

## Comparación de modelos en la evaluación genética de caracteres de crecimiento del ganado Brahman en el sureste de México

R. J. Estrada-León<sup>1</sup>, J. Monforte, J. C. Segura Correa

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán, México.

Recibido Febrero 7, 2008. Aceptado Julio 22, 2008

---

### Comparison of models in genetic evaluation of growth traits of Brahman cattle in southeastern Mexico.

**ABSTRACT.** Variance components and genetic parameters were estimated for birthweight (n=2905), weaning weight adjusted to 205 d (n=2264), and preweaning daily gain (n=2264) in four herds of Brahman cattle in southeastern Mexico. Six animal models were fitted for each trait, ranging from a simple model, with the additive direct effect ( $\sigma^2_a$ ) as the only random effect, to the complete model with  $\sigma^2_a$ , additive maternal effect ( $\sigma^2_m$ ), covariance between them ( $\sigma_{am}$ ) and maternal permanent environmental effect ( $\sigma^2_c$ ). The six models included as fixed effects contemporary group of birth (herd-year-season), sex and parity number. The likelihood ratio test proved that for all traits  $\sigma^2_m$  and  $\sigma^2_{am}$  were important (P < 0.05), but  $\sigma^2_c$  was not (P > 0.05). Ignoring maternal effects in the models tended to increase direct heritability, while ignoring  $\sigma_{am}$  tended to increase error. Elimination of  $\sigma^2_c$  did not affect direct and maternal heritability estimates. Spearman correlations of direct and of maternal animal genetic values, between models with and without  $\sigma^2_c$  were 1, suggesting no differences in the ranking of animals. The genetic correlations between additive and maternal heritabilities for all characteristics were negative, which affected estimated total heritability (lower than in models omitting  $\sigma_{am}$ ). The additive genetic variance, given maternal effects ( $\sigma^2_{a,m}$ ), was constant across models suggesting a correct partition of additive genetic effects into their direct and maternal components. In conclusion, the most appropriate model must be selected for each characteristic, in order to reduce bias in genetic evaluation.

**Key words:** Brahman, Breeding values, Genetic parameters, Growth traits, Models, Tropic

---

**RESUMEN.** Componentes de varianza y parámetros genéticos para peso al nacimiento (PN) (n=2905), peso al destete ajustado a 205 d, PA205 (n=2264), y ganancias de peso predestete, GDP (n=2264), fueron estimados en cuatro hatos de ganado Brahman en el sureste de México. Seis modelos animal fueron ajustados, desde el más simple con únicamente los efectos aditivos directos ( $\sigma^2_a$ ), hasta el completo que incluyó ( $\sigma^2_a$ ), los efectos aditivos maternos ( $\sigma^2_m$ ), la covarianza entre ambos ( $\sigma_{am}$ ) y los efectos ambientales permanentes de la madre ( $\sigma^2_c$ ). Los seis modelos incluyeron como efectos fijos el grupo contemporáneo de nacimiento (hato-año-época), el sexo y el número de parto. La prueba de razón de verosimilitudes demostró que para todas las características evaluadas,  $\sigma^2_m$  y  $\sigma_{am}$  fueron importantes (P < 0.05). No incluir  $\sigma^2_m$  tiende a incrementar el índice de herencia directa y no incluir  $\sigma_{am}$  tiende a incrementar los errores. En cambio, la eliminación de  $\sigma^2_c$  no afectó las estimaciones. Las correlaciones de Spearman para los valores genéticos directos y maternos de los animales entre los modelos con y sin  $\sigma^2_c$  fueron de 1, lo que sugirió falta de diferencia en la jerarquización de los animales. Las correlaciones genéticas entre los índices de herencias directas y maternas para todas las características fueron negativas, lo que afectó la estimación del índice de herencia total (menor que en modelos omitiendo  $\sigma_{am}$ ). La  $\sigma^2_{a,m}$ , dado los efectos maternos ( $\sigma^2_{a,m}$ ), fue constante sugiriendo una correcta partición de los componentes directos y mater-nos. En conclusión, se debe seleccionar el modelo apropiado para cada característica, con la finalidad de reducir el sesgo en las evaluaciones genéticas.

---

<sup>1</sup>Autor para la correspondencia, e-mail: jmagana@uady.mx Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Km 15.5 Carretera Mérida- Xmatkuil, AP 4-116, Mérida, Yucatán, México.

**Palabras clave:** Brahman, Caracteres de crecimiento, Modelos, Parámetros genéticos, Trópico, Valores genéticos

## Introducción

Los programas actuales de mejora genética para el ganado de carne, deben enfocarse hacia caracteres de importancia económica, como crecimiento de becerros, calidad de la canal y rendimiento materno, entre otros (Díaz y Quintanilla, 2002).

Los caracteres de crecimiento, se encuentran influenciados no sólo por el efecto de los genes heredados, sino también por efectos maternos, los cuales son considerados como efectos ambientales para el becerro y están determinados por factores genéticos y ambientales de la madre (Koch, 1972; Willham, 1972, 1980; Beker, 1980). La estimación de componentes de (co)varianza para éstos caracteres, requieren de modelos apropiados (Willham, 1972); los métodos antiguos dependían de diferentes tipos de covarianza en el parentesco de animales (Thompson, 1976; Cantet *et al.*, 1988),

pero en la actualidad, se han podido introducir modelos más realistas como "el modelo animal con efectos maternos", el cual ha mejorado la exactitud (Meyer, 1997; Bidanel, 1998). Sin embargo, esto no garantiza la confiabilidad de las estimaciones (Naal y Segura-Correa, 2004).

Una de las principales fuentes de error, es la elección del modelo genético a utilizar en el análisis de los datos, (Meyer, 1997; Clement *et al.*, 2001). Como consecuencia, puede modificarse la jerarquización de los animales y generar una reducción en la respuesta esperada a la selección.

El presente trabajo tiene como objetivo identificar el modelo apropiado para caracteres de crecimiento, determinar el efecto de otros modelos sobre la estimación de los parámetros genéticos y la jerarquización de los valores genéticos del ganado Brahman en el Sureste de México.

## Materiales y Métodos

### *Origen de la información y manejo de los animales*

El presente trabajo, se realizó en el Estado de Yucatán, México, localizado entre los paralelos 19°40' y 21°37' de latitud norte y los meridianos 87°32' y 90°80' de longitud oeste (INEGI, 2004). El clima de la región es tropical subhúmedo con lluvias abundantes en verano (Aw0), con promedios de temperatura mensual y precipitación pluvial al año de 25.8°C y 1105 mm, respectivamente. Los hatos estaban afiliados a la Asociación Mexicana de Criadores de Cebú (AMCC), contaban con praderas establecidas de pasto Guinea (*Panicum maximum*) y áreas de pasto de corte Taiwan (*Pennisetum purpurium*) y se dedicaban a la producción de sementales y hembras de pie de cría de la raza Brahman, que se utilizan en varios hatos distribuidos tanto en la región del trópico de México como en algunos países de Centroamérica.

Los animales se pesaron al nacimiento, se identificaron con un tatuaje en la oreja para mantener la identificación de la madre y del padre. A partir de los dos meses de edad, recibieron un tratamiento contra parásitos internos y externos, así como las vacunas contra las enfermedades de mayor incidencia en la región durante la fase predestete, cuya duración fue de

ocho meses aproximadamente. Al destete, se pesaron y marcaron con hierro candente utilizando un número de identidad. Los animales permanecieron en un sistema de pastoreo rotacional y durante la época seca del año (febrero a mayo) se suplementaron con pasto de corte, pollinaza y melaza y/o alimento balanceado con 13% PC y 2.2 - 2.4 Mcal de EM/kg MS, a razón de 0.250 kg por animal al día. La reproducción en los hatos se realizó a través de inseminación artificial y monta controlada; la importación de semen y sementales de los Estados Unidos, era una práctica común en los hatos evaluados.

### *Estructura y edición de los datos*

Se recopilaron y capturaron los pesos al nacimiento (PN) y pesos al destete (PD), así como también toda la información disponible de becerros Brahman registrados o no en la AMCC. A partir de ésta información, se calcularon las ganancias de peso predestete (GDP) y los PD se ajustaron a 205 d (PA205) (BIF, 2002). Datos extremos no lógicos y de más o menos tres desviaciones típicas de la media fueron eliminados.

Las identificaciones originales de los animales fueron codificadas acorde a su fecha de nacimiento mediante el programa Demograf (Carolino y Gamma, 2002). La conectividad de los grupos

contemporáneos se estimó utilizando el programa MILC (Fries, 1998), eliminando los no conectados.

Después de la edición de los datos, se completó un archivo de pedigrí de 4531 animales, de los cuales 2905 contaban con PN y 2264 con PA205 Y GDP. Asimismo, para PN, se identificaron 112 padres y 962 madres de los animales con datos (2905); de éstos, 13 toros y 103 (10.7%) vacas tuvieron datos propios como becerros. Los padres fueron hijos de nueve toros (abuelos paternos) con un promedio de 48.7 nietos de ambos sexo. Las vacas (hijas de 42 toros), tuvieron un promedio de 3.02 crías por vaca (el 47.9% de las 962 vacas tuvieron tres o más partos). Para PA205 y GDP, se identificaron 112 sementales y 761 madres de los animales con datos (2264); de éstos, 10 toros hijos de seis sementales (abuelos paternos) con un promedio de 14.6 nietos y 82 (10.8%) vacas tuvieron datos propios como becerras. También, las vacas fueron hijas de 36 sementales (abuelos maternos) y en promedio tuvieron 2.98 crías por vaca (el 47.2% de las 761 vacas tuvieron tres o más partos). La estructura de datos, cumple con las recomendaciones mínimas de 10% de madres con datos propios como becerras y más de 1.5 crías por vaca, para la correcta partición de los efectos maternos y ambientales permanentes (Maniatis y Pollot (2003). Estructuras similares han sido consideradas como adecuadas para la evaluación genética del peso al destete por Diaz *et al.* (2002) y Cinachi *et al.* (2006), en ganado Limousine Español y en ganado Caracu Brasileño, respectivamente.

#### Análisis estadísticos de los datos

Los componentes de (Co) varianza y parámetros genéticos, fueron estimados mediante el procedimiento de Máxima Verosimilitud Restringida (REML), ajustando un modelo animal univariado para PN, PA205 y GDP, utilizando el programa MTDFREML (Boldman *et al.*, 1995). Toda la información disponible del pedigrí fue incluida en el análisis con la finalidad de minimizar sesgos e incrementar la precisión de la evaluación al adicionar conexiones entre los animales de cada ható (Meyer, 1997).

Un análisis previo a través del procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS (2002), fue realizado para determinar la inclusión de los efectos fijos; de acuerdo al resultado obtenido ( $P < 0.05$ ), se incluyó el efecto fijo de grupo contemporáneo (ható-año-época de nacimiento) donde se consideraron cuatro hatos, dos épocas (lluvias y no lluvias) y 9 años (1995-2003). Grupos contemporáneos con menos de tres observaciones fueron eliminados; también, se incluyeron los

efectos fijos de sexo del becerro (machos y hembras) y el número de parto de la madre (1-10). Para evaluar la inclusión de cada efecto aleatorio y seleccionar el mejor modelo para cada variable, se ajustaron los siguientes: El Modelo 1 (D), incluyó únicamente el efecto aditivo directo; el Modelo 2 (DM), incluyó el efecto aditivo directo y materno con  $(\sigma_{am}) = 0$ ; el Modelo 3 (DC), incluyó el efecto aditivo directo y el efecto ambiental permanente; el Modelo 4 (DMR) incluyó los mismos efectos que el Modelo 2, pero con  $(\sigma_{am}) \neq 0$ ; el Modelo 5 (DMC) incluyó adicionalmente al Modelo 2 el efecto ambiental permanente con  $(\sigma_{am}) = 0$ , y el Modelo 6 (DMCR) similar al Modelo anterior pero con  $(\sigma_{am}) = 0$ .

Los modelos en notación matricial fueron:

$$\text{Modelo 1 (D)} \quad y = X\beta + Z_1a + e$$

$$\text{Modelo 2 (DM)} \quad y = X\beta + Z_1a + Z_2m + e$$

[Covarianza (a,m) = 0]

$$\text{Modelo 3 (DC)} \quad y = X\beta + Z_1a + Z_3c + e$$

$$\text{Modelo 4 (DMR)} \quad y = X\beta + Z_1a + Z_2m + e$$

[Covarianza (a,m) =  $A\sigma_{am}$ ]

$$\text{Modelo 5 (DMC)} \quad y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e$$

[Covarianza (a,m) = 0]

$$\text{Modelo 6 (DMCR)} \quad y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e$$

[Covarianza (a,m) =  $A\sigma_{am}$ ]

Donde:  $y$  = Vector de la variable de respuesta (PN, PA205, GDP);  $\beta$  es el vector que contiene los efectos fijos asociado a la matriz de incidencia  $X$ ;  $a$  es el vector que contiene los efectos genéticos aditivos directos asociado a la matriz de incidencia  $Z_1$ ;  $m$  es el vector que contiene los efectos genéticos aditivos maternos de cada animal asociado a la matriz de incidencia  $Z_2$ ;  $c$  es el vector de efectos aleatorios del ambiente permanente de la vaca asociado a la matriz de incidencia  $Z_3$  y  $e$  es el vector de efectos residuales.

Los supuestos estadísticos del modelo completo (DMCR) fueron:

$$E \begin{bmatrix} y \\ a \\ m \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \text{Var} \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\nu\sigma_c^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\nu\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Donde:  $A$  es la matriz de numeradores de parentesco,  $\sigma_a^2$  es la varianza del efecto genético aditivo directo,  $\sigma_m^2$  es la varianza del efecto aditivo materno,  $\sigma_{am}$  covarianza entre los efectos genéticos aditivo directo y materno,  $\sigma_c^2$  es la varianza del efecto ambiental permanente del efecto materno,  $\sigma_e^2$  es la varianza del error,  $V$  es número de vacas,  $n$  es el número de observaciones e  $I$  es la matriz identidad.

El criterio de convergencia basado en la función verosimilitud (-2log L) fue de  $10^{-9}$ . Se realizaron varios análisis tomando como valores iniciales los resultados del análisis anterior y se consideró que la convergencia había sido alcanzada cuando la variación en los valores de la función verosimilitud fue menor que  $10^{-6}$ .

La comparación estadística entre pares de modelos a evaluar para determinar la inclusión de un efecto aleatorio, se realizó mediante la prueba de razón de verosimilitudes (PRV), que determina la diferencia entre los logaritmos de las funciones de verosimilitud (-2log L) estimadas y las compara con un valor de Chi cuadrada ( $X^2$ ).

La PRV se representa como:

$\lambda = -2(\text{Log L del modelo completo [b]} - \text{Log L del modelo reducido [a]})$

Donde: Log L = Logaritmo de verosimilitud; a = modelo con n parámetros y b = modelo con n + 1 parámetros. Si  $\lambda \geq X^2_{1, \alpha 0.95}$ , el modelo [b] se acepta significativamente como de mejor ajuste

que el modelo [a], de lo contrario no son diferentes estadísticamente (Lynch y Walsh, 1998).

El índice de heredabilidad total ( $h^2_t$ ) fue estimada como:  $h^2_t = (\sigma^2_a + 1.5 \sigma_{am} + 0.5 \sigma^2_m) / \sigma^2_p$

Donde:  $\sigma^2_p = \sigma^2_a + \sigma^2_m + \sigma_{am} + \sigma^2_c + \sigma^2_e$

También, con la finalidad de encontrar evidencias de problemas al intentar partir los efectos genéticos en directos y maternos, se estimó la varianza genética aditiva dados los efectos maternos ( $\sigma^2_{a,m}$ ) y la heredabilidad directa condicional ( $h^2_{a,m}$ ) (Meyer, 1992) como:

$\sigma^2_{a,m} = \sigma^2_a - \sigma^2_{a,m} / \sigma^2_m$ ;  $h^2_{a,m} = \sigma^2_{a,m} / \sigma^2_p$

Asimismo, con la finalidad de analizar los cambios en la jerarquización de los animales a través de los modelos evaluados, se estimaron los coeficientes de correlación de rangos de Spearman entre los valores genéticos directos y maternos de los animales estimados para cada modelo evaluado, utilizando el paquete estadístico SAS (2002).

## Resultados y Discusión.

El valor promedio de PN, fue de  $33.10 \pm 4.65$  kg., el cual fue ligeramente mayor al informado para ganado Brahman por Plasse *et al.*, (2002b), Pico *et al.*, (2004) y Parra-Bracamonte *et al.*, (2007) en Venezuela, Sudáfrica y México, respectivamente, que van desde 30.8 a 32.3 kg. Con respecto a PA205 y GDP los valores promedio fueron de  $204.05 \pm 37.71$  kg, y  $0.840 \pm 0.18$  kg, respectivamente. El valor de PA205, se encuentra dentro del rango de 175 a 212 kg reportado por los mismos autores.

Los resultados de las pruebas de razón de verosimilitudes, los componentes de (co)varianza y los parámetros genéticos para PN, PA205 y GDP, a través de los diferentes modelos evaluados se presentan en los Cuadros 1, 2 y 3, respectivamente.

### *Peso al Nacimiento (PN)*

Para PN, el modelo D, produjo un valor para la varianza genética directa ( $\sigma^2_a$ ) alto de  $9.89 \text{ kg}^2$  (Cuadro 2) y, consecuentemente, para la heredabilidad directa ( $h^2_a$ ) de 0.52 (Cuadro 3); la adición del efecto ambiental permanente ( $c^2$ ) (modelo DC), mostró un mejor ajuste, identificando un aporte de los efectos de la madre (vaca) del 2.7%, sin embargo éste no fue importante ( $P > 0.05$ ). Por el contrario, cuando el efecto aditivo maternos ( $h^2_m$ ) fue incluido en el modelo D (modelo DM), en lugar del efecto ambiental

permanente, se produjo un mayor ajuste, ya que la inclusión de éste, si fue estadísticamente significativo, estimándose una heredabilidad materna del 5% y una heredabilidad directa de 0.42, la cual se redujo en un 23.8% en comparación con la estimada con el primer modelo D (0.52).

La influencia de los efectos maternos sobre PN, son considerados de baja magnitud y se deben a efectos citoplásmicos como los sugeridos por Tess y Robison (1990) y de medio ambiente uterino provisto por la vaca durante la gestación, (Maurer y Gregory, 1990). Autores como Meyer (1992), Waldron *et al.*, (1993), Ferreira *et al.*, (1999), Dominguez-Viveros *et al.*, (2003), Parra (2006), entre otros, han mostrado la importancia de los efectos maternos para esta característica en bovinos de carne de diferentes razas, a través de comparación de modelos, observándose una sobre estimación de la varianza aditiva directa cuando los efectos maternos existen y son omitidos.

La adición de  $h^2_m$  al modelo DC (modelo DMC), mostró, de manera similar, un mejor ajuste ( $P < 0.05$ ) y que para PN no fue importante  $c^2$ , ya que su valor fue 0.0. La PRV demostró que la adición del efecto ambiental permanente no mejoró ( $P > 0.05$ ) ninguno de los modelos que la incluyó, aceptando la hipótesis de igualdad a cero cuando se compararon los modelos DC contra D; DMC contra DM y DMCR contra DMR

Cuadro 1. Prueba de verosimilitudes para la inclusión de los efectos maternos ( $h^2_m$ ), efectos ambientales permanentes ( $c^2$ ) y la covarianza entre efectos aditivos directos y maternos ( $\sigma_{am}$ ) en la evaluación genética del ganado Brahman en el sureste de México

Hipótesis	Modelos	PN		PA205		GDP	
		Prueba -2 $\Delta \log L$	Valor $P$	Prueba -2 $\Delta \log L$	Valor $P$	Prueba-2 $\Delta \log L$	Valor $P$
Estimación = 0.00							
$h^2_m$	DM-D	16.322	0.0001	157.892	0.0000	125.756	0.0000
	DMC-DC	13.422	0.0002	36.614	0.0000	33.976	0.0000
$c^2$	DC-D	2.900	0.0886	121.324	0.0000	91.780	0.0000
	DMC-DM	0.000	1.0000	0.046	0.8302	0.000	1.0000
	DMCR-DMR	0.000	1.0000	0.000	1.0000	0.000	1.0000
$\sigma_{am}$	DMR-DM	13.956	0.0002	9.998	0.0016	6.262	0.0123
	DMCR-DMC	13.956	0.0002	9.952	0.0016	6.262	0.0123

Componentes del modelo: D = Efecto aditivo directo, M = Efecto materno, C = Efecto ambiental permanente, R = Covarianza entre efectos aditivos directos y maternos.

(Cuadro 1). Por lo tanto ignorar este efecto no causa modificaciones sobre el ajuste del modelo y tampoco sobre las estimaciones de  $h^2$ . Domínguez-Viveros *et al.*, (2003) y Parra (2006) han informado resultados similares sobre la significancia de este efecto en ganado Tropicarne y Brahman de registro en México. Sin embargo, en algunos casos, aunque la magnitud sea pequeña, ésta debe incluirse al modelo si su eliminación tiende a incrementar los efectos aditivos maternos, inflando  $h^2_m$  (Meyer, 1992), lo que no sucedió en la presente evaluación.

Por el contrario, la adición de la covarianza entre los efectos aditivos directos y maternos ( $\sigma_{am}$ ) a los modelos DM y DMC, mejoró de manera importante el logaritmo de verosimilitud ( $P < 0.05$ ), demostrando a través de PRV que se rechaza la hipótesis nula (Estimación = 0.00) al comparar los modelos DMR contra DM y DMCR contra DMC. A través del ajuste de estos modelos, se observó un efecto antagónico entre los efectos directos y maternos, estimándose una correlación de -0.55, con importantes ajustes en las estimaciones, ya que  $h^2_d$  y  $h^2_m$  se incrementaron y el error disminuyó un 8%. Meyer (1992), Ferreira *et al.*, (1999), Domínguez-Viveros *et al.*, (2003) y Parra (2006) informaron efectos antagónicos y de importancia para PN en bovinos de carne con diferentes magnitudes, lo que difiere de Waldron *et al.*, (1993) quienes han obtenido estimaciones positivas.

La varianza genética aditiva dados los efectos maternos ( $\sigma^2_{a,m}$ ), no mostró variaciones importantes a través de los modelos evaluados

para PN, lo que sugiere una correcta partición entre los efectos directos y maternos para esta característica (Cuadro 2).

Por lo tanto el mejor modelo para PN en la presente evaluación fue DMR. Los resultados coinciden con lo estimado a través de las correlaciones de Spearman, las cuales fueron de 1 entre los valores genéticos directos y maternos de los animales, estimados a través del modelo completo (DMCR) y el modelo elegido (DMR) (Cuadro 4), sugiriendo ausencia de cambios en la jerarquización de los animales.

La heredabilidad total estimada fue de 0.40 (Cuadro 3). Debido al antagonismo entre los efectos directos y maternos, observándose a través de los diferentes modelos, este valor puede sobreestimarse de 4 a 12 unidades; así mismo, la heredabilidad directa condicional ( $h^2_{a,m}$ ) estimada fue de 0.39 (Cuadro 3).

#### **Peso al Destete Ajustado a 205 d (PA205).**

Para PA205, el modelo D produjo un valor alto de 483.63 kg<sup>2</sup> para  $\sigma^2_a$  (Cuadro 2), estimándose una  $h^2_d$  de 0.62 (Cuadro 3); la adición del efecto  $c^2$  (modelo DC), mostró un mejor ajuste, identificando un aporte importante ( $P > 0.05$ ) de los efectos de la vaca de un 21%. Así mismo, cuando el efecto aditivo maternos ( $h^2_m$ ) fue incluido al modelo D (modelo DM), en lugar del efecto ambiental permanente, se produjo un mayor ajuste ( $P < 0.05$ ) de un 3%, estimándose una  $h^2_m$  de 0.24 y una  $h^2_d$  de 0.31, misma que se redujo un 50%, en comparación con la estimada en el modelo D (0.62). La importancia de los efectos maternos para peso al destete, han sido ampliamente

Cuadro 2. Componentes de (Co) varianza estimados (Kg<sup>2</sup>) a través de los diferentes modelos ajustados para las variables de estudio en el Sureste de México.

Modelos	$\sigma_a^2$	$\sigma_m^2$	$\sigma_{am}$	$\sigma_c^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_p^2$	$\sigma_{a,m}^2$
Peso al nacer							
D	9.89				9.04	18.94	
DM	7.75	0.95			9.87	18.58	7.75
DC	8.76			0.51	9.46	18.74	
DMR	10.64	2.77	-2.97		8.46	18.90	7.46
DMC	7.75	0.95		0.00002	9.87	18.59	7.75
DMCR	10.65	2.77	-2.97	0.00028	8.45	18.91	7.47
Peso ajustado a 205 días							
D	483.63				295.27	778.91	
DM	237.66	180.78			346.03	764.47	237.66
DC	269.40			162.95	331.48	763.84	
DMR	319.73	283.78	-138.90		303.81	768.42	251.74
DMC	238.23	173.50		6.97	345.23	763.95	238.23
DMCR	319.91	283.66	-138.85	0.05668	303.72	768.50	251.94
Ganancias diarias de peso							
D	0.00917				0.00789	0.01706	
DM	0.00407	0.00350			0.00907	0.01663	0.00407
DC	0.00475			0.00311	0.00877	0.01664	
DMR	0.00536	0.00514	-0.00222		0.00841	0.01669	0.00440
DMC	0.00406	0.00349		0.00001	0.00907	0.01663	0.00406
DMCR	0.00537	0.00514	-0.00223	0.00001	0.00840	0.01669	0.00440

$\sigma_a^2$  = varianza genética aditiva directa;  $\sigma_m^2$  = varianza genética aditiva materna;  $\sigma_{am}$  = covarianza entre varianza genética aditiva directa y materna;  $\sigma_c^2$  = varianza efectos ambientales permanentes;  $\sigma_e^2$  = varianza del error;

$\sigma_p^2$  = varianza fenotípica  $\sigma_{a,m}^2$  = varianza genética aditiva dados los efectos maternos.

Componentes del modelo: D = efecto aditivo directo, M = efecto materno, C = efecto ambiental permanente, R = covarianza entre efectos aditivos directos y maternos.

documentados (Koch, 1972; Willham, 1972, 1980; Beker, 1980). Para caracteres de crecimiento postnatales, la producción de leche es el principal efecto materno, estimándose una correlación entre ambos de 0.8, aunque también influyen los cuidados que le proporcione la vaca a su becerro (habilidad materna) (Meyer *et al.*, 1994).

La adición de  $h_m^2$  al modelo DC (modelo DMC), logró de manera similar un mejor ajuste que los modelos D y DC, mostrando que  $c^2$  no resultó importante para PA205, ya que su valor fue 0.0004 y su inclusión no modificó las heredabilidades estimadas en el modelo DM. PRV, demostró que la adición del efecto ambiental permanente no mejoró estadísticamente ningún modelo que la incluyó, aceptando la hipótesis de igualdad a cero cuando se

compararon los modelos DC contra D; DMC contra DM y DMCR contra DMR (Cuadro 1), por lo que obviar este efecto no causa modificaciones sobre el ajuste del modelo y tampoco sobre las estimaciones de  $h_a^2$  y de  $h_m^2$ . Otros resultados similares sobre la inclusión del efecto ambiental permanente ( $c$ ) para pesos ajustados a 205 días y peso ajustado a ocho meses de edad, incluyen los de Meyer (1992) para cruza de cebú en Australia y de Domínguez-Viveros, *et al.*, (2003) para ganado Tropicarne en México. Por el contrario, Robinson (1996) reportó para ganado Angus Australiano, que la inclusión del efecto ambiental permanente fue importante para los modelos DM y DMR. De manera similar, otros autores han decidido incluir en sus modelos genéticos al efecto ambiental permanente para

Cuadro 3. Parámetros genéticos estimados a través de los diferentes modelos ajustados para las variables de estudio en el Sureste de México.

Modelos	$h^2_d$	$h^2_m$	$h^2_t$	$r_{dm}$	$c^2$	$e^2$	$h^2_{a,m}$
Peso al nacimiento							
D	0.52 ± 0.049		0.52			0.48 ± 0.049	
DM	0.42 ± 0.065	0.05 ± 0.024	0.44			0.53 ± 0.052	0.42
DC	0.47 ± 0.067		0.47		0.027 ± 0.024	0.51 ± 0.053	
DMR	0.56 ± 0.096	0.15 ± 0.063	0.40	-0.55 ± 0.133		0.45 ± 0.069	0.39
DMC	0.42 ± 0.066	0.05 ± 0.035	0.44		0.000 ± 0.035	0.53 ± 0.052	0.42
DMCR	0.56 ± 0.096	0.15 ± 0.069	0.40	-0.55 ± 0.158	0.000 ± 0.039	0.45 ± 0.069	0.39
Peso ajustado a 205 días							
D	0.62 ± 0.048		0.62			0.38 ± 0.048	
DM	0.31 ± 0.061	0.24 ± 0.033	0.43			0.45 ± 0.046	0.31
DC	0.35 ± 0.062		0.35		0.21 ± 0.032	0.43 ± 0.047	
DMR	0.42 ± 0.084	0.37 ± 0.080	0.33	-0.46 ± 0.161		0.40 ± 0.057	0.33
DMC	0.31 ± 0.061	0.23 ± 0.071	0.43		0.0091 ± 0.062	0.45 ± 0.046	0.31
DMCR	0.42 ± 0.084	0.37 ± 0.112	0.33	-0.46 ± 0.162	0.0001 ± 0.065	0.40 ± 0.057	0.33
Ganancias diarias de peso							
D	0.54 ± 0.051		0.54			0.46 ± 0.051	
DM	0.24 ± 0.057	0.21 ± 0.032	0.35			0.55 ± 0.044	0.24
DC	0.29 ± 0.059		0.29		0.19 ± 0.031	0.53 ± 0.046	
DMR	0.32 ± 0.076	0.31 ± 0.075	0.28	-0.42 ± 0.192		0.50 ± 0.054	0.26
DMC	0.24 ± 0.057	0.21 ± 0.069	0.35		0.0004 ± 0.061	0.55 ± 0.044	0.24
DMCR	0.32 ± 0.076	0.31 ± 0.105	0.28	-0.42 ± 0.193	0.0005 ± 0.063	0.50 ± 0.054	0.26

$h^2_d$  = heredabilidad directa;  $h^2_m$  = heredabilidad materna;  $h^2_t$  = heredabilidad total;  $r_{dm}$  = correlación entre efectos aditivos directos y maternos;  $c^2$  = efecto ambiental permanente;  $e^2$  = error;  $h^2_{a,m}$  = heredabilidad directa condicional.

Componentes del modelo: D = efecto aditivo directo, M = efecto materno, C = efecto ambiental permanente, R = covarianza entre efectos aditivos directos y maternos.

evaluar pesos ajustados a 205 d de ganado Brahman, debido su magnitud en los resultados y a la naturaleza de la característica, la cual incluye mediciones repetidas por vaca (Plasse *et al.*, 2002a; Plasse *et al.*, 2002b; Plasse *et al.*, 2004; Pico, *et al.*, 2005), sobre todo si modifican las estimaciones de  $h^2_m$ .

Asimismo, de acuerdo a PRV, la adición de  $\sigma_{am}$  a los modelos DM y DMC, mejoró de manera importante el logaritmo de verosimilitud ( $P < 0.05$ ), por lo que se rechaza la hipótesis nula (Estimación = 0.00) cuando se compararon los modelos DMR contra DM y DMCR contra DMC. A través del ajuste de estos modelos, se observó un efecto antagónico entre los efectos aditivos directos y los maternos, estimándose una correlación de -0.46, con importantes ajustes, ya que el error disminuyó un 5% y las estimaciones de  $h^2_d$  y  $h^2_m$  se incrementaron un 11% y 13% respectivamente. Resultados

similares aunque de mayor magnitud han sido hallados por Pimenta *et al.*, (2001) (-0.68) en ganado Guzerat y por Meyer (1994) (-0.74 y -0.78) para DMR y DMCR respectivamente y de menor magnitud por Domínguez-Viveros, *et al.*, (2003) de -0.36 y -0.37 para DMR y DMCR respectivamente.

Se encuentran valores muy elevados de  $\sigma_{am}$  en la literatura, justificándose su estimación de una manera escéptica; sin embargo Cundiff (1972) menciona que los efectos adversos débiles entre los efectos directos y maternos son considerados más reales y creíbles. Dentro de los factores que podrían incrementar la  $\sigma_{am}$ , se incluye una variación extra no considerada, como puede ser grupos de manejo privilegiados que incrementen la covarianza entre hijos de un semental dentro del grupo contemporáneo, o una variación mayor entre sementales que entre

hembras debida a una mayor varianza genética por la importación de sementales no relacionados de alto valor genético (Robinson, 1996; Meyer, 1997), situación que ocurre en los hatos evaluados.

Otro de los factores, pudiera ser la falta de conectividad de los sementales, que de manera similar podría estar aportando una variación extra a través de los años de evaluación, creando una interacción sementales x años o sementales x grupos contemporáneos. El problema de conectividad entre los grupos contemporáneos en las evaluaciones genéticas está relacionado con la eliminación de los "parámetros ruidosos" como las interacciones debido a la estimación de un efecto genético de grupo (Foulley *et al.*, 1990); sin embargo en la presente evaluación, la conectividad fue verificada.

Al respecto diversos autores han evaluado modelos alternativos que incluyan el efecto de la interacción semental x año o por grupo contemporáneo como un efecto aleatorio adicional, encontrando que la adición de este factor reduce drásticamente el  $-2\log$  y se señala como estadísticamente significativa su inclusión al modelo, disminuyendo la magnitud de la correlación negativa entre los efectos directos y maternos y haciendo más confiables las estimaciones (Robinson, 1996; Meyer, 1997; Lee and Pollak, 1997; Pico *et al.*, 2004). Sin embargo, esto no pudo realizarse en la presente evaluación debido a la estructura de los datos y la reducida información.

La varianza genética aditiva dados los efectos maternos ( $\sigma^2_{a,m}$ ), no mostró variaciones importantes a través de los modelos evaluados para PA205, sugiriendo una correcta partición entre los efectos directos y maternos (Cuadro 2).

Por lo tanto el mejor modelo para PA205 en la presente evaluación fue DMR. Los resultados coinciden con las correlaciones de Spearman estimadas entre los valores genéticos directos y maternos con el modelo completo (DMCR) y el modelo elegido (DMR), las cuales fueron de 1, lo que no sugiere cambios en la jerarquización de los animales (Cuadro 4).

La heredabilidad total estimada fue de 0.33 y debido a un antagonismo entre los efectos aditivos directos y maternos, observándose a través de los diferentes modelos, este valor puede sobreestimarse de 2 a 29 unidades. Así mismo, la heredabilidad directa condicional ( $h^2_{a,m}$ ) estimada fue de manera similar 0.33 (Cuadro 3).

#### **Ganancias de Peso Predestete (GDP).**

GDP, siguió mostrando la misma tendencia que PN y PA205. A través del modelo D, se obtuvo el mayor valor para  $\sigma^2_a$ , que en los demás modelos ajustados, estimándose una  $h^2_a$  de 0.54 (Cuadro 4); la adición de  $c^2$  (modelo DC), resultó en un mejor ajuste, identificando un aporte importante ( $P < 0.05$ ) de los efectos de la vaca de un 19%. También, cuando el efecto aditivo maternos ( $h^2_m$ ) fue incluido (modelo DM), se produjo un mejor ajuste que en DC de un 2%, estimándose una  $h^2_m$  de 0.21 y una  $h^2_a$  de 0.24, misma que se redujo en 30 unidades en comparación con la estimada con el primer modelo D (0.54). La adición de  $h^2_m$  (modelo DMC), dió un mejor ajuste que los modelos D y DC, mostrando que  $c^2$  no fue importante para GDP y su inclusión no modificó las heredabilidades estimadas en el modelo DM. PRV, demostró que la adición de  $c^2$ , no mejoró estadísticamente ninguno de los modelos que la incluyó, aceptando la hipótesis de igualdad a cero cuando se compararon los modelos DMC contra DM y DMCR contra DMR, por lo que obviar este efecto no causa modificaciones sobre el ajuste del modelo y tampoco sobre las estimaciones de  $h^2_a$  y de  $h^2_m$ . En contra parte, de acuerdo a PRV, la adición de  $\sigma_{am}$  a los modelos DM y DMC, mejoró de manera importante el logaritmo de verosimilitud ( $P < 0.05$ ), por lo que se rechaza la hipótesis nula (Estimación = 0.00) cuando se compararon los modelos DMR contra DM y DMCR contra DMC. A través del ajuste de estos modelos, se observó un efecto antagónico entre los efectos aditivos directos y los maternos, estimándose una correlación de -0.42, con importantes ajustes, ya que el error disminuyó un 5% y las estimaciones de  $h^2_a$  y  $h^2_m$ , se incrementaron un 11% y 13% respectivamente.

La varianza genética aditiva dado los efectos maternos ( $\sigma^2_{a,m}$ ), no mostró variaciones importantes a través de los modelos evaluados, sugiriendo una correcta partición entre los efectos directos y maternos para GDP en la presente evaluación (Cuadro 2).

Por lo tanto el mejor modelo para GDP en la presente evaluación fue DMR. Los resultados coinciden con lo estimado por las correlaciones de Spearman, ya que a través de los valores genéticos directos y maternos estimados entre el modelo completo (DMCR) y el modelo elegido (DMR) se obtuvo un valor de 1 (Cuadro 4), lo que sugiere ausencia de cambios en la jerarquización de los animales (Cuadro 4).

Cuadro 4. Estimadores de los coeficientes de correlación de rango de Spearman entre los valores genéticos directos (bajo la diagonal) y maternos (sobre la diagonal) de los animales para los seis modelos analizados.

Modelos	D	DC	DM	DMR	DMC	DMRC
Peso al Nacimiento						
D	---					
DC	1.00	---				
DM	0.99	0.99	---	0.58	1.00	0.58
DMR	0.96	0.97	0.98	---	0.58	1.00
DMC	0.99	0.99	1.00	0.98	---	0.58
DMRC	0.96	0.96	0.98	1.00	0.98	---
Peso Ajustado a 205 días						
D	---					
DC	0.95	---				
DM	0.93	0.98	---	0.86	1.00	0.86
DMR	0.81	0.92	0.95	---	0.86	1.00
DMC	0.93	0.98	1.00	0.95	---	0.86
DMRC	0.81	0.92	0.94	1.00	0.95	---
Ganancias diarias de Peso						
D	---					
DC	0.95	---				
DM	0.92	0.98	---	0.89	1.00	0.89
DMR	0.83	0.93	0.96	---	0.89	1.00
DMC	0.92	0.98	1.00	0.96	---	0.89
DMRC	0.83	0.93	0.96	1.00	0.96	---

Componentes del modelo: D = efecto aditivo directo, M = efecto materno, C = efecto ambiental permanente, R = covarianza entre efectos aditivos directos y maternos.

La heredabilidad total estimada fue de 0.28, pero debido a un antagonismo entre los efectos aditivos directos y maternos, observado a través de los diferentes modelos, este valor puede

sobreestimarse de 1 a 26 unidades; así mismo, la heredabilidad directa condicional ( $h^2_{am}$ ) se estimó en 0.26 (Cuadro 3).

## Conclusión

Para las características de crecimiento predestete del ganado Brahman en la presente evaluación, el mejor modelo fue DMR, el cual incluyó los efectos aditivos directos, los maternos y la covarianza entre ambos, ya que se demostró que los efectos ambientales permanentes no fueron importantes. La estructura de datos y estructuras familiares, juegan un papel importante para la correcta partición de la varianza fenotípica

en sus componentes, lo que en la presente evaluación pudo analizarse a través de la varianza genética cuando los efectos maternos están presentes, en diferentes modelos. También es importante estimar la heredabilidad total y la heredabilidad condicionada, ya que se consideran más precisas. Así mismo, la elección de un modelo inadecuado para el análisis de estas características tiene repercusiones sobre las estimaciones de los

componentes de varianza y por consiguiente, sobre los parámetros genéticos y los valores genéticos (Diferencia Esperada de la Progenie DEP's) de los animales. Esto influye sobre la

jerarquización de los mismos y podría afectar la respuesta esperada a la selección. La elección de un modelo adecuado reduce sesgos en la evaluación genética.

### Agradecimiento

A la Fundación Produce Yucatán AC por el financiamiento del presente trabajo y el primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT) por la beca para realizar estudios de posgrado. A la Asociación Regional de Criadores de Ganado Brahman de Registro por las facilidades otorgadas para el

presente estudio. Finalmente a los Dres. Miguel A. Toro I., Clara Diaz M., Ma. Jesus Carabaño y Jesús Fernández M., del Departamento de Mejora Genética del Instituto Nacional de Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Madrid, España, por sus valiosas recomendaciones y apoyo durante la realización del presente trabajo.

### Literatura Citada

- Bidanel, J. P. 1998. Benefits and limits of increasingly sophisticated models for genetic evaluations: the example of pig breeding. In: Proc. 6<sup>th</sup> World Congress in Genetics Applied to Livestock Production. Armidale, Australia. p. 577-584.
- Beef Improvement Federation (BIF). 2002. Uniform guidelines for beef improvement programs. (8th Ed.) 161 p.
- Beker, R. L. 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle - A review. In: Proc. New Zeland Soc. Anim. Prod. 40:285-303.
- Boldman K. G., L. A. Kriese, L. D. Van Vleck, C. P. Van Tassell, and S. D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML, A set of programs to obtain estimates of variances and covariances, United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Clay Center, NE.
- Cantet R. J., D. D. Kriess, D. C. Anderson, D. E. Doornbos, P. J. Burfening, and R. L. Blackwell. 1988. Direct and maternal variances and covariances and maternal phenotypic effects on preweaning growth of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 66:648-660.
- Cinachi, P. M., M. E. Zerloti Mercadante, L. Galão de Albuquerque, A. G. Razook, e L. Andrade de Figueredo. 2006. Estimativas de parâmetros genéticos de características de crescimento em um rebanho Caracu selecionado para peso ao sobreano. *Rev. Bras. Zoot.* 35(Supl. 4):1669-1679.
- Clement, V., B. Bibé, É. Verrier, J. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and É. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genetic. Sel. Evol.* 33:369-395.
- Cundiff, L. V. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VIII. Comparative aspects of maternal effects. *J. Anim. Sci.* 35(6): 1335-1337.
- Díaz, C. and R. Quintanilla. 2002: Estado y nuevas demandas de los programas de mejora de vacuno de carne. *ITEA 98A.* 2:1-23.
- Diaz, C., A. Moreno, and M. J. Carabaño. 2002. Effects of genetic groups on estimates of variance components for maternally influenced traits in Spanish Limousine. *J. Anim. Breed. Genet.* 119:325-334.
- Domínguez-Viveros J., R. Nuñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruiz- Flores. 2003. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: Selección de modelos. *Agrociencia* 37: 323-335.
- Ferreira, G. B., M. D. MacNeil, and L. D. Van Vleck. 1999. Variance components and breeding values for growth traits from different statistical models. *J. Anim. Sci.* 77:2641-2650.
- Fries, L. 1998. Connectability in beef cattle evaluation: The heuristic approach used in MILC.FOR. In: Proc. 6<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Armidale, Australia.
- Foulley, J., J. Bouix, B. Goffinet, and J. Elsen. 1990. Connectedness in genetic evaluation. In: Statistical methods for genetic improvement of livestock. Gianola, D. and Hammond K. Eds. Springer Ed. London.

- INEGI. 2004: Anuarios Estadísticos de los Estados. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México. 197.
- Koch, R. M. 1972. The rol of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 35:1316-1323.
- Lee, C. and J. Pollack. 1997. Relationship between sire x year interactions and direct-maternal genetic correlations for weaning weight of Simmental cattle. *J. Anim. Sci.* 75:68-75.
- Lynch, M. and B. Walsh. 1998. Genetic analysis of quantitative traits. Sianaver Associates, Inc. Ed. Sunderland, MA.
- Maniatis, N., and G. E. Pollot. 2003. The impact of data structure on genetic (co)variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. *J. Anim. Sci.* 81:101-108.
- Maurer, R. R., and K. E. Gregory. 1990. Contribution of ovum cytoplasm, uterine environment and postnatal environment to maternal effects in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 68:2319-2332.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 39:179-204.
- Meyer, K. 1994. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 38: 91-105.
- Meyer, K., M. J. Carrick, and B. J. Donnelly. 1994. Genetic parameters for milk production of Australian beef cows and weaning weight of their calves. *J. Anim. Sci.* 72:1155-1165.
- Meyer, K. 1997. Estimates of genetic parameters for weaning weight of beef cattle accounting for direct-maternal environmental covariances. *Livest. Prod. Sci.* 52:187-199.
- Naal J. M. y J. C. Segura-Correa. 2004. Comparación de cinco modelos animal y un modelo semental para peso al nacer de pollos criollos. *Vet. Méx.* 35(4):317-325.
- Parra, G. M. 2006. Mejora genética de características de producción de ganado Brahman en México. Tesis Doctoral. Unidad Académica Multidisciplinaria Agronomía y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tam.
- Parra-Bracamonte, G. M., J. C. Martines-González, E. G. Cienfuegos-Rivas, F. J. García-Esquivel y E. Ortega-Rivas. 2007. Parámetros genéticos de variables de crecimiento de ganado Brahman de registro en México. *Vet. Méx.* 38(2):217-229.
- Pico, B.A., F. W. Naser and J. B. Van Wyk. 2004. Genetic parameters for growth traits in South African Brahman cattle. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 34(Suppl. 2): 44-46.
- Pimenta, F. E., A. G. Martins, R. J. Sarmento, M. N. Ribeiro e R. Martins Filho. 2001. Estimativas de herdabilidade de efeitos directo e materno de características de crecimiento de bovinos Guzerá, no estado de Paraíba. *Rev. Brás. Zoot.* 30:1220-1223.
- Plasse D., O. Verde, J. Arango, L. Camaripano, H. Fossi, R. Romero, M. C. Rodríguez, and J. L. Rumbos. 2002a. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a Brahman herd kept on floodable savanna. *Genet. Molec. Res. Evol. Tech.* 1(4):282-297.
- Plasse D., O. Verde, H. Fossi, R. Romero, R. Hoogesteijn, P. Bastidas, and J. Bastardo. (2002b). (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a pedigree Brahman herd under selection for three decades. *J. Anim. Breed. Genet.* 119(3):141.
- Plasse D., J. Arango, H. Fossi, L. Camaripano, G. Llamozas, A. Pierre and R. Romero. 2004. Genetic and non-genetic effects for calf weights in a *Bos indicus* herd upgraded to pedigree Brahman. *Livest. Res. Rural Dev.* 16(7):1-18.
- Robinson, D. L. 1996. Estimates and interpretation of direct and maternal genetic parameters for live weights of Australian Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* 45:1-11.
- Tess, A. W., and O. W. Robison. 1990. Evaluation of cytoplasmic genetic effects in beef cattle using an animal model. *J. Anim. Sci.* 68:1899-1909.
- Tompson, R. 1976. The estimation of maternal genetic variances. *Biometrics.* 32(4):903-917.
- Waldron, D. F., C. A. Morris, R. L. Baker, and D. L. Johnson. 1993. Maternal effects for growth traits in beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 34:57-70.
- Willham, R.L. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J. Anim. Sci.* 35(6):1288-1293.
- Willham, R. L. 1980. Problems in estimating maternal effects. *Livest. Prod. Sci.* 7:405-418.