

# AJUSTE DE MODELOS DE REGRESIÓN ALEATORIA EN EVALUACIONES GENÉTICAS DE BOVINOS TROPICARNE

## ADJUSTMENT OF RANDOM REGRESSION MODELS ON GENETIC EVALUATIONS OF TROPICARNE CATTLE

Joel Domínguez-Viveros<sup>1\*</sup>, Felipe A. Rodríguez-Almeida<sup>1</sup>, Rafael Nuñez-Domínguez<sup>2</sup>, Juan Á. Ortega-Gutiérrez<sup>1</sup>, Rodolfo Ramírez-Valverde<sup>2</sup>, Eduardo Santellano-Estrada<sup>1</sup>, José L. Espinosa-Villavicencio<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Zootecnia y Ecología, Universidad Autónoma de Chihuahua. 31031. Periférico Francisco R. Almada, km 1. Chihuahua, México. (jodominguez@uach.mx). <sup>2</sup>Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo. 56230. Chapingo, Estado de México. <sup>3</sup>Universidad Autónoma de Baja California.

### RESUMEN

La curva de crecimiento del ganado tiene una forma sigmoidea que puede ser ajustada con modelos de regresión aleatoria. El objetivo de este estudio fue ajustar un modelo de regresión aleatoria con base en polinomios de Legendre, y estimar componentes de varianza y parámetros genéticos, para datos de crecimiento en bovinos Tropicarne. Se analizó la información de 12 890 pesadas mensuales, del nacimiento a los 24 meses de edad de 1787 becerros. El pedigrí incluyó 2504 animales. Se compararon 27 modelos lineales, cuadráticos y cúbicos para ajuste de los efectos genéticos (EGA) y de ambiente permanente (APA) del animal, con tres estructuras en las varianzas de residuales (homogénea, y heterogénea de seis y doce clases). Una vez seleccionado el modelo con los efectos del animal, se analizaron otros nueve modelos para determinar la posible adición de los efectos maternos, genéticos (EGM) y de ambiente permanente (APM). Los análisis se realizaron con el programa DFREML. Los modelos se compararon con base en: proporción de verosimilitudes, criterio de información de Akaike y criterio de información bayesiana. El modelo con mejor ajuste incluyó los EGA de orden cuadrático y los efectos de APA, EGM y APM de orden cúbico, con varianza residual heterogénea en doce clases. Las varianzas fenotípicas de EGA y de EGM presentaron tendencia positiva con la edad; sin embargo, la varianza residual presentó un comportamiento cuadrático en los primeros ocho meses del crecimiento y luego se mantuvo constante. La heredabilidad directa promedio fue 0.079, con valores de 0.006 a 0.06 hasta los siete meses; y desde los ocho meses fue constante (alrededor de 0.11). La heredabilidad materna promedio fue 0.084, con valores de

### ABSTRACT

The growth curve of cattle has a sigmoid shape that can be adjusted with random regression models. The objective of this study was to adjust a random regression model based on Legendre polynomials and to estimate components of variance and genetic parameters for data on growth of Tropicarne cattle. Information from 12 890 monthly weighings of 1787 calves, from birth to 24 months old, was analyzed. The pedigree included 2504 animals. Twenty-seven linear, quadratic and cubic models were compared for adjustment of the genetic (EGA) and animal permanent environmental (APA) effects, with three structures in residuals variances (homogeneous and heterogeneous of six and twelve classes). Once the model was selected with the animal effects, another nine models were analyzed to determine the possible addition of maternal genetic (EGM) and permanent environmental (APM) effects. The analyses were performed with the DFREML software. Models were compared based on the likelihood ratio test, Akaike's information criterion, and the Bayesian information criterion. The model with the best fit included the quadratic order EGA and the effects of APA, EGM and APM of cubic order, with heterogeneous residual variance in twelve classes. The phenotypic variances, EGA and EGM, showed a positive trend on age; however, the residual variance showed quadratic behavior in the first eight months of growth after which it remained constant. Average direct heritability was 0.079 with values of 0.006 to 0.06 up to seven months of age; as of eight months it was constant, around 0.11. Average maternal heritability was 0.084, with values of 0.02 to 0.06 up to seven months and 0.07 to 0.16 as of eight months of age. The random regression model was well fitted as of nine months of age, but it underestimated the genetic parameters for younger ages.

\*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Marzo, 2010. Aprobado: Enero, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 325-337. 2011.

Key words: cattle, genetic improvement, genetic parameters.

**0.02 a 0.06 hasta los siete meses y de 0.07 a 0.16 desde de los ocho meses de edad. El modelo de regresión aleatoria fue el mejor desde los nueve meses de edad, pero subestimó los parámetros genéticos para edades menores.**

**Palabras clave:** ganado, mejoramiento genético, parámetros genéticos.

## INTRODUCCIÓN

Las evaluaciones genéticas de características del crecimiento de bovinos para carne se basan tradicionalmente en el análisis de pesos ajustados a determinadas edades, mediante el modelo animal con efectos maternos y en ciertos casos multivariados (Rosales *et al.*, 2004; Ríos, 2008; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009). Sin embargo, este tipo de análisis no considera que el crecimiento de los bovinos para carne se ajusta a una curva sigmoidea, con cambios producto de los efectos genéticos y ambientales (Lawrence y Fowler, 2002). El análisis de pesos ajustados a determinadas edades supone que todos los animales presentan curva similar de crecimiento y que los efectos genéticos y ambientales y las varianzas y covarianzas de los efectos aleatorios son constantes en el intervalo ajustado, sin considerar posibles diferencias genéticas entre animales (Meyer, 1998a). La curva de crecimiento de los animales usualmente se obtiene con los pesos de diferentes edades, considerados datos longitudinales o medida repetida de la misma característica.

Las medidas repetidas se han analizado con tres tipos de modelos: 1) repetibilidad (Henderson, 1984); 2) multivariados o multicausales (Ramírez-Valverde *et al.*, 2007); 3) de regresión aleatoria (Albuquerque y Meyer, 2001; Meyer, 2001). Los modelos de regresión aleatoria (MRA) definen mejor los efectos aleatorios, ya que usan directamente los datos e información de cada animal, sin transformaciones o ajustes arbitrarios (Sakaguti, 2003) y supuestos sobre la forma de la curva de crecimiento o la estructura de varianzas y covarianzas (Meyer, 1998a). Del mismo modo, con los MRA se ajusta una trayectoria para cada individuo, como una desviación de la curva de crecimiento promedio de la población (Meyer, 2000) y es posible predecir valores genéticos para cada punto de la curva de crecimiento (Albuquerque y Meyer, 2001; Nobre *et al.*, 2003a).

## INTRODUCTION

Genetic evaluations of growth traits of beef cattle are traditionally based on the analysis of weights adjusted to determined ages using the animal model with maternal effects and, in certain cases, multivariate models (Rosales *et al.*, 2004; Ríos, 2008; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009). However, this type of analysis does not consider that growth of beef cattle is adjusted to a sigmoid curve, with changes resulting from genetic and environmental effects (Lawrence and Fowler, 2002). The analysis of weights adjusted to determined ages assumes that all of the animals have a similar growth curve and that the genetic and environmental effects and the variances and covariances of the random effects are constant within the adjusted interval, regardless of possible genetic differences among the animals (Meyer, 1998a). The growth curve of the animals is usually obtained with weights at different ages, considered longitudinal data or repeated measurements of the same trait.

Repeated measurements have been analyzed with three types of models: 1) repeatability (Henderson, 1984); 2) multivariate or multiple trait (Ramírez-Valverde *et al.*, 2007); 3) random regression (Albuquerque and Meyer, 2001; Meyer, 2001). The random regression models (MRA) better define random effects since they use data and information directly from each animal without transformations or arbitrary adjustments (Sakaguti, 2003) and assumptions on the shape of the growth curve or variance and covariance structure (Meyer, 1998a). In the same way, with MRA, a trajectory is adjusted for each individual as a deviation from the average growth curve of a population (Meyer, 2000), and it is possible to predict genetic values for each point on the growth curve (Albuquerque and Meyer, 2001; Nobre *et al.*, 2003a).

Tropicarne is the first synthetic beef cattle breed developed in México. The characteristics of the race and of the production systems have been described by Domínguez-Viveros *et al.* (2003) and Ruíz-Flores *et al.* (2006). Genetic evaluations of Tropicarne cattle growth began with analysis of weight at birth, weaning, and 18 months of age, with univariate and multivariate models (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007). The objectives of the present study were to adjust random regression

Tropicarne es la primera raza sintética de bovinos para carne desarrollada en México. Las características de la raza y de los sistemas de producción han sido descritos por Domínguez-Viveros *et al.* (2003) y Ruíz-Flores *et al.* (2006). En bovinos Tropicarne, las evaluaciones genéticas del crecimiento se iniciaron con el análisis del peso en el nacimiento, destete y a los 18 meses de edad, con modelos univariados y multivariados (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007). Los objetivos del presente estudio fueron ajustar modelos de regresión aleatoria en la evaluación genética del crecimiento en bovinos Tropicarne y estimar los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para el periodo de crecimiento evaluado. Las evaluaciones genéticas con base en el ajuste de modelos de regresión aleatoria, incrementarán la precisión de los criterios para seleccionar animales mediante ajustes de la curva de crecimiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó la información genealógica y registros de crecimiento de bovinos Tropicarne en México. El archivo de pedigrí incluyó 2504 animales nacidos de 1973 a 2004; la base de datos de crecimiento incluyó 12 890 pesadas mensuales, desde el nacimiento hasta los 24 meses de edad, de 1787 bovinos nacidos entre 1990 y 2004 (Cuadro 1).

### Modelos y análisis realizados

Para describir el crecimiento se utilizó el modelo de regresión aleatoria, con base en polinomios ortogonales, de Legendre (Kirkpatrick *et al.*, 1990; Schaeffer, 2004):

models in the genetic evaluation of Tropicarne beef cattle growth and to estimate the (co)variance components and genetic parameters for the growth period evaluated. The genetic evaluations based on the adjustment of random regression models will increase the precision of animal selection criteria through adjustments of the growth curve.

## MATERIALS AND METHODS

Genealogical information and growth records of Mexican Tropicarne cattle were analyzed. The pedigree file included 2504 animals born in the period 1973 to 2004. The growth database included 12 890 monthly weighings from birth up to 24 months of age of 1787 animals born between 1990 and 2004 (Table 1).

### Models and analyses performed

To describe growth, the random regression model was used based on Legendre orthogonal polynomials (Kirkpatrick *et al.*, 1990; Schaeffer, 2004):

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{r=2}^{k=4} \beta_r \Phi_r(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{ka-1} \alpha_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{kc-1} \rho_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{km-1} \gamma_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{kq-1} \delta_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

where  $y_{ij}$  is the  $j^{\text{th}}$  weight of the  $i^{\text{th}}$  animal;  $F_{ij}$  is the set of fixed effects in the  $j^{\text{th}}$  register of the  $i^{\text{th}}$  animal, which considers contemporaneous groups (defined by the combination of year-time of weighing, sex and age of the animal in months; the number of contemporaneous groups by age is presented in Table

**Cuadro 1. Medias ( $\bar{y}$ ) y desviaciones estándar ( $s$ ) de peso (kg) al nacer (PN), edades (meses; edd), número de observaciones (n) y grupos contemporáneos (gc) analizados en la base de datos de bovinos Tropicarne.**

**Table 1. Means ( $\bar{y}$ ) and standard deviations ( $s$ ) for weight (kg) at birth (PN), ages (months; edd), number of observations (n) and contemporaneous groups (gc), analyzed on the database of Tropicarne cattle.**

edd	n(gc)	$\bar{y} \pm s$	edd	n(gc)	$\bar{y} \pm s$	edd	n(gc)	$\bar{y} \pm s$
PN <sup>§</sup>	1767(80)	34.3±1.76	9	699(53)	218.2±37.5	17	594(49)	313.4±53.7
1	60(8)	67.0±14.2	10	573(44)	236.7±40.8	18	662(54)	323.1±56.8
2	37(7)	82.3±10.1	11	659(56)	242.6±41.9	19	633(60)	333.9±60.2
3	13(3)	96.8±13.8	12	813(59)	250.3±38.6	20	594(54)	338.0±60.5
4	15(3)	134.1±22.6	13	841(62)	257.3±43.5	21	451(38)	348.6±64.1
5	47(7)	152.3±25.6	14	722(54)	269.7±45.7	22	327(37)	365.7±67.8
6	105(14)	169.3±28.3	15	654(49)	286.2±50.5	23	325(44)	374.6±68.8
7	372(34)	189.3±35.5	16	578(41)	304.9±53.2	24	325(42)	371.9±64.7
8	1024(65)	208.8±33.0						

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{r=2}^{k=4} \beta_r \Phi_r(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{ka-1} \alpha_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{kc-1} \rho_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{km-1} \gamma_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \sum_{r=2}^{kq-1} \delta_{ir} \Phi_{ir}(a_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

donde,  $y_{ij}$  es el  $j$ -ésimo peso del  $i$ -ésimo animal;  $F_{ij}$  es el conjunto de efectos fijos en el  $j$ -ésimo registro del  $i$ -ésimo animal, que considera los grupos contemporáneos (definidos por la combinación de año-época de pesada, sexo y edad del animal en meses; el número de grupos contemporáneos por edad se presenta en el Cuadro 1) y la covariable edad de la vaca, con efectos lineal y cuadrático;  $a_{ij}$  es la  $j$ -ésima edad estandarizada ( $-1 a + 1$ ) a la que se pesó el  $i$ -ésimo animal,  $\Phi_{ir}$  es el  $r$ -ésimo polinomio de Legendre;  $k$  es el orden de los polinomios evaluados (2 = lineal, 3 = cuadrático y 4 = cúbico), en el que  $k_a$  = efectos genéticos directos,  $k_c$  = efectos de ambiente permanente del animal,  $k_m$  = efectos genéticos maternos y  $k_q$  = efectos maternos de ambiente permanente;  $\beta_r$  es el coeficiente de regresión de orden cúbico para modelar la media de la población,  $\alpha_{ir}$  y  $\rho_{ir}$  son los coeficientes de regresión para modelar los efectos aleatorios directos, genéticos y del ambiente permanente, del  $r$ -ésimo polinomio para el  $i$ -ésimo animal;  $\gamma_{ir}$  y  $\delta_{ir}$  son los coeficientes de regresión para modelar los efectos aleatorios maternos, genéticos y de ambiente permanente del  $r$ -ésimo polinomio para el  $i$ -ésimo animal; y  $\varepsilon_{ij}$ , es el efecto residual. El orden cúbico para modelar la media de la población ( $\beta$ ) se definió en análisis preliminares considerando sólo efectos fijos de año y época de nacimiento y sexo del animal como clases, más la covariable edad del animal en función lineal, cuadrática y cúbica.

La forma matricial del modelo anterior completo, con sus respectivas suposiciones es:  $y = Xb + Z_1a + Z_2c + Z_3m + Z_4q + e$ ;  $E[y] = Xb$ ;  $E[a] = E[c] = E[m] = E[q] = E[e] = 0$ .  $\text{Var}(a) = k_a \otimes A$ ;  $\text{Var}(c) = k_c \otimes I_{N_d}$ ;  $\text{Var}(m) = k_m \otimes A$ ;  $\text{Var}(q) = k_q \otimes I_{N_m}$ ;  $\text{Var}(e) = R$

donde,  $y$  es el vector de  $n$  observaciones (referentes al número de animales con registro productivo,  $N_d$ );  $b$  es el vector de efectos fijos de grupos contemporáneos y coeficientes de regresión de primer, segundo y tercer orden del efecto de la edad;  $a$  es un vector,  $k_a \times N_D$  coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos aditivos directos, donde  $N_D$  denota el número total de animales en la matriz de parentesco, con y sin registro de peso;  $c$  es un vector,  $k_c \times N_d$  coeficientes de regresión aleatoria para los efectos de ambiente permanente del animal;  $m$  es un vector,  $k_m \times N_D$  coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos aditivos maternos;  $q$  es un

1) and the covariable age of the cow, with linear and quadratic effects;  $a_{ij}$  is the  $j^{\text{th}}$  standardized age ( $-1 a + 1$ ) at which the  $i^{\text{th}}$  animal was weighed;  $\Phi_{ir}$  is the  $r^{\text{th}}$  Legendre polynomial;  $k$  is the order of the evaluated polynomials (2 = linear, 3 = quadratic, and 4 = cubic), in which  $ka$  = direct genetic effects,  $kc$  = animal permanent environmental effects,  $km$  = maternal genetic effects, and  $kq$  = permanent maternal environmental effects;  $\beta_r$  is the coefficient of regression of cubic order for modeling the population mean;  $\alpha_{ir}$  and  $\rho_{ir}$  are the coefficients of regression for modeling the direct random, genetic and permanent environmental effects, of the  $r^{\text{th}}$  polynomial for the  $i^{\text{th}}$  animal;  $\gamma_{ir}$  and  $\delta_{ir}$  are the coefficients of regression for modeling the maternal random, genetic, and permanent environmental effects of the  $r^{\text{th}}$  polynomial for the  $i^{\text{th}}$  animal; and  $\varepsilon_{ij}$  is the residual effect. The cubic order for modeling the population mean ( $\beta$ ) was defined in preliminary analyses considering only fixed effects of year and time of birth and sex of the animal as classes, plus the covariable animal age in linear, quadratic and cubic function.

The matrix form of the above complete model, with its respective assumptions, is the following:  $y = Xb + Z_1a + Z_2c + Z_3m + Z_4q + e$ ;  $E[y] = Xb$ ;  $E[a] = E[c] = E[m] = E[q] = E[e] = 0$ .  $\text{Var}(a) = k_a \otimes A$ ;  $\text{Var}(c) = k_c \otimes I_{N_d}$ ;  $\text{Var}(m) = k_m \otimes A$ ;  $\text{Var}(q) = k_q \otimes I_{N_m}$ ;  $\text{Var}(e) = R$

where  $y$  is the vector of  $n$  observations (referring to the number of animals with productive records,  $N_d$ );  $b$  is the vector of fixed effects of contemporaneous groups and coefficients of regression of first, second and third order of the effect of age;  $a$  is a vector,  $k_a \times N_D$  random regression coefficients for additive direct genetic effects, where  $N_D$  denotes the total number of animals in the genetic relationships matrix, with and without weight records;  $c$  is a vector,  $k_c \times N_d$  random regression coefficients for animal permanent environmental effects;  $m$  is a vector,  $k_m \times N_D$  random regression coefficients for maternal additive genetic effects;  $q$  is a vector,  $k_q \times N_m$  random regression coefficients for maternal permanent environmental effects;  $N_m$  is the number of cows that had offspring with data;  $e$  is the vector of residual effects;  $X$ ,  $Z_1$ ,  $Z_2$ ,  $Z_3$ , and  $Z_4$  are incidence matrixes that relate the vector  $y$  to the fixed and random effects described above ( $b$ ,  $a$ ,  $c$ ,  $m$  and  $q$ , correspondingly);  $k_a$ ,  $k_c$ ,  $k_m$  and  $k_q$  are matrixes of (co)variances of the random regression coefficients for direct (additive genetic and permanent environmental) and maternal (additive genetic and permanent environmental) effects;  $A$  is the matrix of additive genetic relationships among the animals in the pedigree;  $I_{N_d}$  is an identity matrix of dimension  $N_d$ ;  $I_{N_m}$  is an identity matrix of dimension  $N_m$ ;  $\otimes$  Kronecker product; and  $R$  is a diagonal matrix of residual variances.

vector,  $k_q \times N_m$  coeficientes de regresión aleatoria para los efectos de ambiente permanente materno,  $N_m$  es el número de vacas que tienen prole con datos;  $e$  es el vector de efectos residuales;  $X$ ,  $Z_1$ ,  $Z_2$ ,  $Z_3$  y  $Z_4$  son matrices de incidencia que relacionan el vector  $y$  con los efectos fijos y aleatorios descritos previamente ( $b$ ,  $a$ ,  $c$ ,  $m$  y  $q$ , correspondientemente);  $k_a$ ,  $k_c$ ,  $k_m$  y  $k_q$ , son las matrices de (co)varianzas de los coeficientes de regresión aleatoria para los efectos directos (genéticos aditivos y de ambiente permanente) y maternos (genético aditivo y ambiente permanente);  $A$  es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre los animales del pedigrí;  $I_{N_d}$  es una matriz identidad de dimensión  $N_d$ ;  $I_{N_m}$  es una matriz identidad de dimensión  $N_m$ ;  $\otimes$  producto Kronecker; y  $R$  es una matriz diagonal de varianzas residuales.

Primero se compararon 27 modelos sólo con efectos directos del animal, genéticos y de ambiente permanente, con tres estructuras en las varianzas de residuales (Cuadro 2). Los arreglos usados en las varianzas residuales fueron: homogénea a través del periodo de crecimiento analizado, heterogénea con seis clases, cada clase definida en intervalos de cuatro meses o heterogénea de doce clases en intervalos de dos meses. Después de seleccionar el modelo para efectos directos se compararon otros nueve modelos para determinar la conveniencia de agregar los efectos maternos, genéticos o de ambiente permanente (Cuadro 3). La selección del mejor modelo se basó en tres criterios (Burnham y Anderson, 1998; Zucchini, 2000; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009). El primer criterio, con la prueba de proporción de verosimilitudes (LRT), aplicado dentro de cada estructura de varianza residual. Se comparó cada modelo con el de mayor orden en los coeficientes de regresión  $y$ , por consiguiente, el de mayor número de parámetros, ya que se requiere que los modelos estén anidados. El segundo criterio fue el Akaike (AIC), con la expresión  $-2 \log L + 2p$ , donde  $L$  es la función de verosimilitud y  $p$  es el número de parámetros independientes estimados. Se consideró como el mejor modelo aquél que tuviera un valor menor. El tercer criterio fue el de Schwarz o de información Bayesiana (BIC), con la función de  $-2 \log L + (p \cdot \log(\gamma))$ , que incluye a la función de verosimilitud ( $L$ ), el número de parámetros estimados en el modelo ( $p$ ) y  $\gamma$  definido como el número de observaciones menos el rango de la matriz  $X$ , relacionada con los efectos fijos. El modelo seleccionado como el de mejor ajuste fue el que tuvo el menor valor.

Con base en el modelo seleccionado se estimaron los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para el periodo de crecimiento, con el procedimiento de máxima verosimilitud restringida sin derivadas, usando el software DFREML (Meyer, 1998b). La covarianza entre efectos genéticos, directos y maternos, se consideró igual a cero.

First, 27 models were compared, only with direct genetic and permanent environmental effects of the animal, with three structures in the residual variances (Table 2). The arrays used in the residual variances were homogeneous throughout the growth period analyzed, heterogeneous with six classes, each class defined in intervals of four months or heterogeneous with twelve classes in intervals of two months. After the selection of the model for direct effects, another nine models were compared to determine the convenience of adding maternal, genetic or permanent environmental effects (Table 3). The selection of the best model was based on three criteria (Burnham and Anderson, 1998; Zucchini, 2000; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009). The first criterion, with the likelihood ratio test (LRT), was applied within each residual variance structure. Each model was compared with that of highest order in the regression coefficients and, consequently, that with the largest number of parameters, since it is required that the models be nested. The second criterion was Akaike's information criterion (AIC), with the expression  $-2 \log L + 2p$ , where  $L$  is the likelihood function and  $p$  is the number of independent parameters estimated. The best model was considered that with the lowest value. The third criterion was that of Schwarz, or Bayesian information criterion (BIC), with the function  $-2 \log L + (p \cdot \log(\gamma))$ , which includes the likelihood function ( $L$ ), the number of estimated parameters in the model ( $p$ ) and  $\gamma$ , defined as the number of observations minus the range of the  $X$  matrix related to the fixed effects. The model selected as the best fit was that with the lowest value.

Based on the selected model, the (co)variance components and genetic parameters were estimated for the growth period with the restricted maximum likelihood procedure without derivatives, using the DFREML software (Meyer, 1998b). Covariance among genetic, direct and maternal effects was considered equal to zero.

## RESULTS AND DISCUSSION

### Selection of the best model: direct effects

Selection of the model with only direct effects varied with the criteria used. With the LRT criterion, the same model was selected within each residual variance structure. The selected model included quadratic order of genetic effects and cubic order of permanent environmental effects. The model with the regression coefficients of the highest order was similar ( $p > 0.05$ ) and yielded the lowest estimations of  $-2 \log L$  (Table 2). Based on the BIC, the model that yielded the lowest value (70 668.4) was the one that included linear order of genetic effects and cubic

**Cuadro 2. Comparación de modelos de acuerdo con los efectos directos genéticos ( $k_g$ ) y de ambiente permanente ( $k_e$ ), con diferentes combinaciones en el orden de ajuste de los coeficientes de regresión aleatoria y arreglos en las varianzas residuales ( $r$ ).  
Table 2. Comparison of models according to direct genetic ( $k_g$ ) and permanent environmental ( $k_e$ ) effects, with different combinations in the order of adjustment of the random regression coefficients and age classes of the residual variances ( $r$ ).**

Modelo	$k_a^S$	$K_c^S$	$r^S$	np	AIC <sup>†</sup>	BIC <sup>†</sup>	$-2 \text{ Log } L^{\dagger}$		LRT <sup>‡</sup>	
1)	1	1	1	7	77396.19	77448.44	77382.18	(9-1)	2603.00	**
2)	1	2	1	10	75788.22	75862.86	75768.22	(9-2)	989.04	**
3)	1	3	1	14	74824.84	74929.34	74796.84	(9-3)	17.66	**
4)	2	1	1	10	75921.28	75995.92	75901.28	(9-4)	1122.10	**
5)	2	2	1	13	75779.63	75876.67	75753.62	(9-5)	974.44	**
6)	2	3	1	17	74822.12	74949.02	74788.12	(9-6)	8.94	ns
7)	3	1	1	14	75072.95	75177.46	75044.96	(9-7)	265.78	**
8)	3	2	1	17	74906.59	75033.49	74872.58	(9-8)	93.40	**
9)	3	3	1	21	74821.18	74977.94	74779.18	---	0.00	---
10)	1	1	6	12	73526.71	73616.29	73502.72	(18-10)	2995.80	**
11)	1	2	6	15	71801.40	71913.37	71771.38	(18-11)	1264.46	**
12)	1	3	6	19	70562.51	70704.34	70524.52	(18-12)	17.60	**
13)	2	1	6	15	71916.77	72028.74	71886.78	(18-13)	1379.86	**
14)	2	2	6	18	71795.87	71930.23	71759.88	(18-14)	1252.96	**
15)	2	3	6	22	70554.74	70718.97	70510.74	(18-15)	3.82	ns
16)	3	1	6	19	70784.97	70926.80	70746.96	(18-16)	240.04	**
17)	3	2	6	22	70650.84	70815.06	70606.84	(18-17)	99.92	**
18)	3	3	6	26	70558.91	70752.99	70506.92	---	0.00	---
19)	1	1	12	18	73175.50	73309.86	73139.5	(27-19)	2726.58	**
20)	1	2	12	21	71617.90	71774.65	71575.9	(27-20)	1162.98	**
21)	1	3	12	25	70481.87	70668.48	70431.86	(27-21)	18.94	**
22)	2	1	12	21	71754.09	71910.84	71712.08	(27-22)	1299.16	**
23)	2	2	12	24	71614.23	71793.38	71566.24	(27-23)	1153.32	**
24)	2	3	12	28	70475.77	70684.78	70419.76	(27-24)	6.84	ns
25)	3	1	12	25	70707.77	70894.38	70657.76	(27-25)	244.84	**
26)	3	2	12	28	70572.42	70781.43	70516.42	(27-26)	103.50	**
27)	3	3	12	32	70476.93	70715.80	70412.92	--	0.00	---

<sup>†</sup>AIC: criterio de información de Akaike; BIC: criterio de información Bayesiano;  $-2 \text{ Log } L = -2$  veces el logaritmo de la función de verosimilitud; np: número de parámetros; <sup>‡</sup>LRT: prueba de proporciones de verosimilitud; \*\*: diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ); ns: diferencia no significativa ( $p > 0.05$ ). <sup>§</sup>Orden de ajuste de los coeficientes de regresión evaluados: 1 = lineal, 2 = cuadrático, y 3 = cúbico. Estructura de las varianzas residuales:  $r = 1$ , varianzas homogéneas;  $r = 6$ , varianza heterogénea con seis clases (PN-3, 4-7, 8-11, 12-15, 16-19 y 20-24 meses);  $r = 12$ , varianza heterogénea con 12 clases (PN-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10, 11-12, 13-14, 15-16, 17-18, 19-20, 21-22 y 23-24 meses) <sup>¶</sup> <sup>†</sup>AIC: Akaike information criterion; BIC: Bayesian information criterion;  $-2 \text{ Log } L = -2$  times the logarithm of the likelihood function; np: number of parameters; <sup>‡</sup>LRT: likelihood ratio test; \*\*: significant difference ( $p \leq 0.05$ ); ns: non-significant difference ( $p > 0.05$ ). <sup>§</sup>Order of adjustment of the regression coefficients evaluated: 1 = linear, 2 = quadratic, and 3 = cubic. Structure of residual variances:  $r = 1$ , homogeneous variances;  $r = 6$ , heterogeneous variance with six classes (PN-3, 4-7, 8-11, 12-15, 16-19 and 20-24 months);  $r = 12$ , heterogeneous variance with 12 classes (PN-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10, 11-12, 13-14, 15-16, 17-18, 19-20, 21-22, 23-24 months).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Selección del mejor modelo: efectos directos

La selección del modelo con efectos sólo directos varió con los criterios utilizados. Con el criterio LRT se seleccionó el mismo modelo dentro de cada estructura de varianza residual. El modelo seleccionado incluyó en orden cuadrático los efectos genéticos y en orden cúbico los efectos de ambiente

order of permanent environmental effects, with residual variance in twelve classes and 25 parameters. With the AIC, the model with the best fit (70 475.7) was that which included quadratic order of genetic effects plus cubic order of permanent environmental effects, with residual variance in twelve classes and 28 parameters (Table 2).

The difference between the model selected with BIC and the model selected with AIC was three parameters, due to the order of fit of the genetic

**Cuadro 3. Comparación de modelos que integran los efectos maternos genéticos ( $k_m$ ) y de ambiente permanente ( $k_q$ ), con diferentes combinaciones en el orden de ajuste de los coeficientes de regresión aleatoria, a partir del modelo seleccionado<sup>4</sup> para efectos directos.****Table 3. Comparison of models that incorporate maternal, genetic ( $k_m$ ) and permanent environmental ( $k_q$ ) effects, with different combinations in order of fit of the random regression coefficients, based on the model selected<sup>4</sup> for direct effects.**

Modelo	$k_m$	$k_q$	np	AIC <sup>†</sup>	BIC <sup>†</sup>	$-2 \text{ Log } L^{\dagger}$	LRT <sup>§</sup>		
1) <sup>4</sup>	--	--	28	70475.77	70684.77	70419.76	(10-1)	88.42	**
2)	--	1	31	70504.78	70736.19	70442.78	(10-2)	111.44	**
3)	1	--	31	70476.31	70707.71	70414.32	(10-3)	82.98	**
4)	1	1	34	70450.82	70704.61	70382.82	(10-4)	51.48	**
5)	--	2	34	70471.43	70725.23	70403.44	(10-5)	72.10	**
6)	2	--	34	70547.44	70801.24	70479.44	(10-6)	148.10	**
7)	2	2	40	70438.90	70737.48	70358.90	(10-7)	27.56	**
8)	--	3	38	70448.43	70732.09	70372.44	(10-8)	41.10	**
9)	3	--	38	70454.76	70738.42	70378.76	(10-9)	47.42	**
10)	3	3	48	70427.34	70785.62	70331.34	---	0.00	

<sup>†</sup>AIC: criterio de información de Akaike; BIC: criterio de información Bayesiano;  $-2 \text{ Log } L = -2$  veces el logaritmo de la función de verosimilitud; np: número de parámetros; <sup>§</sup>LRT: prueba de proporciones de verosimilitud; \*\*: diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ); ns: diferencia no significativa ( $p > 0.05$ ). <sup>4</sup>modelo seleccionado para los efectos directos incluyó los efectos genéticos en función cuadrática y los efectos de ambiente permanente en función cúbica, con una estructura de varianzas residuales heterogéneas de 12 clases. <sup>§</sup>Orden de ajuste de los coeficientes de regresión evaluados: 1 = lineal, 2 = cuadrático, y 3 = cúbico. <sup>†</sup>AIC: Akaike information criterion; BIC: Bayesian information criterion;  $-2 \text{ Log } L = -2$  times the logarithm of the likelihood function;  $n_p$ : number of parameters; <sup>§</sup>LRT: likelihood ratio test; \*\*: significant difference ( $p \leq 0.05$ ); ns: non-significant difference ( $p > 0.05$ ). <sup>4</sup>model selected for direct effects included quadratic order genetic effects and cubic order permanent environmental effects, with a heterogeneous residual variance structure of 12 classes. <sup>§</sup>Order of fit of the regression coefficients evaluated: 1 = linear, 2 = quadratic, and 3 = cubic.

permanente. El modelo de mayor orden en los coeficientes de regresión fue similar ( $p > 0.05$ ) y presentó las estimaciones menores de  $-2 \text{ Log } L$  (Cuadro 2). Con base en el criterio BIC, el modelo que presentó el valor menor (70 668.4) fue el que incluyó los efectos genéticos en orden lineal y los efectos de ambiente permanente en orden cúbico, con varianza residual en doce clases y 25 parámetros. Con el criterio AIC, el modelo con mejor ajuste (70 475.7) fue el que incluyó los efectos genéticos en función cuadrática más los efectos de ambiente permanente en función cúbica, con varianza residual de doce clases y 28 parámetros (Cuadro 2).

La diferencia entre los modelos seleccionados con los criterios BIC y AIC fue de tres parámetros, debido al orden de ajuste de los efectos genéticos. Además, la diferencia de los valores  $-2 \text{ Log } L$  fue 12.1 (modelos 21 y 24 del Cuadro 2; 70 431.8 vs 70 419.7) y diferentes ( $p \leq 0.01$ ) con el criterio LRT. El modelo seleccionado con el criterio AIC tuvo el valor numérico menor en  $-2 \text{ Log } L$ , que permitió mitigar el aumento por los tres parámetros adicionales 70 419.7 + (2)(28) = 70 475.7), comparado con el modelo seleccionado con el criterio BIC (70 431.8

effects. Moreover, the difference in the values  $-2 \text{ Log } L$  was 12.1 (models 21 and 24 of Table 2; 70 431 vs 70 419.7), and they were different ( $p \leq 0.01$ ) according to the LRT criterion. The model selected with the AIC criterion had the lowest  $-2 \text{ Log } L$  numerical value, which allowed mitigating the increment due to the three additional parameters (70 419.7 + (2)(28) = 70 475.7), compared with the model selected with the BIC criterion (70 431.8 + (2)(25) = 70 481.8). Within the BIC, the value of  $\log(\gamma)$  was the same (9.464) for the two models because the same information was used. However, the difference, or change in hierarchy, appeared with multiplication by the number of parameters of each model, and the numerical difference in  $-2 \text{ Log } L$  in favor of the model selected with AIC did not maintained the classification with the lower value (70 419.7 + (28)(9.464) = 70 684.7 vs 70 431.8 + (25)(9.464) = 70 668.4).

The strict sense of selecting a single model permitted the selection indicated by the AIC criterion, because: 1) it was different ( $p \leq 0.01$ ) from that obtained with the LRT criterion and from the one selected with the BIC criterion, with three

+ (2)(25) = 70 481.8). Dentro de BIC, el valor del  $\log(\gamma)$  fue el mismo (9.464) para los dos modelos porque se usó la misma información. Sin embargo, la diferencia, o el cambio de jerarquización se presentó al multiplicar por el número de parámetros de cada modelo y la diferencia numérica en  $-2 \text{ Log } L$  a favor del modelo seleccionado por AIC no mantuvo la clasificación con el valor menor ( $70\ 419.7 + (28)(9.464) = 70\ 684.7$  vs  $70\ 431.8 + (25)(9.464) = 70\ 668.4$ ).

El sentido estricto de elección de un modelo único permitió la selección señalada por el criterio AIC, debido a que: 1) fue diferente ( $p \leq 0.01$ ) al obtenido con el criterio LRT, del modelo seleccionado con el criterio BIC, con tres parámetros más y el menor valor en  $-2 \text{ Log } L$ ; 2) la parte del criterio de BIC que considera los datos analizados no podría aplicarse a estos modelos ya que se utilizó la misma información; 3) el modelo seleccionado dentro de cada estructura de varianza residual, con base en el criterio LRT, fue equivalente en el orden de ajuste para los efectos genéticos y de ambiente permanente.

#### Selección del mejor modelo: efectos maternos

La integración de efectos maternos desde el modelo seleccionado previamente con efectos sólo directos (MD) difirió a través de los criterios AIC y BIC (Cuadro 3). El modelo que incluyó los efectos maternos, genéticos y de ambiente permanente de orden cúbico, obtuvo el valor menor de  $-2 \text{ Log } L$ . Con base en el criterio LRT, este modelo fue diferente ( $p \leq 0.01$ ) del modelo MD y de los otros modelos analizados para incluir los efectos maternos (Cuadro 3).

De acuerdo con la clasificación de modelos por el criterio AIC, el modelo que incluyó los efectos maternos genéticos y de ambiente permanente en orden cúbico fue el de menor valor (70 427.3). Los criterios LRT y AIC seleccionaron el mismo modelo. La comparación de modelos con el BIC indicó que la adición de efectos maternos no mejoró el valor estimado desde el modelo con efectos sólo directos (Cuadro 3). Así, con la adición de los efectos maternos, el modelo de regresión aleatoria mejor ajustado para describir el crecimiento de bovinos Tropicarne, del nacimiento a los 24 meses de edad, fue el que incluyó los efectos fijos de orden cúbico, los efectos genéticos directos de orden cuadrático, más los

parámetros más y el menor valor en  $-2 \text{ Log } L$ ; 2) the part of the BIC criterion that considers the amount of data analyzed cannot be applied to these models since the same information was used; 3) the model selected within each residual variance structure, based on the LRT criterion, was equivalent in the order of the regression coefficients for both genetic and permanent environment effects.

#### Selection of the best model: maternal effects

Incorporation of maternal effects from the previously selected model, with only direct effects (MD), differed across the AIC and BIC criteria (Table 3). The model that included cubic order maternal effects, genetic and permanent environmental, was that with the lowest  $-2 \text{ Log } L$  value. Based on the LRT criterion, this model was different ( $p \leq 0.01$ ) from the MD model and the rest of the models analyzed to include maternal effects (Table 3).

According to the classification of models by the AIC criterion, the model that included cubic order maternal genetic and permanent environmental effects was the one with the lowest value (70 427.3). The LRT and AIC criteria selected the same model. Comparison of models with the BIC indicated that the addition of maternal effects did not improve the estimated value relative to the model with only direct effects (Table 3). So, with the addition of maternal effects, the random regression model best fitted for describing Tropicarne beef cattle growth, from birth to 24 months of age, was the one that included cubic order fixed effects, quadratic order direct genetic effects, plus cubic order direct permanent environmental effects and maternal effects (genetic and permanent environmental), with heterogeneous residual variances of twelve classes and 48 parameters.

In similar studies, Villalba *et al.* (2000) used quadratic order Legendre polynomials to describe preweaning growth of Brown Swiss and Pirenaic cattle. Albuquerque and Meyer (2001) analyzed growth from birth to 630 d of age of Nelore cattle and selected other models with the different criteria. With LRT and AIC, they selected a fifth order model for direct (genetic and permanent environmental) and maternal genetic effects, plus cubic order maternal permanent environmental effects, while with the BIC they selected a cubic order model for direct genetic and maternal effects, fifth order for direct



efectos directos de ambiente permanente y maternos (genéticos y de ambiente permanente) de orden cúbico, con varianzas residuales heterogéneas de doce clases y 48 parámetros.

En estudios similares Villalba *et al.* (2000) usaron polinomios de Legendre de orden cuadrático para describir el crecimiento predestete de bovinos Suizo Pardo y Pirenaica. Albuquerque y Meyer (2001) analizaron el crecimiento entre el nacimiento y los 630 d de edad de bovinos Nelore y seleccionaron otros modelos con los diferentes criterios. Con LRT y AIC seleccionaron un modelo de quinto orden para los efectos directos (genéticos y de ambiente permanente) y genéticos maternos, más los efectos maternos de ambiente permanente de orden cúbico; mientras que con BIC seleccionaron un modelo de orden cúbico para los efectos genéticos directos y maternos, de quinto orden para los efectos directos de ambiente permanente y de orden cuadrático para efectos maternos de ambiente permanente. Nobre *et al.* (2003a) y Nobre *et al.* (2003b) usaron MRA de orden cuadrático en los efectos genéticos (directos y maternos) y ambientales (directos y maternos) para implementar MRA en la estimación de componentes de varianza, parámetros genéticos y predicción de valores genéticos en el crecimiento de bovinos Nelore. En el análisis de crecimiento (2 a 8 años de edad) en vacas de razas de bovinos para carne, Arango *et al.* (2004) ajustaron un MRA de orden lineal para los efectos genéticos directos y de cuarto orden para los efectos de ambiente permanente del animal, sin considerar los efectos maternos en el análisis.

### Estimación de componentes de (co)varianza y parámetros genéticos

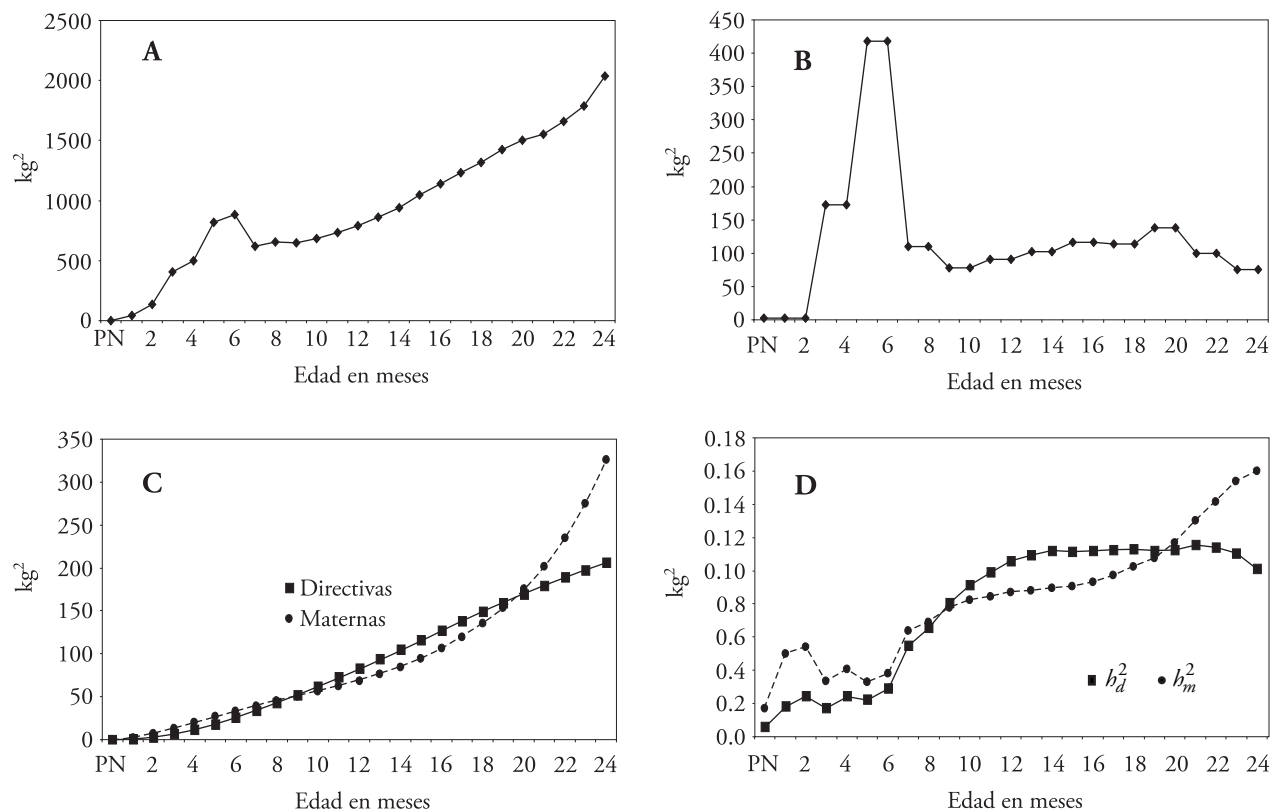
Con base en el modelo seleccionado se estimaron componentes de (co)varianza para todos los efectos aleatorios, las heredabilidades de efectos genéticos directos ( $b^2$ ) y maternos ( $m^2$ ), más las correlaciones genéticas de efectos directos ( $r_d$ ) y maternos ( $r_m$ ), y se graficó el comportamiento de las varianzas y de los parámetros genéticos a través del tiempo (Figura 1). La varianza fenotípica presentó una tendencia positiva (Figura 1A), la varianza residual (Figura 1B) presentó un comportamiento cuadrático en los primeros ocho meses del crecimiento, con un pico máximo alrededor de los cinco meses y luego se mantuvo sin

permanent environmental effects, and quadratic order for permanent environmental maternal effects. Nobre *et al.* (2003a) and Nobre *et al.* (2003b) used quadratic order MRA in genetic (direct and maternal) and environmental (direct and maternal) effects for implementation of MRA in estimating variance components, genetic parameters, and prediction of genetic values in Nelore cattle growth. In the growth analysis (2 to 8 years of age) in beef cattle breeds, Arango *et al.* (2004) adjusted a linear order MRA for direct genetic effects and fourth order for animal permanent environmental effects, without considering maternal effects in the analysis.

### Estimation of (co)variance components and genetic parameters

Based on the selected model, (co)variance components were estimated for all the random effects, heritabilities of direct genetic effects ( $b^2$ ) and maternal effects ( $m^2$ ), plus the genetic correlations of direct ( $r_d$ ) and maternal ( $r_m$ ) effects, and the behavior of the variances and genetic parameters over time were graphed (Figure 1). Phenotypic variance showed a positive trend (Figure 1A), while residual variance (Figure 1B) showed quadratic behavior in the first eight months of growth, with a peak around five months, and then no variation until the end of the period. Regarding growth traits, residual variances increased with age (Meyer, 2001; Fischer *et al.*, 2004); therefore, modeling the growth curve can improve partition of the phenotypic variance in accordance with the random effects included in the models (Meyer, 2000; El Faro and Albuquerque, 2003). If heterogeneity of the residual variances is not considered, genetic progress may be affected by an incorrect hierarchy of the bulls and, consequently, precision in the prediction of genetic values may decrease. Problems caused by variance heterogeneity can be more serious when referring to residual variance (Hill, 1984; Garrick and Van Vleck, 1987).

Variances in genetic direct and maternal effects varied over time (Figure 1C). Variance of direct genetic effects showed a positive linear trend. Behavior of the variance of maternal genetic effects was similar to that of a cubic function: between birth and six months of age, it had a positive slope, from six to 10 months a stationary phase, and as of 11 months of age the trend was again positive (Figure



**Figura 1. Comportamiento de las varianzas ( $kg^2$ ): (A) fenotípicas; (B) residuales; (C) genéticas aditivas directas (■) y maternas (●) y (D) heredabilidades directas ( $h_d^2$ ) y maternas ( $h_m^2$ ) durante el crecimiento.**  
**Figure 1. Behavior of variances ( $kg^2$ ): (A) phenotypic; (B) residual; (C) genetic, additive direct (■) and maternal (●), (D) direct ( $h_d^2$ ) and maternal ( $h_m^2$ ) heritabilities during growth.**

variaciones hasta el final del periodo. Con respecto a las características de crecimiento, las varianzas residuales se incrementan conforme aumentó la edad (Meyer, 2001; Fischer *et al.*, 2004); por consiguiente, la modelación de la curva de crecimiento puede mejorar la partición de la varianza fenotípica de acuerdo con los efectos aleatorios incluidos en los modelos (Meyer, 2000; El Faro y Albuquerque, 2003). Si no se considera la heterogeneidad de las varianzas residuales puede afectarse el progreso genético debido a una jerarquización incorrecta de sementales y como consecuencia, puede disminuirse la precisión de la predicción de valores genéticos. Los problemas por heterogeneidad de varianza pueden ser más graves cuando se refiere a la varianza residual (Hill, 1984; Garrick y Van Vleck, 1987).

Las varianzas de efectos genéticos, directos y maternos variaron con el tiempo (Figura 1C). La varianza de efectos genéticos directos presentó una tendencia lineal positiva. El comportamiento de la varianza

1C). Similar behavior in the phenotypic variances and different behavior in genetic and environmental variances were reported by Albuquerque and Meyer (2001) in Nelore cattle and by Arango *et al.* (2004) for beef cattle growth.

Heritability ( $h^2$ ) averaged 0.079 and fluctuated between 0.006 and 0.116. Birth weight (PN) had the lowest  $h^2$ . For weights measured between one and seven months of age,  $h^2$  fluctuated between 0.02 and 0.06; as of eight months of age,  $h^2$  were around 0.11 and remained constant until 24 months of age (Figure 1D). The change in  $h^2$  in the interval PN to weight at seven months of age is attributable to the overestimation of the residual variance of this period (Figure 1B) due to the inclusion of limited information Table 1). In our study, the  $h^2$  are lower than those published by Domínguez-Viveros *et al.* (2003) and Ramírez-Valverde *et al.* (2007) using the same database for weights at birth, weaning, one year and 18 months of age, with univariate and

de efectos genéticos maternos fue similar al de una función cúbica, entre el nacimiento y los seis meses el peso (PN) presentó pendiente positiva, de los seis a los diez meses presentó una fase estacionaria, y desde los 11 meses de nuevo una fase positiva (Figura 1C). Comportamientos similares en las varianzas fenotípicas y diferentes en las varianzas genéticas y ambientales fueron reportados por Albuquerque y Meyer (2001) en bovinos Nelore y Arango *et al.* (2004) en el crecimiento de bovinos para carne.

Las  $h^2$  promediaron 0.079 y fluctuaron entre 0.006 y 0.116. La  $h^2$  menor correspondió a PN. Las  $h^2$  para los pesos entre uno y siete meses de edad fluctuaron de 0.02 a 0.06; desde los ocho meses las  $h^2$  fueron alrededor de 0.11 y constantes hasta los 24 meses de edad (Figura 1D). El cambio de  $h^2$  en el intervalo PN hasta el peso en los siete meses de edad es atribuible a la sobre estimación de la varianza residual de ese periodo (Figura 1B) por la información limitada incluida (Cuadro 1). Las  $h^2$  del presente estudio son menores a las publicadas por Domínguez-Viveros *et al.* (2003) y Ramírez-Valverde *et al.* (2007) con la misma base de datos para pesos en el nacimiento, destete, un año y 18 meses de edad, con modelos univariados y multivariados. Las estimaciones de  $h^2$  para el crecimiento de bovinos para carne hasta el predestete por Ríos (2008) y las analizadas por Zerlotti *et al.* (1995) y de Lira *et al.* (2008) para características de crecimiento predestete y posdestete en razas cebuinas, en la mayoría de los casos son superiores a las del presente estudio.

Las  $m^2$  variaron entre 0.017 y 0.159 y su promedio fue 0.084. Entre el nacimiento y los siete meses de edad el peso presentó fluctuaciones de 0.02 a 0.06 y de los siete a los 18 meses mostró variaciones de 0.06 a 0.11. Desde los 18 meses la tendencia fue positiva y la estimación máxima (0.159) correspondió con el final del periodo de crecimiento evaluado (Figura 1D). Estimaciones de  $m^2$  de magnitud baja y cercanas a cero, como las obtenidas en el presente estudio, fueron reportadas por Domínguez-Viveros *et al.* (2003) y Ramírez-Valverde *et al.* (2007) en bovinos Tropicarne. En general, las estimaciones de  $m^2$  del presente estudio son menores al promedio y dentro de los intervalos de información analizada por Zerlotti *et al.* (1995), de Lira *et al.* (2008) y Ríos (2008) de parámetros genéticos para características de crecimiento de bovinos para carne. Nobre *et al.* (2003a) publicaron resultados diferentes:  $h^2$  promedio de 0.23 y

multivariate models. The  $h^2$  estimated by Ríos (2008) and analyzed by Zerlotti *et al.* (1995) for beef cattle growth up to preweaning and de Lira *et al.* (2008) for preweaning and postweaning growth characteristics of Zebu breeds, in most cases are higher than those found in our study.

Maternal effects ( $m^2$ ) varied from 0.017 to 0.159, and their average was 0.084. Between birth and seven months of age, they fluctuated between 0.02 and 0.06, and from seven to 18 months exhibited variations from 0.06 to 0.11. As of 18 months of age, the trend was positive and the highest estimation (0.159) appeared at the end of the evaluated growth period (Figure 1D). Estimations of low magnitude  $m^2$ , or close to zero, such as those obtained in our study, were reported by Domínguez-Viveros *et al.* (2003) and Ramírez-Valverde *et al.* (2007) in Tropicarne cattle. In general,  $m^2$  estimations of our study are lower than average and within the intervals for information analyzed by Zerlotti *et al.* (1995), de Lira *et al.* (2008), and Ríos (2008) for genetic parameters of growth characteristics of beef cattle. Nobre *et al.* (2003a) published different results: average  $h^2$  of 0.23 and 0.18, with minimums of 0.10 and 0.12 and maximums of 0.34 and 0.27,  $m^2$  of 0.07 and 0.09 with values of 0.02 and 0.07 to 0.12 and 0.21, in growth evaluations of Nelore cattle with two databases.

Direct ( $r_d$ ) and maternal ( $r_m$ ) genetic correlations in most of the estimations were positive and above 0.75. However, negative estimations were observed in  $r_d$ , between PN and weights at one month up to 20 months of age, with values of  $-0.002$  and  $-0.128$ . The  $r_d$  between PN and weights at 21 to 24 months of age were positive with values between 0.011 and 0.052. The rest of the  $r_d$  were positive, with values around 0.99. The  $r_m$  were positive with values of 0.39 a 0.99. Estimates of  $r_m$  were the lowest for PN, with values from 0.39 to 0.87. Weights in the preweaning phase, relative to weights at 20 to 24 months of age, had  $r_m$  of around 0.80, and the  $r_m$  between the most distant observations tended to decrease. Regarding the  $r_d$  Zerlotti *et al.* (1995) reported estimations above 0.20 between PN and weights at weaning, one year and 18 months of age. Likewise, these authors reported  $r_d$  above 0.45 between weight at weaning and weight at one year and at 18 months of age and above 0.55 between weight at one year and weight at 18 months of age.

0.18, con mínimos de 0.10 y 0.12, y máximos de 0.34 y 0.27,  $m^2$  de 0.07 y 0.09 con valores de 0.02 y 0.07 a 0.12 y 0.21, en evaluaciones del crecimiento de bovinos Nelore con dos bases de datos.

Las correlaciones genéticas directas ( $r_d$ ) y maternas ( $r_m$ ) en la mayoría de las estimaciones fueron positivas y superiores a 0.75. Sin embargo, se observaron estimaciones negativas en  $r_d$ , entre el PN y los pesos de un mes hasta los 20 meses de edad, con valores de  $-0.002$  y  $-0.128$ . Las  $r_d$  entre el PN y los pesos de 21 a 24 meses de edad fueron positivas con valores entre 0.011 y 0.052. Las demás  $r_d$  fueron positivas, con valores alrededor de 0.99. Las  $r_m$  fueron positivas con valores de 0.39 a 0.99. El PN mostró las estimaciones de  $r_m$  menores, con valores de 0.39 a 0.87. Los pesos en la fase predestete, con respecto a los pesos de los 20 a 24 meses de edad, tuvieron  $r_m$  alrededor de 0.80 y las  $r_m$  entre las observaciones más distantes tendieron a disminuir. Con respecto a las  $r_d$ , Zerlotti *et al.* (1995) reportaron estimaciones superiores a 0.20 entre el PN y los pesos al destete, al año y a los 18 meses de edad. Del mismo modo, estos autores reportaron  $r_d$  superiores a 0.45 de peso al destete con peso al año y a los 18 meses de edad y superiores a 0.55 de peso al año con el de los 18 meses de edad.

La estimación de componentes de varianzas y parámetros genéticos en el presente estudio, con valores cercanos a cero y menores a los de la literatura (Zerlotti *et al.* 1995; Ríos, 2008), pueden atribuirse a tres causas. Primero, los MRA presentaron estimaciones erróneas en los extremos de las curvas de crecimiento, y zonas con observaciones escasas (Nobre *et al.*, 2003b; Meyer, 2005). Segundo, la complicación del proceso de estimación por adición de los efectos genéticos maternos, y aumenta cuando se considera la correlación genética entre efectos directos y maternos (Bohmanova *et al.*, 2005). Tercero, los MRA requieren bases de datos robustas y amplias, con distribución adecuada de las observaciones a través de todos los puntos para evitar estimaciones sesgadas e imprecisas (Bohmanova *et al.*, 2005; Meyer, 2005; Misztal, 2006). Con base en lo anterior, se puede atribuir a la estructura de la base de datos analizada las peculiaridades de los resultados observados, con énfasis en el periodo de dos a siete meses de edad. Además, se sugiere analizar otras alternativas (Splines, B-Splines o análisis multivariados) para modelar la curva de crecimiento.

Estimation of variance components and genetic parameters in our study, with values close to zero and lower than those found in the literature (Zerlotti *et al.*, 1995; Ríos, 2008), can be attributed to three causes. First, the MRA presented erroneous estimations at the ends of the growth curves and in zones with few observations (Nobre *et al.*, 2003b; Meyer, 2005). Second, the process of estimation is complicated by addition of maternal genetic effects and increases when the genetic correlation between direct and maternal effects is considered (Bohmanova *et al.*, 2005). Third, the MRA require robust and ample databases, with an adequate distribution of the observations through all the points to avoid biased, imprecise estimations (Bohmanova *et al.*, 2005; Meyer, 2005; Misztal, 2006). Based on the above, the peculiarities of the observed results can be attributed to the structure of the database analyzed, with emphasis in the period between two and seven months of age. Furthermore, we suggest analyzing other alternatives (Splines, B-Splines or multivariate analyses) for modeling growth curves.

## CONCLUSIONS

Growth of Tropicarne cattle, from birth to 24 months of age, is best fitted by a random regression model that includes cubic order fixed effects, quadratic order direct genetic effects, cubic order permanent environmental and maternal (genetic and permanent environmental) effects, with heterogeneous residual variances of twelve classes and 48 parameters. The random regression model with the best fit as of nine months of age underestimates genetic parameters for younger ages.

—End of the English version—



## CONCLUSIONES

El crecimiento de bovinos Tropicarne, del nacimiento a los 24 meses de edad, se ajusta mejor al modelo de regresión aleatoria que incluye los efectos fijos de orden cúbico, los genéticos directos de orden cuadrático, los directos de ambiente permanente y maternos (genéticos y de ambiente permanente) de orden cúbico, con varianzas residuales heterogéneas

de doce clases y 48 parámetros. El modelo de regresión aleatoria con mejor ajuste a partir de los nueve meses de edad subestima los parámetros genéticos para edades menores.

### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Asociación Mexicana de Criadores de Ganao Tropicarne por facilitar la base de datos genealógica y productiva para el presente estudio, y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca proporcionada al primer autor para estudios de posgrado.

### LITERATURA CITADA

- Arango, J. A., L. V. Cundiff, and L. D. Van Vleck. 2004. Covariance functions and random regression models for cow weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 82: 54-67.
- Albuquerque, L. G., and K. Meyer. 2001. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 79: 2776-2789.
- Bohmanova, J., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2005. Studies on multiple trait and random regression models for genetic evaluation of beef cattle for growth. *J. Anim. Sci.* 83: 62-67.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. *Model Selection and Inference*. Springer. London, UK. 496 p.
- de Lira, T., E. Maria Rosa, e A. del Valle Garnero. 2008. Parâmetros genéticos de características productivas e reprodutivas em zebuínos de corte (Revisão). *Ciência Anim. Bras.* 9: 1-22.
- Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, J. A. Ortega-Gutiérrez, y A. Flores-Mariñelarena. 2009. Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas, en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. *Agrociencia* 43: 107-117.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruíz-Flores. 2003. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. *Agrociencia* 37: 323-335.
- El Faro, y L. G. Albuquerque. 2003. Utilização de modelos de regressão aleatória para produção de leite no dia do controle, com diferentes estruturas de variâncias residuais. *Rev. Bras. Zootec.* 32: 1104-1113.
- Fischer, T. M., J. H. J. Van der Werf, R. G. Banks, and A. J. Ball. 2004. Description of lamb growth using random regression on field data. *Liv. Prod. Sci.* 89: 175-185.
- Garrick D. J., and L. D. Van Vleck. 1987. Aspect of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. *J. Anim. Sci.* 65: 409-421.
- Henderson, C. R. 1984. *Applications of Linear Models in Animal Breeding*. University of Guelph. Guelph, Canada. 423 p.
- Hill, W. G. 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Animal Production* 39: 473-477.
- Kirkpatrick, M., D. Lofsvold, and M. Bulmer. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124: 979-993.
- Lawrence, T. L. J., and V. R. Fowler. 2002. *Growth of Farm Animals*. CABI Publishing. 340 p.
- Meyer, K. 1998a. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Sel. Evol.* 30: 221-240.
- Meyer, K. 1998b. DXMRR – A program to estimate covariance functions for longitudinal data by REML. *Proceeding In: 6<sup>th</sup> World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* Armidale, Australia. pp: 465-466.
- Meyer, K. 2000. Random regression to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. *Liv. Prod. Sci.* 65: 13-38.
- Meyer, K. 2001. Estimates of direct and maternal covariance function for growth of Australian beef calves from birth to weaning. *Genet. Sel. Evol.* 33: 487-514.
- Meyer, K. 2005. Random regression analyses using B-splines to model growth of Australian Angus cattle. *Genet. Sel. Evol.* 37: 473-500.
- Misztal, I. 2006. Properties of random regression models using linear splines. *J. Anim. Breed. Genet.* 123: 74-80.
- Nobre, P. R. C., I. Misztal, S. Tsuruta, J. K. Bertrand, L. O. C. Silva, and P. S. Lopes. 2003a. Analyses of growth curves of Nelore cattle by multiple-trait and random regression models. *J. Anim. Sci.* 81: 918-926.
- Nobre, P. R. C., I. Misztal, S. Tsuruta, J. K. Bertrand, L. O. C. Silva, and P. S. Lopes. 2003b. Genetic evaluation of growth in Nelore cattle by multiple-trait and random regression models. *J. Anim. Sci.* 81: 927-932.
- Ramírez-Valverde, R., O. C. Hernández-Alvarez, R. Núñez-Domínguez, A. Ruíz-Flores, y J. G. García-Muñiz. 2007. Análisis univariado vs. multivariado en la evaluación genética de variables de crecimiento en dos razas bovinas. *Agrociencia* 41: 271-282.
- Ríos U., Á. 2008. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. *Revisión. Téc. Pecu. Méx.* 46: 37-67.
- Rosales A., J., M. A. Elzo, M. Montaña B., V. E. Vega M., y A. Reyes V. 2004. Parámetros genéticos para peso al nacimiento y destete en ganado Simmental-Brahman en el subtrópico mexicano. *Téc. Pecu. Méx.* 42: 333-346.
- Ruiz-Flores, A., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, J. Domínguez-Viveros, M. Mendoza-Domínguez, y E. Martínez-Cuevas. 2006. Niveles y efectos de la consanguinidad en variables de crecimiento y reproductivas en bovinos Tropicarne y Suizo Europeo. *Agrociencia* 40: 289-301.
- Sakaguti, E. S. 2003. Avaliação do crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuá, por meio de análises de funções de covariâncias. *Rev. Soc. Bras. Zoot.* 32: 864-874.
- Schaeffer, L. R. 2004. Application of random regression models in animal breeding. *Liv. Prod. Sci.* 86: 35-45.
- Villalba, D., I. Casasus, A. Sanz, J. Estany, and R. Revilla. 2000. Preweaning growth curves in Brown Swiss and Pirenaica calves with emphasis o individual variability. *J. Anim. Sci.* 78: 1132-1140.
- Zerlotti M., M. E., R. Barbosa L., y A. de los Reyes B. 1995. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebuínos de carne. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* 3: 45-89.
- Zucchini, W. 2000. An introduction to model selection. *J. Mathem. Psych.* 44: 41-61.