la matriz de regresión aleatoria -modelo M3			
	CP1	CP2	CP3
Intercepto	0.9981	0.0586	-0.0191
pendiente	0.0604	-0.9923	0.1081
cuadrático	0.0126	0.109	0.994
Valor Propio	11.7	1.3	0.6
Varianza explicada (%)	85.8	9.8	4.4
Varianza acumulada (%)		95.6	100

No obstante, nótese que los efectos de *ef2* y *ef3* de la figura 2B ejercen una dirección opuesta, particularmente a partir de **ITH=68** que es el punto de cambio de tendencia indicado en la figura 1, de tal manera que puede alterar la dirección de la estructura de (co)varianza genética en este escenario de producción de leche en una escala continua de ambiente climático calórico que va de

**ITH=57** a **ITH=77**. Una importante propiedad contiene este enfoque multivariado y es que los tres *ef* no están correlacionados de manera que sus efectos pueden adicionarse y cuyo potencial puede proporcionar importantes beneficios en el programa de mejora como se mostrará más adelante.

Para ilustrar tanto la variabilidad existente entre los BV, así como en las formas de respuesta a lo largo de **ITH**, se emplearon los BV estimados según se indicó en material y método y se confeccionó la figura 3 (igual escala) que

muestra la distribución de frecuencia de los BV estimados en zona caliente (ITH>73, figura 3 A) y fría (ITH<61, figura 3 B). En cada zona se seleccionaron los mejores 600 animales que se resaltan en un triángulo rojo.

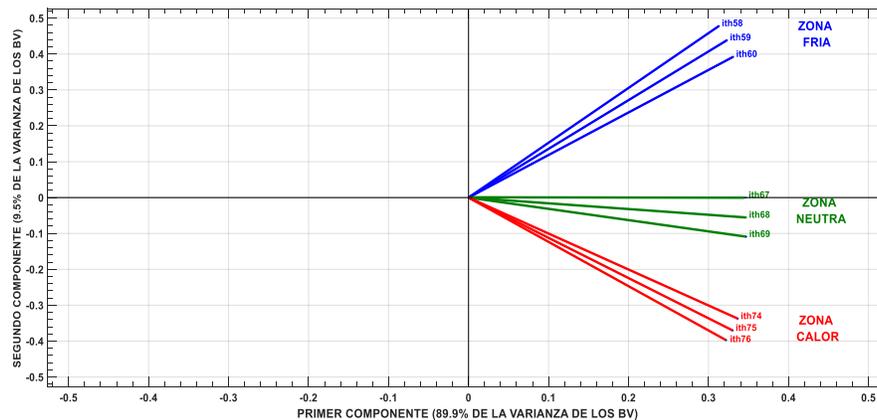


**Figura 3** Distribución de frecuencia de los Valores Genéticos de los animales manifestado en dos zonas extremas de estrés térmico y variación en la forma de respuesta a lo largo de la trayectoria de ITH durante la lactancia. (modelo M3, 20283 animales).

Varios resultados deben resaltarse; por un lado, la variabilidad total en zona de calor (14.6 kg) fue superior a la zona fría (12.3 kg) lo cual representa un 18.5% de superioridad, magnitud en modo alguna despreciable. La correlación entre los BV de ambas zonas fue de 0.607 y solo 262 de los 600 animales seleccionados fueron mejores en ambas zonas en correspondencia con lo esperado según los resultados de las correlaciones genéticas representadas en la figura 2 C. El otro elemento para señalar es la variación en las formas de respuesta en tolerancia al ST, lo cual se presenta en la figura 3C y 3D. De los mejores animales de cada zona se estimaron los correspondientes BV para cada punto de la escala de ITH, evidenciándose la existencia de varios tipos de animales estables o robustos pues mantienen el mismo nivel de BV independiente del nivel de ST, y otros que pueden

calificarse como plásticos con una respuesta ascendente en condiciones de calor y otros en sentido contrario para los seleccionados en la zona fría. Este tipo de resultados puede tener mucha importancia para los objetivos del programa de mejora de la raza Holstein en este país, no obstante, crea un problema adicional relacionado con la existencia de 21 estimaciones de BV en cada zona, siendo necesario alguna generalización que facilite el trabajo. Más adelante se presenta una opción.

Para una demostración más evidente de este antagonismo se emplearon los resultados de los BV de todos los animales evaluados, pero solo considerando tres zonas climáticas: zona fría  $\geq 58$  ITH  $\leq 60$ ; zona neutra  $\geq 67$  ITH  $\leq 69$  y zona caliente  $\geq 74$  ITH  $\leq 76$ . Este conjunto de datos se sometió a un ACP y los principales resultados se muestran en la figura 4.



**Figura 4.** Biplot de los Valores Genéticos de animales Holstein en diferentes zonas de estrés climático.

El biplot es una forma gráfica de expresar la tendencia, magnitud y dirección de los vectores propios (ev) que determinan la estructura general de las (co)varianza de todas las estimaciones de BV a lo largo de la escala de ITH. Los resultados indicaron que los dos primeros componentes principales (CP) explicaron el 97.5% de la varianza entre las 9 estimaciones de BV de las tres zonas climáticas. Obsérvese en la figura 4 las evidentes tendencias contrastantes entre los ev de la zona de mayor y menor estrés calórico, en correspondencia con las  $r_g$  de la figura 2 C y lo indicado en la figura 3.

**Generalizando los resultados**

Todas las evidencias encontradas indican antagonismo en la capacidad de tolerancia al estrés térmico de los animales y la producción de leche, en otras palabras, la GxE es un efecto real. En estas circunstancias resulta complejo manejar y aplicar un proceso de selección cuando existen 21 estimaciones de BV de cada animal. La utilización de un índice de selección puede ser una opción, pero sería necesario conocer la importancia económica de cada expresión del rasgo en función a las amplias zonas de ST mostrada en la figura 4, lo cual no resulta muy simple. Una posible alternativa ya indicada en párrafos previos puede ser basada en el uso de la ponderación de acuerdo a los coeficientes de los eigenvalor (ev) del análisis de ACP realizado sobre los BV en toda la escala de ITH, siguiendo la propuesta de Togashi and Lin (2006). Este índice que se denominará IPC se representa de la siguiente forma:

$$IPC = \sum_{i=57}^{77} ev_{ij} BV_{jk}$$

donde  $ev_{ij}$  son los coeficientes de los ev de mayor relevancia y los  $BV_{jk}$  son los valores genéticos de cada animal para cada nivel de ITH expresado en forma estandarizada. Las correlaciones entre las variables originales y el IPC se estimarán por:

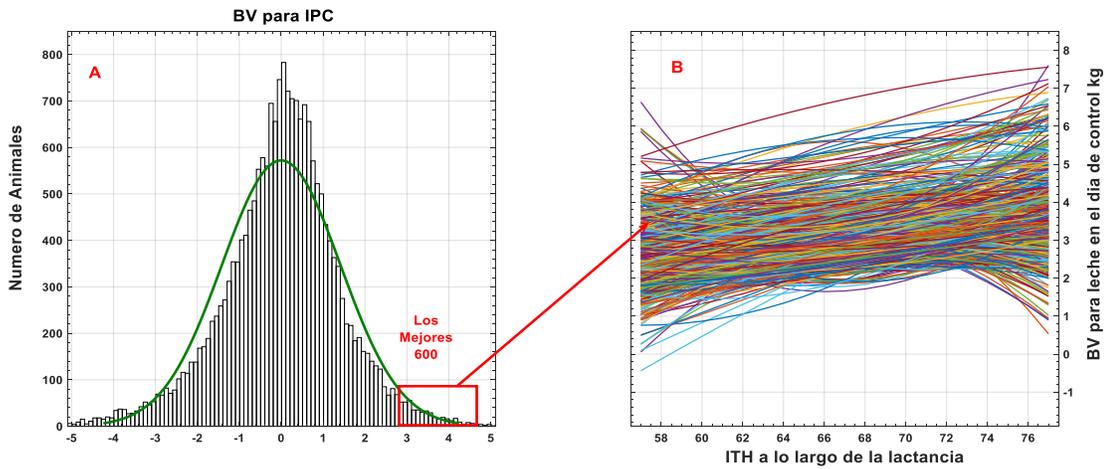
$$r_{BV,IPC} = ev_{ij} \sqrt{\lambda_i}$$

Donde  $\sqrt{\lambda_i}$  es la raíz cuadrada del correspondiente eigenvalue  $\lambda_i$ .

En este nuevo índice subyacente **IPC** se sintetiza la variación de los BV de todos los animales a lo largo de la trayectoria de ITH sin grandes pérdidas de información. En efecto, los resultados de este procedimiento arrojaron que el 98.1% de las varianzas de las 21 estimaciones de BV se pueden representar con solo dos componentes principales. La figura 5A muestra la distribución de frecuencia de este índice IPC el cual debe interpretarse como una expresión transversal, que en un simple indicador se cuantifica el mérito genético de todos los animales en todos los niveles de ST, o sea a lo largo de la trayectoria de ITH, lo cual puede facilitar el trabajo de la selección. Nótese la variabilidad existente que son equivalentes a las variaciones conjuntas en los BV originales en los diferentes niveles de ITH, así, por ejemplo, en zona fría (ITH<61 ver figura 3B) sería entre

-6.3 a +6.6 kg/día, mientras que para zona calor (ITH>74 ver figura 3A) es -6.10 a + 7.5 kg/día. En base a ese índice se seleccionaron los mejores 600 animales y en la figura

5B se presenta la evolución de los BV de estos mismos animales en cada punto de la escala de ITH.

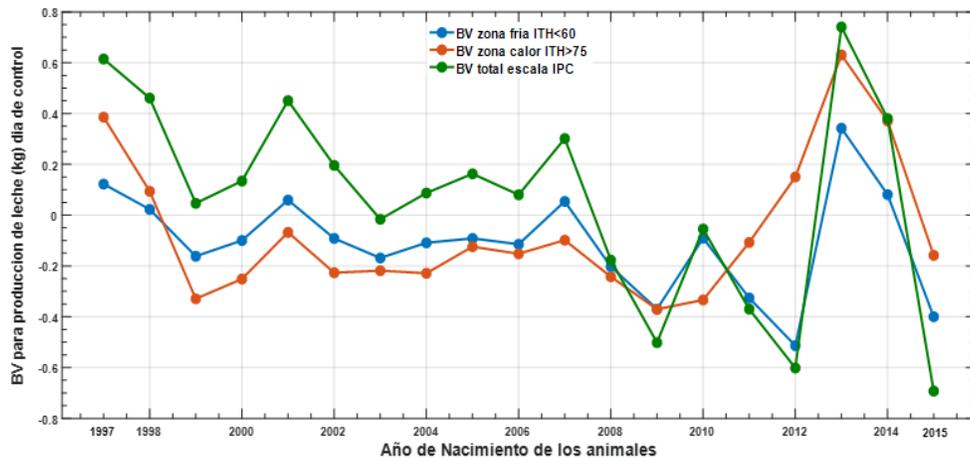


**Figura 5.** Distribución de frecuencia del mérito genético de animales Holstein expresados mediante un índice de componentes principales combinando producción de leche y tolerancia al estrés térmico y evolución del valor genético de los mejores 600 animal.

Obsérvese las variaciones en forma de respuesta, pero al mismo tiempo los mejores animales según IPC son positivos en toda la escala de ITH. Las correlaciones entre el IPC y las variables originales ( $r_{BV_{IPC}}$ ) fueron entre 0.857 a 0.942 en todos los niveles de ITH.

manifestaron una depresión de -0.61 kg/día en un ambiente climático de frío (ITH<60), respecto a los nacidos en 1997, mientras que en zona de calor fue de -0.21 kg/día en el mismo periodo, lo cual implica que la población estudiada manifiesta mayor ST durante el periodo frío. En el 2013 cambió la tendencia la cual finalmente disminuye en los nacidos en el 2015. Los resultados medidos por IPC muestran una respuesta similar.

Durante el periodo de tiempo representado en este estudio se manifestó una tendencia genética negativa en los niveles de TD durante el día de control en función del nivel de ITH (figura 6). Los animales nacidos en 2012



**Figura 6.** Tendencia genética en producción de leche durante el día de control en función del ambiente climático.

#### 4. DISCUSIONES.

Los pronósticos dados por Misztal et al., (2006), acerca de que la selección por mayor producción de leche tendrá como consecuencias animales con mayor susceptibilidad al estrés térmico, han sido confirmados en numerosos estudios en diversas condiciones ambientales. La reciente publicación especial de la revista *Animal Frontiers*, 2019, ha reunido la visión de las más reconocidas autoridades sobre efectos del cambio climático sobre la producción animal, sobre la salud, bienestar, producción y reproducción, y han sugerido posibles estrategias para atenuar los efectos negativos (Bernabucci, 2019). La utilización de variables climáticas en los programas de selección y mejora del ganado de leche ha sido recomendada como una de esas alternativas (Negri et al., 2021) que de hecho se está llevando a cabo en la evaluación genética de los sementales en USA (Aguilar et al., 2010); Canadá (Rockett, 2021); Australia y Nueva Zelanda (Pryce et al., 2022), y en otros países han creado todas las condiciones para desarrollar ese tipo de actividad (Carabaño et al., 2016). Estas coincidencias no son casuales, sino que es el enfoque necesario ante dos realidades universalmente aceptadas, por un lado, los efectos de cambios climáticos (Lindsey y Dahlman, 2021) y por otro la existencia de GxE en ganado lechero (Interbull 2020). Mientras estos resultados se refieren a países desarrollados, en América Latina son escasas las evidencias disponibles, las cuales, aun cuando son coincidentes con lo antes indicado, requieren de mayores coordinaciones entre instituciones, autoridades locales, sustanciales mejoras estructurales y sistemas de controles individuales más consistentes.

Dentro de este contexto, los estimados de  $h^2$  y  $r_g$  del actual estudio en las condiciones de la región de Lima, Perú, son coincidentes con la mayor parte de las publicaciones disponibles sobre esta temática en poblaciones de ganado Holstein en las condiciones de USA (Rovagnola and Misztal 2000); España (Carabaño et al., 2014); Luxemburgo (Hammami et al., 2015); Alemania (Bohloli et al., 2019) y Corea del Sur (Lee et al., 2019), por citar algunos ejemplos. En Brasil el grupo de trabajo de la Universidad Federal de Mato Grosso, ha sido pionero en estos estudios. Los resultados publicados para ganado Holstein (Santana et al., 2017) así como para Gyr (Santana et al., 2015) y Guzerat (Santana et al., 2019) son coherentes en indicar significativos efectos antagónicos entre ST y producción de leche y amplia

variabilidad genética, no obstante, aún se requieren mejoras en las estructuras y los objetivos de los programas de mejora de estas razas, así como una definición más precisa de los modelos estadísticos.

La pertinencia de este estudio está respaldada por las referencias antes citadas, pero hay tres detalles que deben discutirse. En primer lugar, el procedimiento estadístico generalmente más empleado se basa en el denominado 'broken line model' (Rovagnolo and Misztal, 2000) donde se estima una función la cual toma valores de cero en la denominada zona de tolerancia (el equivalente al intercepto de la Norma de Reacción), mientras que la pendiente toma valores como desviación del punto umbral de cambio, el cual es fijo en los datos analizados. En términos estadísticos este enfoque puede sesgar los resultados ya que asume los componentes de (co)varianzas iguales a cero a lo largo de la zona de tolerancia y por otro lado, los resultados publicados por Sanchez et al., (2009) han demostrado que existe variación genética en la amplitud de la zona de tolerancia, por tanto, el punto de tendencia no se debe asumir fijo. Independientemente de estos elementos críticos, la mayor autoridad en esta temática considera que el 'broken line model' funciona adecuadamente en términos prácticos del programa de mejora (Misztal, 2017).

El segundo término está relacionado con la naturaleza propia de este efecto, que se manifiesta conjuntamente a lo largo de la trayectoria de la lactancia y de los niveles de la variable climática expresada como ITH. Esta realidad ha dado lugar a desarrollar modelos que estiman los componentes de (co)varianza y los BV a lo largo de ambas trayectorias. En este escenario los resultados publicados por Carabaño et al. (2014); Santana et al., (2016) y Bohloli et al., (2019) han presentado heterogeneidad en los componentes de (co)varianza genética para efectos de ST en diferentes etapas de la lactancia. Los robustos procedimientos estadísticos empleados por estos autores no dejan dudas de tales sus tendencias, sin embargo, para su implementación dentro del esquema de selección resulta muy complejo poder identificar los mejores genotipos ante varios escenarios de nivel de estrés térmico y etapas de lactancia.

Finalmente, en ambos enfoques existirán una cantidad nada despreciable de estimaciones del BV de cada animal que no resulta nada fácil de manejar y tomar decisiones. En este primer análisis de los componentes genéticos del

ST en la población Holstein de Lima, Perú, el mejor modelo fue de una ecuación cuadrática, de manera que no se asume una zona de tolerancia constante y al mismo tiempo se ha presentado una alternativa que facilita el trabajo de selección al unificar en un solo indicador el mérito genético de cada animal en toda la trayectoria de ITH mediante el uso de ACP sin grandes pérdidas de información. El uso de este nuevo índice que se denominó IPC ha demostrado ser de mucha utilidad (ver figura 5) como herramienta práctica para el trabajo de selección. Este tipo de índice mediante ACP ha sido exitosamente aplicado en 19 rasgos de interés económico en la producción de huevos (Savegnago et al., 2011) y 11 caracteres de crecimiento y reproducción en ganado de carne en Brasil (Boligon et al., 2016).

Los estudios publicados por Santana et al., (2015) y Carabaño et al., (2019) presentan resultados de progreso genético positivo en la producción de leche y no beneficiosos para ST, lo cual es contrario a las tendencias presentadas en la figura 6. La base de datos empleada en este estudio no contiene toda la información necesaria que permita explicar el mayor deterioro en el nivel genético para producción de leche durante el día de control llevado a cabo en periodo de frío respecto al calor. Esta respuesta puede estar relacionada con las particularidades del clima en la región de Lima, Perú donde Bergman, et al., (2021) indicaron que se manifiesta una tendencia más aguda en la temperatura ambiente con aumentos en el número de días más calientes y de noches más frías. No obstante, esta interrogante se mantiene.

## 5. CONCLUSIONES

Los resultados encontrados son coherentes y permiten concluir la existencia de efecto depresivo del ST sobre la producción láctea en las condiciones de la base de datos de 5 establos de la región de Lima, Perú, por otro lado, se demostró la existencia de antagonismo entre producción de leche y estrés térmico, lo cual implica que la interacción genotipo ambiente es un efecto real que afectará los resultados de la evaluación genética que se desarrolla en el país. A partir de la variabilidad genética existente en nivel de tolerancia al ST en este estudio, permite inferir que se pueda incorporar estos caracteres en los objetivos de selección de la raza Holstein. Para acometer esta actividad es necesario un mayor grado de coordinación entre diferentes instituciones a fin de confeccionar bases de datos más consistentes y

abarcadoras. Se sugiere divulgar estos resultados a la sociedad de criadores y organismos afines con vistas a llamar la atención del riesgo que representa un proceso de selección en base a más leche sin tomar en cuenta su adaptación a las condiciones climáticas del Perú, lo cual producirá animales menos resistentes. Los procedimientos estadísticos aplicados en este estudio son robustos y pueden adaptarse a las metodologías existentes en el país para la actividad de evaluación genética. Se recomienda llevar a cabo más estudios que incluyan otros rasgos de interés económico y mayor representatividad de los sistemas de producción y condiciones ambientales de otras regiones de Perú.

## Agradecimientos

Los autores agradecen al Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología de Perú (SENAMHI-Perú) y al Servicio Oficial de Productividad Lechera (SOPL) de la UNALM por brindar los datos meteorológicos y productivos de manera respectiva.

## Conflictos de intereses

Los autores firmantes del presente trabajo de investigación declaran no tener ningún potencial conflicto de interés personal o económico con otras personas u organizaciones que puedan influir indebidamente con el presente manuscrito.

## Contribuciones de los autores

Preparación y ejecución: AMB, MM, GG, GGR; Desarrollo de la metodología: AMB, MM, GG, GGR; Concepción y diseño: AMB, MM, GG, GGR; Edición del artículo: AMB, MM, GG, GGR; Supervisión del estudio: AMB, MM, GG, GGR.

## 6. REFERENCCESS

- Aguilar, I., Misztal, I., & Tsuruta, S. (2010). Short communication: genetic trends of milk yield under heat stress for US Holsteins. *Journal of dairy science*, 93(4), 1754–1758. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2756>
- Bergmann, J., Vinke, K., Fernández Palomino, C.A., Gornott, C., Gleixner, S., Laudien, R., Lobanova, A., Ludescher J. & Schellnhuber H.J. (2021). Assessing the Evidence: Climate Change and Migration in Peru. Potsdam Institute for

- Climate Impact Research (PIK), Potsdam, and International Organization for Migration (IOM), Geneva. 131 pag. Accesado 26/12/2022. <https://publications.iom.int/system/files/pdf/assessing-the-evidence-peru.pdf>.
- Bernabucci, U. (2019). Climate change: impact on livestock and how can we adapt. *Animal Frontiers*, 9(1), 3–5. <https://doi.org/10.1093/af/vfy039>
  - Bohlouli, M., Alijani, S., Naderi, S., Yin, T., & König, S. (2019). Prediction accuracies and genetic parameters for test-day traits from genomic and pedigree-based random regression models with or without heat stress interactions. *Journal of dairy science*, 102(1), 488–502. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-15329>
  - Boligon, A. A., Vicente, I. S., Vaz, R. Z., Campos, G. S., Souza, F. R., Carvalheiro, R., & Albuquerque, L. G. (2016). Principal component analysis of breeding values for growth and reproductive traits and genetic association with adult size in beef cattle. *Journal of animal science*, 94(12), 5014–5022. <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0737>
  - Boonkum, W., Misztal, I., Duangjinda, M., Pattarajinda, V., Tumwasorn, S., & Sanpote, J. (2011). Genetic effects of heat stress on milk yield of Thai Holstein crossbreds. *Journal of dairy science*, 94(1), 487–492. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3421>
  - Carabaño, M. J., Bachagha, K., Ramón, M., & Díaz, C. (2014). Modeling heat stress effect on Holstein cows under hot and dry conditions: selection tools. *Journal of dairy science*, 97(12), 7889–7904. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-8023>
  - Carabaño, M. J., Ramón, M., Díaz, C., Molina, A., Pérez-Guzmán, M. D., & Serradilla, J. M. (2017). BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM: Breeding for resilience to heat stress effects in dairy ruminants. A comprehensive review. *Journal of animal science*, 95(4), 1813–1826. <https://doi.org/10.2527/jas.2016.1114>
  - Carabaño, M. J., Ramón, M., Menéndez-Buxadera, A., Molina, A., & Díaz, C. (2019). Selecting for heat tolerance. *Animal frontiers: the review magazine of animal agriculture*, 9(1), 62–68. <https://doi.org/10.1093/af/vfy033>
  - Carabaño, M. J., Logar, B., Bormann, J., Minet, J., Vanrobays, M. L., Díaz, C., Tychon, B., Gengler, N., & Hammami, H. (2016). Modeling heat stress under different environmental conditions. *Journal of dairy science*, 99(5), 3798–3814. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-10212>
  - Domínguez, A.M., Morales, Y., & Sánchez, J.A. (2015). Influencia del índice temperatura – humedad sobre la producción de leche. V Congreso Internacional de Producción Animal Tropical, Habana Cuba. <https://www.engormix.com/ganaderia-leche/articulos7> de Mayo 2020 Falconer D
  - Galván, G., Menéndez-Buxadera, A., Moré, M., & Gutierrez G. (2022). Impacto de los efectos climáticos sobre la producción de leche de la raza Holstein en Lima, Perú. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*. (Artículo submitido). 12/08/2022
  - Gutiérrez, G., Barrón, D., More, M., & Montoya, B. (2016). Evaluaciones genéticas poblacionales para ganado vacuno Holstein en el Perú. *Notas ganaderas 2016-I apartado 456-Lima*, Programa de Mejoramiento Animal, Facultad de Zootecnia, UNALM- Perú.
  - Gilmour, A.R., Gogel, R.B.J., Cullis, B.R., & Thompson, R. (2009) *ASreml User Guide Release 3.0*; VSN International Ltd.: Hemel Hempstead, UK, 2009. <https://asreml.kb.vsnl.co.uk/wp-content/uploads/sites/3/2018/02/ASReML-3-User-Guide.pdf>
  - Interbull 2020. December 2020 MACE International results for production. Accessed 30/03/2022; <https://interbull.org/static/web/proddoc2012r.pdf>
  - Jamrozik, J., & Schaeffer, L. R. (1997). Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. *Journal of dairy science*, 80(4), 762–770. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(97\)75996-4](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(97)75996-4)
  - Hayes, B., Daetwyler, H., & Goddard, M. (2016). Models for Genome × Environment Interaction: Examples in Livestock. *Crop Sci*. 56:1–9 (2016). <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.07.0451>
  - Hammami, H., Vandenplas, J., Vanrobays, M. L., Rekik, B., Bastin, C., & Gengler, N. (2015). Genetic analysis of heat stress effects on yield traits, udder health, and fatty acids of Walloon Holstein cows.

- Journal of dairy science, 98(7), 4956–4968. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-9148>
- Lee, S., Do, C., Choy, Y., Dang, C., Mahboob, A., & Cho, K. (2019). Estimation of the genetic milk yield parameters of Holstein cattle under heat stress in South Korea. *Asian-Australasian journal of animal sciences*, 32(3), 334–340. <https://doi.org/10.5713/ajas.18.0258>
  - Lindsey, R., & Dahlman, L. (2021). Climate Change: Global Temperature. Accessed 29/03/2022 <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-global-temperature>
  - MATLAB and Statistics Toolbox Release; The Math Works, Inc.: Natick, MA, USA, 2019. <https://www.mathworks.com/matlabcentral/answers/601606-download-matlab-2019>
  - MINAGRI (2017). Plan nacional de desarrollo ganadero 2017-2027. Ministerio de Agricultura y Riego 2017, República del Perú. R.M. N° 297-2017-MINAGRI, 79 pag.
  - Misztal, I., Bohmanova, J., Freitas, M., Tsuruta, S., Norman, H., & Lawlor, T. (2006). Issues in genetic evaluation of dairy cattle for heat tolerance. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 13-18, 2006, Belo Horizonte, MG, Brasil .4pag
  - Misztal, I. (2017). BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM: Resilience and lessons from studies in genetics of heat stress. *J. Anim. Sci.* 95:1780–1787. <https://doi.org/10.2527/jas.2016.0953>
  - Negri, R., Aguilar, I., Feltes, G. L., Machado, J. D., Braccini Neto, J., Costa-Maia, F. M., & Cobuci, J. A. (2021). Inclusion of bioclimatic variables in genetic evaluations of dairy cattle. *Animal bioscience*, 34(2), 163–171. <https://doi.org/10.5713/ajas.19.0960>
  - Oliveira, H. R., Brito, L. F., Lourenco, D. A. L., Silva, F. F., Jamrozik, J., Schaeffer, L. R., & Schenkel, F. S. (2019). Invited review: Advances and applications of random regression models: From quantitative genetics to genomics. *Journal of dairy science*, 102(9), 7664–7683. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-16265>
  - Pallete, A. (2001). Evaluación y selección de toros lecheros. *Rev Inv Vet Perú* 2001; 12(2): 150-160
  - Pryce, J., Nguyen, T., Cheruiyot, E., Marett, L., Garner, J., & Haile-Mariam, M. (2022). Impact of hot weather on animal performance and genetic strategies to minimize the effect. *Animal Production Science*. 62(8) 726-735 <https://doi.org/10.1071/AN21259>.
  - Rockett, L. (2021). Phenotypic and Genetic Analyses of Heat Tolerance in Holsteins using NASA Prediction of Worldwide Energy Resources Weather Data. A MS Thesis, University of Guelph August,2021,140pag. Accessed 28/03/2022 [https://atrium.lib.uoguelph.ca/xmlui/bitstream/handle/10214/26233/Rockett\\_Paige\\_202108\\_MSc.pdf?sequence=3](https://atrium.lib.uoguelph.ca/xmlui/bitstream/handle/10214/26233/Rockett_Paige_202108_MSc.pdf?sequence=3)
  - Ruiz, L., Carcelén, F., & Sandoval-Monzón, R. (2019). Evaluación de los indicadores de estrés calórico en las principales localidades de lechería intensiva del departamento de Lima, Perú. *Evaluation of heat stress indicators in the main locations of intensive dairy production in Lima, Peru* .*Rev Inv Vet Perú* 2019; 30(1): 88-98 <http://dx.doi.org/10.15381/rivep.v30i1.15694>
  - Ravagnolo, O., & Misztal, I. (2000). Genetic component of heat stress in dairy cattle, parameter estimation. *Journal of dairy science*, 83(9), 2126–2130. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)75095-8](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)75095-8)
  - Sánchez, J. P., Misztal, I., Aguilar, I., Zumbach, B., & Rekaya, R. (2009). Genetic determination of the onset of heat stress on daily milk production in the US Holstein cattle. *Journal of dairy science*, 92(8), 4035–4045. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1626>
  - Santana, M. L., Jr, Pereira, R. J., Bignardi, A. B., Filho, A. E., Menéndez-Buxadera, A., & El Faro, L. (2015). Detrimental effect of selection for milk yield on genetic tolerance to heat stress in purebred Zebu cattle: Genetic parameters and trends. *Journal of dairy science*, 98(12), 9035–9043. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-9817>
  - Santana, M. L., Bignardi, A. B., Pereira, R. J., Stefani, G., & El Faro, L. (2017). Genetics of heat tolerance for milk yield and quality in Holsteins. *Animal : an international journal of animal bioscience*, 11(1), 4–14. <https://doi.org/10.1017/S1751731116001725>
  - Santana, M. L., Jr, Pereira, R.J., Bignardi, A.B., El Faro, L., Pires, M.F.Á., Andrade, R.G., Perez, B.C., Bruneli, F.A.T., & Peixoto, M.G.C.D. (2020). Dual-purpose Guzerá cattle exhibit high dairy performance under heat stress. *Journal of animal*

- breeding and genetics. 137(5), 486–494. <https://doi.org/10.1111/jbg.12450>
- Savegnago, R. P., Caetano, S. L., Ramos, S. B., Nascimento, G. B., Schmidt, G. S., Ledur, M. C., & Munari, D. P. (2011). Estimates of genetic parameters, and cluster and principal components analyses of breeding values related to egg production traits in a White Leghorn population. *Poultry science*, 90(10), 2174–2188. <https://doi.org/10.3382/ps.2011-01474>
  - Schaeffer, L.R. (2004). Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science* 86 (2004) 35 – 45. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(03\)00151-9](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(03)00151-9)
  - Stinchcombe, J. R., Function-valued Traits Working Group, & Kirkpatrick, M. (2012). Genetics and evolution of function-valued traits: understanding environmentally responsive phenotypes. *Trends in ecology & evolution*, 27(11), 637–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.002>
  - Van der Werf, J., & Schaeffer, L. (1997). Random regression in animal breeding. Course Notes CGIL Guelph, Canada, June 25-June 28, 1997, 58 pag, Accessed 25 Abril 2022. <https://jvanderw.une.edu.au/CFcoursenotes>.