

Efectos genéticos para características de crecimiento de bovinos Charolais y Charbray mexicanos estimados con modelos alternativos

Genetic effects for growth traits of Mexican Charolais and Charbray cattle estimated with alternative models

Ángel Ríos Utrera^a, Guillermo Martínez Velázquez^b, Vicente Eliezer Vega Murillo^a,
Moisés Montaña Bermúdez^c

RESUMEN

Para estimar parámetros genéticos para peso al nacimiento (n=105,599), peso al destete ajustado a 205 días (n=89,111) y peso al año ajustado a 365 días (n=55,284), se analizaron los datos registrados de 1997 a 2009 por la Charolais-Charbray Herd Book de México, con seis diferentes modelos animal. El Modelo 1 incluyó el efecto genético aditivo directo. El Modelo 2 consideró el ambiente permanente de la madre, incluyéndolo como un efecto aleatorio adicional. El Modelo 3 incluyó el efecto genético aditivo directo y el efecto genético aditivo materno, asumiendo una covarianza igual a cero entre ellos. El Modelo 4 fue similar al Modelo 3, pero además incluyó el ambiente permanente de la madre. El Modelo 5 fue similar al Modelo 3, pero además incluyó la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno. El Modelo 6 ajustó los tres efectos aleatorios más la covarianza entre efectos directos y maternos. Comparado con los demás modelos, el modelo más completo (Modelo 6) redujo sustancialmente $-2[\logaritmo \text{ de la verosimilitud}] (P<0.05)$, proporcionando el mejor ajuste para las tres características. La comparación entre el Modelo 1 y el Modelo 6 para cada característica, mostró que el Modelo 1 produjo menores estimadores de la varianza genética aditiva directa, en contraste con los resultados de estudios previos. Sin embargo, los estimadores de la varianza residual obtenidos con el Modelo 1 fueron significativamente mayores que los obtenidos con el Modelo 6.

PALABRAS CLAVE: Parámetros genéticos, Características de crecimiento, Bovinos carne.

ABSTRACT

Data recorded from 1997 to 2009 by the Charolais-Charbray Herd Book of Mexico were analyzed with six different animal models to estimate genetic parameters for birth weight (n=105,599), weaning weight adjusted to 205 d (n=89,111) and yearling weight adjusted to 365 days (n=55,284). Model 1 included direct additive genetic effects of the animal. Model 2 allowed for a common environmental effect due to the dam, fitting it as an additional random effect. Model 3 included the animal's direct genetic effect, and the dam's maternal genetic effect, assuming a covariance equal to zero between them. Model 4 was the same as Model 3 but it also allowed for a common environmental effect due to the dam. Model 5 is identical to Model 3, but included a covariance between direct and maternal genetic effects. Model 6 was fitted for all three random effects plus the covariance between direct and maternal genetic effects. Compared with any of the other models, the most complete model (Model 6) substantially reduced the $-2\log L (P<0.05)$, providing the best fit for the three growth traits. Comparison between Model 1 and Model 6 across traits showed that Model 1 yielded smaller estimates of direct genetic variance, in contrast with results from previous studies. However, estimates of the residual variance for Model 1 were significantly greater than estimates for Model 6.

KEY WORDS: Genetic parameters, Growth traits, Beef cattle.

Recibido el 3 de febrero de 2011. Aceptado el 8 de abril de 2011.

^a Campo Experimental La Posta, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), km 22.5 Carretera Veracruz-Córdoba, Paso del Toro, 94277 Veracruz, México. Tel 01 (285) 596-0111. rios.angel@inifap.gob.mx; ariosu@hotmail.com. Correspondencia al primer autor.

^b Sitio experimental El Verdineño, INIFAP.

^c CENID Fisiología y Mejoramiento Animal, INIFAP.

INTRODUCCIÓN

En bovinos Hereford⁽¹⁾, Simmental⁽²⁾, Nelore⁽³⁾, Angus⁽⁴⁾, Gelbvieh⁽⁵⁾, Charolais⁽⁶⁾, Brahman⁽⁷⁾ y Limousin⁽⁸⁾ se ha encontrado que los efectos maternos influyen sobre características de crecimiento predestete. Sin embargo, la magnitud de los estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento en bovinos productores de carne puede variar dependiendo del grupo racial y de los efectos genéticos incluidos en el modelo estadístico⁽⁹⁾. Se ha reportado que la exclusión de efectos maternos (genético y ambiental) del modelo estadístico resulta en la sobreestimación de la varianza genética aditiva directa del peso al destete⁽¹⁰⁾. Por lo tanto, antes de realizar la evaluación genética de cualquier característica económicamente importante, se debe seleccionar el modelo más apropiado para poder desarrollar programas de mejoramiento genético efectivos y estimar valores genéticos exactos.

La prueba de razón de verosimilitudes se ha usado extensivamente para comparar el ajuste de diferentes modelos estadísticos para la estimación de parámetros genéticos en bovinos productores de carne⁽¹¹⁻¹⁶⁾, borregos⁽¹⁷⁻²¹⁾ y cerdos^(22,23,24). Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue identificar el modelo más apropiado para estimar parámetros genéticos para características de crecimiento de bovinos Charolais y Charbray criados en condiciones extensivas en diferentes regiones (Estados) de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la información

Datos de pesos al nacimiento, destete y año de edad, así como de pedigrí de animales criados en diferentes regiones de México se obtuvieron de la Charolais-Charbray Herd Book de México, correspondientes al periodo de 1997 a 2009. Los registros de pesos al destete y año de edad se ajustaron a 205 ($\{[\text{peso al destete} - \text{peso al nacimiento}]/\text{edad al destete}\} \times 205 + \text{peso al nacimiento}$) y 365 días ($\{[\text{peso al año} - \text{peso al}$

INTRODUCTION

Maternal effects on preweaning growth traits have been found in Hereford⁽¹⁾, Simmental⁽²⁾, Nelore⁽³⁾, Angus⁽⁴⁾, Gelbvieh⁽⁵⁾, Charolais⁽⁶⁾, Brahman⁽⁷⁾ and Limousin⁽⁸⁾ cattle. The magnitude of estimates of genetic parameters for growth traits of beef cattle, however, may vary depending on breed group and genetic effects included in the statistical model⁽⁹⁾. It has been reported that exclusion of maternal effects (genetic and environmental) from the statistical model results in overestimation of the direct genetic variance for weaning weight⁽¹⁰⁾. Therefore, before performing the genetic evaluation of any economically important trait, selection of proper statistical model should be of primary concern, in order to develop effective breeding programs and to estimate accurate breeding values.

The likelihood ratio test has been extensively used to compare the suitability of different statistical models for the estimation of genetic parameters of beef cattle⁽¹¹⁻¹⁶⁾, sheep⁽¹⁷⁻²¹⁾ and swine^(22,23,24). Based on the aforementioned, the aim of the present study was to identify the most suitable model to estimate genetic parameters for growth traits of Charolais and Charbray cattle raised in extensive conditions in different regions (States) of Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Data description

Field data for birth, weaning, and yearling weight as well as pedigree information were obtained from the Charolais-Charbray Herd Book of Mexico for the period from 1997 to 2009 for animals raised in different regions of Mexico. Weaning and yearling weight records were adjusted to a 205- ($\{[\text{weaning weight} - \text{birth weight}]/\text{weaning age}\} \times 205 + \text{birth weight}$) and 365-d basis ($\{[\text{yearling weight} - \text{weaning weight}]/\text{number of days between weights}\} \times 160 + \text{weaning weight adjusted to 205 d}$), according to the Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs⁽²⁵⁾. Adjusted weaning and

destete]/días entre pesajes} x 160 + peso ajustado a 205 días), de acuerdo a los Lineamientos para Programas Uniformes de Mejoramiento de Bovinos Productores de Carne⁽²⁵⁾. Los pesos ajustados a 205 y 365 días de edad deben ser calculados para becerros pesados entre 160 y 250 y entre 320 y 410 días de edad. Los registros de becerros con edades fuera de estos intervalos fueron eliminados de los análisis, pero no del pedigrí. Después de la edición, 105,599 registros de peso al nacimiento, 89,111 de peso al destete ajustado a 205 días, y 55,284 de peso ajustado a 365 días de edad se usaron en los análisis. El número de sementales con progenie en la base de datos fue 3,923, 3,791 y 3,054 para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y peso al año ajustado a 365 días de edad, respectivamente. El archivo de pedigrí, el cual incorporó toda la información de pedigrí disponible, fue el mismo para las tres características y consistió de 131,659 animales, incluyendo padres sin registros. El número de registros y de sementales para cada característica e información adicional de la estructura de los datos se resumen en el Cuadro 1.

Descripción de los modelos

Efectos aleatorios. Cada característica de crecimiento se analizó con seis diferentes modelos animal, como los descritos por Meyer⁽⁹⁾, para

yearling weights should be calculated for calves within an age range of 160 to 250 and of 320 to 410 d of age. Records on calves outside these ranges were eliminated from the analysis but not from the pedigree file. After basic edits, 105,599 animals with birth weight, 89,111 animals with weaning weight adjusted to 205 d, and 55,284 animals with yearling weight adjusted to 365 d records were used in the analysis. The number of sires with progeny in the data was 3,923, 3,791 and 3,054 for birth weight, weaning weight adjusted to 205 d and yearling weight adjusted to 365 d, respectively. The pedigree file, which incorporated all pedigree information available, was the same for these traits and consisted of 131,659 animals, including parents without records. Numbers of records and sires for each trait and further details of the data structure are summarized in Table 1.

Description of models

Random effects. Each growth trait was analyzed with six different single-trait animal models, like those described by Meyer⁽⁹⁾, to assess the importance of different genetic effects. Model 1 included direct additive genetic effects of the animal. Model 2 allowed for a common environmental effect due to the dam, fitting it as an additional random effect. Model 3 included the

Cuadro 1. Características de la estructura de la información para peso al nacimiento (BW), peso al destete ajustado a 205 días (WW) y peso al año ajustado a 365 días (YW) de bovinos Charolais y Charbray mexicanos de registro

Table 1. Characteristics of the data structure for birth weight (BW), weaning weight adjusted to 205 d (WW), and yearling weight adjusted to 365 d (YW) of Mexican registered Charolais and Charbray cattle

	BW	WW	YW
Number of records	105,599	89,111	55,284
Number of sires	3,923	3,791	3,054
Number of dams	42,960	39,701	28,982
Number of herds	468	389	260
Number of contemporary groups	13,805	11,798	7,766
Number of animals in the pedigree	131,659	131,659	131,659

evaluar la importancia de diferentes efectos genéticos. El Modelo 1 incluyó el efecto genético aditivo directo. El Modelo 2 incluyó el efecto del ambiente materno permanente, incluyéndolo como un efecto aleatorio adicional. El Modelo 3 incluyó el efecto genético aditivo directo y el efecto genético aditivo materno, asumiendo que estos efectos no estuvieron correlacionados. El Modelo 4 fue similar al Modelo 3, pero incluyó además el efecto ambiental permanente de la madre. El Modelo 5 fue similar al Modelo 3, pero se asumió que los efectos genéticos aditivos directos y maternos estaban correlacionados. El Modelo 6 incluyó los tres efectos aleatorios más la covarianza entre los efectos genéticos directos y maternos.

Efectos fijos. Todos los modelos animal incluyeron los mismos efectos ambientales fijos, grupo contemporáneo y edad de la madre al parto. El grupo contemporáneo comprendió hato, año, época y sexo del becerro, mientras que la edad de la madre se incluyó como una covariable lineal. El año de nacimiento comprendió de 1997 a 2009, y los meses de nacimiento se agruparon en cuatro épocas de nacimiento: 1) enero-marzo, 2) abril-junio, 3) julio-septiembre, 4) octubre-diciembre. Además, todos los modelos incluyeron los efectos genéticos fijos de proporción de genes Charolais, heterocigosis y pérdidas por recombinación como covariables. La heterosis y las pérdidas por recombinación se calcularon de acuerdo con Akbas *et al*⁽²⁶⁾. Dickerson⁽²⁷⁾ reportó que el cruzamiento entre animales híbridos o el retrocruzamiento rompen las combinaciones epistáticas de los genes en las razas, pero en diferente magnitud en diferentes cruza. Además, Demeke *et al*⁽²⁸⁾ concluyeron que ignorar los efectos de heterosis y las pérdidas por recombinación presentes en los animales resulta en la sobreestimación de las varianzas genéticas directas y maternas, y de la heredabilidad directa de características de crecimiento tempranas en una población de bovinos *Bos indicus* y cruzados *Bos taurus* x *Bos indicus*.

Modelos en notación matricial. Los seis modelos animal univariados pueden describirse de la

animal's direct genetic effect, and the dam's maternal genetic effect, assuming that direct and maternal genetic effects were uncorrelated. Model 4 was the same as Model 3 but it also allowed for a common environmental effect due to the dam. Model 5 was identical to Model 3, but assumed that direct and maternal genetic effects were correlated. Model 6 was fitted for all three random effects plus the covariance between direct and maternal genetic effects.

Fixed effects. All animal models included the same fixed environmental effects, contemporary group and age of dam at the time of calving. Contemporary groups comprised of herd, year, season, and sex of calf, while dam age was taken into account by fitting it as a linear covariable. Year of birth ranged from 1997 to 2009 and months of birth were regrouped into four seasons of birth: 1) January-March, 2) April-June, 3) July-September, 4) October-December. In addition, all the models included fixed genetic effects of proportion of Charolais genes, heterozygosity and recombination loss as covariates. Heterosis and recombination loss were calculated according to Akbas *et al*⁽²⁶⁾. Dickerson⁽²⁷⁾ reported that interbreeding crossbred animals or backcrossing breaks up epistatic gene combinations present in each breed but to different amounts in different crosses. In addition, Demeke *et al*⁽²⁸⁾ concluded that ignoring heterosis and recombination loss effects on individual animals results in overestimation of estimates of both direct and maternal genetic variances and direct heritability for early growth traits in a mixed population of purebred *Bos indicus* and crossbred *Bos taurus* x *Bos indicus* cattle.

Models in matrix notation. The six univariate animal models can be described in matrix notation as follows:

$$y = Xb + Z_1a + e \dots\dots\dots (1)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2pe + e \dots\dots\dots (2)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \text{ with cov}(a,m) = 0 \dots\dots\dots (3)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3pe + e \text{ with cov}(a,m) = 0 \dots\dots\dots (4)$$

siguiente manera:

$$y = Xb + Z_1a + e \dots\dots\dots (1)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2pe + e \dots\dots\dots (2)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \text{ con cov}(a,m) = 0 \dots\dots\dots (3)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3pe + e \text{ con cov}(a,m) = 0 \dots\dots\dots (4)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \text{ con cov}(a,m) = A\sigma_{am} \dots\dots\dots (5)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3pe + e \text{ con cov}(a,m) = A\sigma_{am} \dots\dots\dots (6)$$

donde y es un vector de observaciones para cada una de las diferentes características, b es un vector de efectos ambientales y genéticos fijos (grupo contemporáneo, edad de la madre, proporción de genes Charolais, heterocigosis y pérdidas por recombinación), a es un vector aleatorio desconocido de efectos genéticos aditivos directos, m es un vector aleatorio desconocido de efectos genéticos aditivos maternos, pe es un vector aleatorio desconocido de efectos ambientales maternos permanentes, e es un vector aleatorio desconocido de efectos ambientales temporales, y X , Z_1 , Z_2 , y Z_3 son matrices conocidas de incidencia que relacionan los registros con b , a , m , y pe , respectivamente.

Se asumió que los efectos genético aditivo directo, genético aditivo materno, ambiental permanente de la madre y residual se distribuyeron normalmente con media 0 y estructura de varianzas y covarianzas que dependió de las suposiciones de cada modelo. En particular, la estructura de varianzas y covarianzas para el Modelo 6 fue:

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ pe \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{pe}\sigma_{pe}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

donde A es la matriz de relaciones aditivas de Wright entre todos los animales en el pedigrí, σ_a^2 es la varianza genética aditiva directa, σ_m^2 es la varianza genética aditiva materna, σ_{am} es la covarianza entre los efectos genéticos aditivos directo y materno, σ_{pe}^2 es la varianza del ambiente materno

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \text{ with cov}(a,m) = A\sigma_{am} \dots\dots\dots (5)$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3pe + e \text{ with cov}(a,m) = A\sigma_{am} \dots\dots\dots (6)$$

where y was a vector of observations for the different traits, b is a vector of fixed environmental and genetic effects (contemporary group, age of dam, proportion of Charolais genes, heterozygosity and recombination loss), a is an unknown vector of random direct additive genetic effects, m is an unknown vector of random maternal additive genetic effects, pe is an unknown vector of random maternal permanent environmental effects, e is an unknown vector of random temporary environmental effects, and X , Z_1 , Z_2 , and Z_3 are known incidence matrices relating records to b , a , m , and pe , respectively.

It was assumed that direct additive genetic effects, maternal additive genetic effects, maternal permanent environmental effects and residual effects were normally distributed with mean 0 and variance-covariance structure depending on the assumptions of each model. In particular, the variance-covariance structure for Model 6 was:

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ pe \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{pe}\sigma_{pe}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

where A is the matrix of Wright's additive numerator relationships among all animals in the pedigree, σ_a^2 is the direct additive genetic variance, σ_m^2 is the maternal additive genetic variance, σ_{am} is the covariance between direct and maternal additive genetic effects, σ_{pe}^2 is the maternal permanent environmental variance, σ_e^2 is the temporary environmental variance, and I_{pe} and I_n are identity matrices with orders the number of dams and the number of observations, respectively. All other covariances were assumed to be zero.

Estimation of variance and covariance components

Variances and covariances were estimated by Derivative-Free Restricted Maximum Likelihood⁽²⁹⁾,

permanente, σ_e^2 es la varianza del ambiente temporal, e I_{pe} e I_n son matrices identidad de tamaño igual al número de madres y número de observaciones, respectivamente. Se asumió que todas las demás covarianzas fueron igual a cero.

Estimación de componentes de varianza y covarianza

Las varianzas y covarianzas se estimaron con Máxima Verosimilitud Restricta Libre de Derivadas⁽²⁹⁾, usando el programa MTDFREML⁽³⁰⁾. Se asumió que la convergencia se alcanzó cuando la varianza de menos dos veces el logaritmo de la verosimilitud en el simplex fue menor que 10^{-8} . Después de que el programa convergió por primera vez, se realizaron varios reinicios para asegurarse de que se había alcanzado un máximo global, en lugar de un máximo local. En cada nuevo análisis, se usaron como valores iniciales los estimadores de los parámetros obtenidos en el análisis previo. Las soluciones de los efectos aleatorios se obtuvieron del último ciclo de iteración donde se alcanzó el máximo global.

Estimadores de parámetros genéticos

Se obtuvieron estimadores para la varianza fenotípica ($\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{am}^2 + \sigma_{pe}^2 + \sigma_e^2$), heredabilidad para efectos genéticos aditivos directos ($h_a^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$), heredabilidad para efectos genéticos aditivos maternos ($h_m^2 = \sigma_m^2 / \sigma_p^2$), covarianza genética entre

using the MTDFREML set of programs developed by Boldman *et al.*⁽³⁰⁾. Convergence was assumed to have been reached if the variance of minus twice the logarithm of the likelihood in the simplex was less than 10^{-8} . After first convergence, several restarts were performed to ensure a global rather than a local maximum had been reached. In each new analysis resulting estimates of the parameters from the previous analysis were used as new priors. Solutions of random effects were obtained from the last iteration cycle where a global maximum was reached.

Estimates of genetic parameters

Estimates were obtained for total phenotypic variance ($\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{am}^2 + \sigma_{pe}^2 + \sigma_e^2$), heritability for direct additive genetic effects ($h_a^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$), heritability for maternal additive genetic effects ($h_m^2 = \sigma_m^2 / \sigma_p^2$), genetic covariance between direct and maternal effects as a proportion of phenotypic variance ($c_{am} = \sigma_{am} / \sigma_p^2$), genetic correlation between direct and maternal additive genetic effects ($r_{am} = \sigma_{am} / (\sigma_a^2 \sigma_m^2)^{1/2}$), fraction of phenotypic variance due to maternal permanent environmental effects ($c^2 = \sigma_{pe}^2 / \sigma_p^2$), and residual variance as a proportion of phenotypic variance ($e^2 = \sigma_e^2 / \sigma_p^2$). Standard errors for estimates of genetic parameters were approximated and were calculated using the Average Information matrix⁽³¹⁾ and the Delta Method⁽³²⁾. All fractions

Cuadro 2. Estadísticas descriptivas para peso al nacimiento (BW), peso al destete ajustado a 205 días (WW) y peso al año ajustado a 365 días (YW) de bovinos Charolais y Charbray mexicanos de registro (kg)

Table 2. Summary statistics for birth weight (BW), weaning weight adjusted to 205 d (WW), and yearling weight adjusted to 365 d (YW) of Mexican registered Charolais and Charbray cattle (kg)

	BW	WW	YW
Minimum	22	91	136
Maximum	70	490	695
Mean	39	227	348
Standard deviation	5.4	41.0	64.0
Coefficient of variation, %	14.0	18.1	18.4

efectos directos y maternos como proporción de la varianza fenotípica ($c_{am} = \sigma_{am} / \sigma_p^2$), correlación entre efectos genéticos aditivos directos y maternos ($r_{am} = \sigma_{am} / (\sigma_a^2 \sigma_m^2)^{1/2}$), fracción de la varianza fenotípica debida a efectos del ambiente materno permanente ($c^2 = \sigma_{pe}^2 / \sigma_p^2$), y varianza residual como proporción de la varianza fenotípica ($e^2 = \sigma_e^2 / \sigma_p^2$). Los errores estándar para los estimadores de los parámetros genéticos fueron aproximados y fueron calculados usando la matriz de información promedio⁽³¹⁾ y el Método Delta⁽³²⁾. Todas las fracciones de la varianza fenotípica y sus errores estándar fueron calculados por el programa MTDFREML, excepto la fracción de la covarianza, la cual fue calculada a mano. El error estándar para el estimador de este parámetro genético no se proporciona. Adicionalmente, se calcularon los estimadores de la heredabilidad total (h_t^2), usando la ecuación ($h_t^2 = [\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am}] / \sigma_p^2$) propuesta por Willham⁽³³⁾. Esta ecuación representa la regresión del genotipo (directo y materno) de un animal sobre su fenotipo.

Comparación entre modelos

La superioridad de un modelo sobre otro para explicar significativamente mejor los datos de peso al nacimiento, destete y año de edad se determinó mediante la prueba de razón de verosimilitudes. La diferencia entre los valores de la función para pares de modelos puede ser probada mediante la prueba Chi cuadrada, donde los grados de libertad son la diferencia en el número de los componentes de varianza y covarianza en los modelos⁽²⁾. Dicha prueba se realizó usando la función Probchi de SAS⁽³⁴⁾.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las estadísticas descriptivas de los registros para las tres características evaluadas se muestran en el Cuadro 2. Las medias y sus desviaciones estándar para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días, y peso al año ajustado a 365 días fueron 39 ± 5.4 , 227 ± 41 y 348 ± 64 kg, respectivamente. Como se esperaba, los

of phenotypic variance and their standard errors are calculated by the MTDFREML program, except the fraction of the genetic covariance, which was calculated by hand. Standard error for the estimate of this genetic parameter is not provided. Estimates of total heritability (h_t^2) were also calculated, using the equation ($h_t^2 = [\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am}] / \sigma_p^2$) proposed by Willham⁽³³⁾. This equation represents the regression of the entire genotype (direct and maternal) of an animal on its phenotype.

Comparisons among models

Superiority of one model over another to fit significantly better birth, weaning and yearling weight data was determined via the likelihood ratio test. The difference between the function values for pairs of models can be tested against the Chi-square distribution with degrees of freedom being the difference in number of variance or covariance components in the models⁽²⁾. Such test was performed using the Probchi function of SAS⁽³⁴⁾.

RESULTS AND DISCUSSION

Simple descriptive statistics of the records for the three traits evaluated are in Table 2. Mean values and their standard deviations for birth weight, weaning weight adjusted to 205 d and yearling weight adjusted to 365 d were 39 ± 5.4 , 227 ± 41 and 348 ± 64 kg, respectively. As expected, coefficients of variation for weaning and yearling weights were similar, but slightly greater than the coefficient of variation for birth weight.

Estimates of (co)variance components, together with values for the variance of minus twice the logarithm of the likelihood ($-2\log L$), and estimates of genetic parameters obtained with the six different animal models for birth weight, weaning weight adjusted to 205 d, and yearling weight adjusted to 365 d, are summarized in Tables 3 and 4, respectively.

Birth weight

When the permanent environmental effect (Model 2) or the maternal additive genetic effect (Model

Cuadro 3. Estimadores de varianzas y covarianzas para peso al nacimiento (BW), peso al destete ajustado a 205 días (WW) y peso al año ajustado a 365 días (YW) de bovinos Charolais y Charbray mexicanos de registro obtenidos con seis modelos diferentes

Table 3. Estimates of variance and covariance components for birth weight (BW), weaning weight adjusted to 205 d (WW), and yearling weight adjusted to 365 d (YW) of Mexican registered Charolais and Charbray cattle obtained with six different models

	Model					
	1	2	3	4	5	6
BW, kg ²						
σ_a^2	4.00	3.22	3.15	3.09	5.56	5.55
σ_m^2	-	-	0.73	0.46	2.70	2.01
σ_{am}	-	-	0.00	0.00	-2.79	-2.62
σ_{pe}^2	-	0.81	-	0.42	-	0.66
σ_e^2	11.33	11.17	11.34	11.23	10.05	9.90
σ_p^2	15.33	15.20	15.21	15.19	15.53	15.50
-2logL	357,820	357,601	357,544	357,511	357,106	357,051
WW, kg ²						
σ_a^2	154	99	95	92	184	180
σ_m^2	-	-	51	25	148	103
σ_{am}	-	-	0.00	0.00	-124	-111
σ_{pe}^2	-	59	-	37	-	40
σ_e^2	522	509	521	512	471	463
σ_p^2	675.8	666.4	667.4	665.9	678.6	676.6
-2logL	595,114	594,681	594,686	594,602	594,340	594,264
YW, kg ²						
σ_a^2	266	211	209	203	356	352
σ_m^2	-	-	48	22	198	147
σ_{am}	-	-	0.00	0.00	-197	-183
σ_{pe}^2	-	61	-	41	-	53
σ_e^2	899	885	900	889	820	807
σ_p^2	1,165.9	1,156.9	1,158.0	1,156.2	1,177.4	1,175.5
-2logL	391,989	391,912	391,922	391,901	391,781	391,757

σ_a^2 is the direct additive genetic variance, σ_m^2 is the maternal additive genetic variance, σ_{am} is the covariance between direct and maternal additive genetic effects, σ_{pe}^2 is the maternal permanent environmental variance, σ_e^2 is the residual variance, σ_p^2 is the phenotypic variance, -2logL is the variance of minus twice the logarithm of the likelihood.

coeficientes de variación para los pesos al destete y al año fueron similares, pero ligeramente mayores que el coeficiente de variación para peso al nacimiento.

Los estimadores de los componentes de (co)varianza, junto con los valores de la varianza de menos dos veces el logaritmo de la verosimilitud (-2logL), y

3) was added, a substantial decrease ($P<0.01$) in -2logL (from 357,820 to 357,601 or 357,544) compared to Model 1 occurred, showing the influence of these effects on birth weight. Therefore, maternal effects were determined to be important for birth weight. The estimate of maternal permanent environmental variance for Model 2, and the estimate of maternal additive

Cuadro 4. Estimadores de parámetros genéticos para peso al nacimiento (BW), peso al destete ajustado a 205 días (WW) y peso al año ajustado a 365 días (YW) de bovinos Charolais y Charbray mexicanos de registro obtenidos con seis modelos diferentes

Table 4. Estimates of genetic parameters for birth weight (BW), weaning weight adjusted to 205 d (WW), and yearling weight adjusted to 365 d (YW) of Mexican registered Charolais and Charbray cattle obtained with six different models

	Model					
	1	2	3	4	5	6
----- BW -----						
h_a^2	0.26 ± 0.007	0.21 ± 0.008	0.21 ± 0.008	0.20 ± 0.008	0.36 ± 0.015	0.36 ± 0.015
h_m^2	-	-	0.05 ± 0.004	0.03 ± 0.005	0.17 ± 0.009	0.13 ± 0.010
c_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.18	-0.17
r_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.72 ± 0.08	-0.78 ± 0.09
c^2	-	0.053 ± 0.004	-	0.028 ± 0.005	-	0.042 ± 0.006
e^2	0.74 ± 0.007	0.73 ± 0.007	0.75 ± 0.007	0.74 ± 0.007	0.65 ± 0.012	0.64 ± 0.012
h_t^2	0.26	0.21	0.23	0.22	0.18	0.17
----- WW -----						
h_a^2	0.23 ± 0.008	0.15 ± 0.008	0.14 ± 0.008	0.14 ± 0.008	0.27 ± 0.015	0.27 ± 0.015
h_m^2	-	-	0.08 ± 0.004	0.04 ± 0.006	0.22 ± 0.010	0.15 ± 0.012
c_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.18	-0.16
r_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.76 ± 0.08	-0.81 ± 0.10
c^2	-	0.088 ± 0.005	-	0.056 ± 0.006	-	0.060 ± 0.007
e^2	0.77 ± 0.008	0.76 ± 0.007	0.78 ± 0.007	0.77 ± 0.007	0.69 ± 0.011	0.69 ± 0.011
h_t^2	0.23	0.15	0.18	0.16	0.11	0.10
----- YW -----						
h_a^2	0.23 ± 0.011	0.18 ± 0.012	0.18 ± 0.012	0.18 ± 0.012	0.30 ± 0.020	0.30 ± 0.020
h_m^2	-	-	0.04 ± 0.006	0.02 ± 0.007	0.17 ± 0.014	0.12 ± 0.016
c_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.17	-0.16
r_{am}	-	-	0.00	0.00	-0.74 ± 0.12	-0.81 ± 0.14
c^2	-	0.053 ± 0.006	-	0.037 ± 0.008	-	0.045 ± 0.009
e^2	0.77 ± 0.011	0.76 ± 0.011	0.78 ± 0.011	0.77 ± 0.011	0.70 ± 0.015	0.69 ± 0.015
h_t^2	0.23	0.18	0.20	0.19	0.14	0.13

h_a^2 is the direct heritability, h_m^2 is the maternal heritability, c_{am} is the genetic covariance between direct and maternal effects as a proportion of phenotypic variance, r_{am} is the genetic correlation between direct and maternal effects, c^2 is the maternal permanent environmental variance as a proportion of phenotypic variance, e^2 is the residual variance as a proportion of phenotypic variance, h_t^2 is the total heritability.

los estimadores de los parámetros genéticos obtenidos con los seis diferentes modelos animal para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y peso al año ajustado a 365 días, se resumen en los Cuadros 3 y 4, respectivamente.

Peso al nacimiento

Cuando el efecto del ambiente permanente (Modelo 2) o el efecto genético aditivo materno (Modelo 3) fue incluido, ocurrió una disminución sustancial ($P < 0.01$) en $-2\log L$ (de 357,820 a 357,601 o 357,544) comparado con el Modelo 1, mostrando la influencia de estos dos efectos sobre el peso al nacimiento. Por lo tanto, se determinó que los efectos maternos fueron importantes para peso al nacimiento. El estimador de la varianza del ambiente materno permanente del Modelo 2, y el estimador de la varianza genética aditiva materna del Modelo 3 explicaron 5.3 y 5.0 % de la varianza fenotípica para peso al nacimiento, respectivamente. El estimador de la varianza genética aditiva directa del Modelo 1 fue 24 y 27 % mayor que los estimadores correspondientes de los Modelos 2 y 3, respectivamente. Consecuentemente, los estimadores de heredabilidad directa para peso al nacimiento también fueron sobreestimados con el Modelo 1, comparado con los estimadores correspondientes de los Modelos 2 y 3, los cuales proporcionaron iguales estimadores de heredabilidad directa (0.21). El estimador de la heredabilidad total obtenido con el Modelo 1 fue mayor que los estimadores de la heredabilidad total obtenidos con los Modelos 2 y 3 (0.26 *vs* 0.21 y 0.23).

Cuando los efectos maternos (genético aditivo y ambiental permanente) fueron incluidos simultáneamente en el Modelo 4, ocurrió una mayor reducción en $-2\log L$ ($P < 0.01$; 357,511 *vs* 357,820), el estimador de la varianza genética aditiva directa (3.09 *vs* 4.00 kg²) y el estimador de la heredabilidad directa (0.20 *vs* 0.26), comparado con el Modelo 1. Se ha argumentado⁽³⁵⁾ que si existen efectos maternos, pero no son tomados en cuenta, el estimador de la varianza genética aditiva directa incluirá por lo menos parte de la varianza materna; por lo tanto, los estimadores de la heredabilidad directa disminuyen cuando se

genetic variance for Model 3 explained 5.3 and 5.0 % of the total phenotypic variance for birth weight, respectively. The estimate of the direct additive genetic variance for Model 1 was 24 and 27 % greater than corresponding estimates for Models 2 and 3, respectively. Consequently, estimates of direct heritability for birth weight were also overestimated with Model 1 compared with corresponding estimates for Models 2 and 3, which gave equal estimates of direct heritability (0.21). The estimate of total heritability for Model 1 was greater than the estimates of total heritability for Models 2 and 3 (0.26 *vs* 0.21 and 0.23).

When maternal effects (additive genetic and permanent environmental) were included simultaneously in Model 4, a greater reduction in $-2\log L$ ($P < 0.01$; 357,511 *vs* 357,820), estimate of the direct additive genetic variance (3.09 *vs* 4.00 kg²), and estimate of direct heritability (0.20 *vs* 0.26) occurred compared to Model 1. Bahreini Behzadi *et al.*⁽³⁵⁾ argued that if maternal effects are present but not considered, the estimate of the direct additive genetic variance will include at least part of the maternal variance; therefore, estimates of direct heritability will decrease when maternal effects are included. Estimates of maternal additive genetic variance and maternal permanent environmental variance obtained with Model 4 were similar (0.46 and 0.42 kg², respectively), but smaller than corresponding estimates obtained with Models 2 (0.81 kg²) and 3 (0.73 kg²), indicating that these last estimates of genetic parameters were overestimated.

Compared with Model 1, the most complete model (Model 6) substantially reduced ($P < 0.01$) the $-2\log L$ (357,820 *vs* 357,051), providing the best fit to birth weight data. This comparison shows that Model 1 yielded a smaller estimate of the direct additive genetic variance than Model 6, in contrast with results from previous studies^(9,28,36); however, the estimate of the residual variance for Model 1 was greater than the corresponding estimate for Model 6. The estimate of total heritability for Model 6 was 52.9 % smaller than the estimate of total heritability for Model 1. This

incluyen los efectos maternos. Los estimadores de la varianza genética aditiva materna y de la varianza del ambiente materno permanente obtenidos con el Modelo 4 fueron similares (0.46 y 0.42 kg², respectivamente), pero menores que los estimadores correspondientes obtenidos con los Modelos 2 (0.81 kg²) y 3 (0.73 kg²), indicando que estos últimos estimadores de parámetros genéticos fueron sobreestimados.

Comparado con el Modelo 1, el modelo más completo (Modelo 6) sustancialmente redujo ($P < 0.01$) $-2\log L$ (357,820 vs 357,051), proporcionando el mejor ajuste para los datos de peso al nacimiento. Esta comparación muestra que el Modelo 1 produjo un menor estimador de la varianza genética aditiva directa que el Modelo 6, en contraste con los resultados de estudios previos^(9,28,36); sin embargo, el estimador de la varianza residual del Modelo 1 fue mayor que el estimador correspondiente del Modelo 6. El estimador de la heredabilidad total del Modelo 6 fue 52.9 % menor que el estimador de la heredabilidad total del Modelo 1. Esta considerable reducción se debió a la alta magnitud absoluta (-0.78; Cuadro 4) del estimador de la correlación genética entre efectos directos y maternos obtenidos con el Modelo 6.

El estimador de la heredabilidad directa para peso al nacimiento fue del 36 % con el mejor modelo. Meyer⁽³⁷⁾ obtuvo un menor estimador (0.21) para bovinos Charolais en Australia. Trabajando con la misma raza productora de carne, Grotheer *et al*⁽³⁸⁾ y Phocas y Laloë⁽³⁹⁾ reportaron similares estimadores de heredabilidad directa para peso al nacimiento (0.38, 0.33). En contraste con el presente estimador, se han reportado mayores estimadores de heredabilidad directa (0.54, 0.55, 0.45) para bovinos Charolais criados en Brasil⁽⁴⁰⁾, Canadá⁽⁴¹⁾ y Suiza⁽⁴²⁾. El estimador de heredabilidad para efectos maternos obtenido con el mejor modelo (0.13) es comparable con, y está dentro del intervalo de estimadores (0.11 a 0.18) reportados por otros⁽³⁹⁻⁴³⁾ para bovinos Charolais. El estimador de la correlación genética entre

considerable reduction was due to the high absolute magnitude (-0.78; Table 4) of the estimate of the genetic correlation between direct and maternal effects obtained with Model 6.

The direct heritability for birth weight was estimated to be 0.36 with the best model. Meyer⁽³⁷⁾ obtained a lower estimate (0.21) for Charolais cattle in Australia. Working with the same beef producing breed, Grotheer *et al*⁽³⁸⁾ and Phocas and Laloë⁽³⁹⁾ reported similar estimates of direct heritability for birth weight (0.38, 0.33). In contrast to the present estimate, greater estimates of direct heritability (0.54, 0.55, 0.45) have been reported for Charolais cattle reared in Brazil⁽⁴⁰⁾, Canada⁽⁴¹⁾ and Sweden⁽⁴²⁾. The estimated heritability for maternal effects obtained with the best model (0.13) is comparable to and within the range of estimates (0.11 to 0.18) reported by others⁽³⁹⁻⁴³⁾ for Charolais cattle. The estimate of the genetic correlation between direct and maternal genetic effects for birth weight was -0.78, which is stronger than estimates obtained in other countries for the Charolais breed^(38,39,41,42). Ríos-Utrera⁽⁴⁴⁾ reported that estimates of the genetic correlation between direct and maternal effects for birth weight ranged from -1.05 to 0.99. Strong genetic correlations between direct and maternal effects imply slower genetic progress. However, the magnitude of our correlation estimate could be the result of the absence of some effects in the model (e.g., sire x herd interaction).

Weaning weight adjusted to 205 days

Significant reductions in $-2\log L$ ($P < 0.01$) from Models 1 through 6 indicate that weaning weight adjusted to 205 d was significantly influenced by maternal genetic and permanent environmental effects, as occurred with birth weight. Including permanent environmental effects in Model 2 decreased the direct additive genetic variance by 55 kg², in relation to Model 1. Similarly, in Model 3, the addition of the maternal additive genetic component reduced the direct additive genetic variance by 59 kg². Contrasted with Model 1, Model 2 showed for direct heritability a decrease

efectos genéticos directos y maternos para peso al nacimiento fue -0.78, el cual es mayor que los estimadores obtenidos en otros países para la raza Charolais^(38,39,41,42). Ríos-Utrera⁽⁴⁴⁾ reportó que los estimadores de la correlación genética entre efectos directos y maternos para peso al nacimiento variaron de -1.05 a 0.99. Altas correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos implican un progreso genético lento. Sin embargo, la magnitud de nuestro estimador de la correlación pudo ser el resultado de la ausencia de algunos efectos en el modelo (e.g., interacción semental x hato).

Peso al destete ajustado a 205 días

Las reducciones significativas en $-2\log L$ ($P < 0.01$) de los Modelos 1 al 6 indican que el peso al destete ajustado a 205 días fue significativamente influenciado por efectos genéticos maternos y ambientales permanentes, como ocurrió con el peso al nacimiento. La inclusión del efecto del ambiente permanente en el Modelo 2 disminuyó 55 kg² la varianza genética aditiva directa, en relación con el Modelo 1. De forma similar, en el Modelo 3 la adición del componente genético aditivo materno redujo 59 kg² la varianza genética aditiva directa. Comparados con el Modelo 1, los Modelos 2 y 3 mostraron una disminución de la heredabilidad directa, de 0.23 a 0.15 y 0.14. La comparación entre los Modelos 3 (modelo animal con efectos genéticos maternos) y 4 (modelo animal con efectos genético materno y ambiental permanente) mostró que el estimador de la heredabilidad materna disminuyó de 0.08 (Modelo 3) a 0.04 (Modelo 4). La inclusión de la covarianza entre efectos genéticos directos y maternos (Modelos 5 y 6) resultó en altos estimadores (valores absolutos) de correlaciones genéticas (-0.76 y -0.81, respectivamente), y causó que las heredabilidades directa y materna aumentaran y que $-2\log L$ disminuyera dramáticamente. Este fenómeno ha sido observado en otros estudios similares con bovinos productores de carne^(9,11,38,45,46) y ha sido atribuido a grandes covarianzas de muestreo o a la presencia de una covarianza madre-cría no considerada en el modelo⁽³⁷⁾. Cuando se incluyó la covarianza entre efectos directos y maternos

from 0.23 to 0.15 and from 0.23 to 0.14 for Model 3. The comparison between Models 3 (animal model with maternal genetic effects) and 4 (animal model with maternal genetic plus permanent environmental effects) showed that the maternal heritability estimate decreased from 0.08 (Model 3) to 0.04 (Model 4). Inclusion of a covariance between direct and maternal additive genetic effects (Models 5 and 6) resulted in large (absolute value) estimates of genetic correlations (-0.76 and -0.81, respectively), and caused that both direct and maternal heritabilities augmented and $-2\log L$ decreased dramatically. This phenomenon has been observed in other similar studies with beef cattle^(9,11,38,45,46) and had been attributed to large sampling covariances or the presence of a dam-offspring covariance not accounted for by the model⁽³⁷⁾. When a covariance between direct and maternal effects was taken into account (Models 5 and 6), estimates of total heritability for weaning weight adjusted to 205 days decreased, compared with models that did not allow for such covariance (Models 1, 2, 3, and 4). The most suitable model (Model 6) indicates that genetic maternal effects were more important than permanent environmental effects.

The estimate of direct heritability for weaning weight adjusted to 205 d (0.27) was smaller than corresponding estimate for birth weight. For American and Canadian Charolais cattle, Donoghue and Bertrand⁽⁴¹⁾ estimated direct heritabilities of 0.25 and 0.27 for weaning weight adjusted to 205 d, which are similar to the present estimate obtained with the full model. The estimated maternal heritability was 0.15 for Model 6. Similar estimates have been reported for American⁽⁵⁾, French⁽⁴⁷⁾ and New Zealand⁽⁴¹⁾ Charolais cattle. The estimated maternal permanent environmental variance for weaning weight adjusted to 205 d accounted for 6 % of the estimate of phenotypic variance and was much smaller than the estimate of maternal heritability.

Yearling weight adjusted to 365 days

Although maternal effects for yearling weight adjusted to 365 d were relatively less important,

(Modelos 5 y 6), los estimadores de heredabilidad total para peso al destete ajustado a 205 días disminuyeron, comparado con los modelos que no incluyeron dicha covarianza (Modelos 1, 2, 3 y 4). El modelo más apropiado (Modelo 6) indica que los efectos genéticos maternos fueron más importantes que los efectos ambientales permanentes.

El estimador de la heredabilidad directa para peso al destete ajustado a 205 días (0.27) fue menor que el estimador correspondiente para peso al nacimiento. Para bovinos Charolais estadounidenses y canadienses, Donoghue y Bertrand⁽⁴¹⁾ estimaron heredabilidades directas de 0.25 y 0.27 para peso al destete ajustado a 205 días, las cuales son similares al presente estimador obtenido con el modelo completo. La heredabilidad materna estimada con el Modelo 6 fue de 0.15. Estimadores similares han sido reportados para bovinos Charolais estadounidenses⁽⁵⁾, franceses⁽⁴⁷⁾ y neozelandeses⁽⁴¹⁾. El estimador de la varianza del ambiente materno permanente para peso al destete ajustado a 205 días explicó 6 % del estimador de la varianza fenotípica, y fue mucho menor que el estimador de la heredabilidad materna.

Peso al año ajustado a 365 días

Aunque los efectos maternos para peso al año ajustado a 365 días fueron relativamente menos importantes, estos siguieron siendo evidentes después del destete (efecto residual). La comparación de los estimadores de los Modelos 1 y 2, y de los Modelos 1 y 3 indica que la adición de los efectos genético aditivo materno y ambiental permanente causó la disminución del estimador de la heredabilidad directa de 0.23 a 0.18, menos que para peso al destete ajustado a 205 días. La prueba de razón de verosimilitudes fue significativa ($P < 0.01$) para los Modelos 1 y 2, y para los Modelos 1 y 3. La inclusión simultánea de los efectos genético aditivo materno y ambiental permanente en el Modelo 4 resultó en pequeñas reducciones de ambas fracciones de dichos efectos maternos, en relación con los Modelos 2 y 3; sin embargo, los estimadores de heredabilidad directa obtenidos con los Modelos 2, 3 y 4 fueron de la misma magnitud (0.18). Los

they remained evident after weaning (“carry over” effect). Comparison of estimates for Models 1 and 2, and for Models 1 and 3 indicated that addition of maternal additive genetic and permanent environmental effects decreased the estimate of direct heritability from 0.23 to 0.18, less than for weaning weight adjusted to 205 d. The likelihood ratio test was significant ($P < 0.01$) for Models 1 and 2, and Models 1 and 3. Simultaneous inclusion of maternal additive genetic and permanent environmental effects in Model 4 resulted in little reductions of both fractional maternal effects, relative to Models 2 and 3; however, estimates of direct heritability with Models 2, 3 and 4 were of the same magnitude (0.18). Estimates of genetic parameters were similar for Models 5 and 6, although the $-2\log L$ values showed that Model 6 was a better fit for the data ($P < 0.01$). An estimate of 0.30 was obtained for direct heritability with Model 6. This estimate is similar to the values of 0.32 and 0.33 reported for Australian⁽³⁷⁾ and German⁽³⁸⁾ Charolais cattle. A low value (0.12) of estimate of maternal heritability was obtained for yearling weight adjusted to 365 d. Direct and maternal genetic effects for yearling weight adjusted to 365 d were estimated to be strongly correlated (-0.81).

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

Across models, estimates of direct heritability were greater for birth weight than corresponding estimates for weaning and yearling weights. Estimates of maternal heritability for weaning weight were greater than corresponding estimates for birth and yearling weights. On the other hand, direct additive genetic effects were more important than maternal effects (genetic and permanent environmental) to determine the three traits evaluated. Comparison of the different animal models showed that a model which included direct and maternal genetic effects, their correlation, and permanent environmental effects is recommended for estimation of expected progeny differences for birth weight, weaning weight adjusted to 205 d and yearling weight adjusted to 365 d of Mexican

estimadores de los parámetros genéticos fueron similares para los Modelos 5 y 6, aunque los valores de $-2\log L$ mostraron que el Modelo 6 ajustó mejor los datos ($P < 0.01$). Con el Modelo 6 se obtuvo un estimador de heredabilidad directa de 0.30. Este estimador es similar a los valores de 0.32 y 0.33 reportados para bovinos Charolais australianos⁽³⁷⁾ y alemanes⁽³⁸⁾. La heredabilidad materna para peso al año ajustado a 365 días tuvo un valor bajo (0.12). Los efectos genéticos directos y maternos para peso al año ajustado a 365 días estuvieron fuertemente correlacionados (-0.81).

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

Con cada modelo, los estimadores de heredabilidad directa para peso al nacimiento fueron mayores que los estimadores correspondientes para peso al destete y al año. Los estimadores de heredabilidad materna para peso al destete fueron mayores que los estimadores correspondientes para peso al nacimiento y peso al año. Por otro lado, los efectos genéticos aditivos directos fueron más importantes que los efectos maternos (genético y ambiental permanente) para determinar las tres características evaluadas. La comparación de los diferentes modelos animal mostró que el modelo que incluyó efectos genéticos directos y maternos, su correlación, y efectos del ambiente permanente es recomendable para la estimación de diferencias esperadas en la progenie para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y peso al año ajustado a 365 días de bovinos Charolais y Charbray mexicanos. El progreso genético podría ser lento debido al fuerte antagonismo entre los efectos genéticos directos y maternos; sin embargo, dicho antagonismo pudo ser consecuencia de efectos adicionales presentes en los datos, tales como la interacción semental x ambiente o una covarianza ambiental negativa entre las madres y su descendencia.

LITERATURA CITADA

1. Meyer K, Carrick MJ, Donnelly BJP. Genetic parameters for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. *J Anim Sci* 1993;71:2614-2622.

Charolais and Charbray cattle. Genetic progress would be lessened by the strong antagonism between direct and maternal genetic effects; however, such antagonism may be a consequence of other effects in the data, such as sire x environment interaction and negative environmental covariance between dams and their offspring.

End of english version

2. Swalve HH. Estimation of direct and maternal (co)variance components for growth traits in Australian Simmental beef cattle. *J Anim Breed Genet* 1993;110:241-252.
3. Eler JP, Van Vleck LD, Ferraz JB, Lobo RB. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J Anim Sci* 1995;73:3253-3258.
4. Berweger Baschnagel M, Moll J, Künzi N. Comparison of models to estimate maternal effects for weaning weight of Swiss Angus cattle fitting a sire x herd interaction as an additional random effect. *Livest Prod Sci* 1999;60:203-208.
5. Duangjinda M, Bertrand JK, Misztal I, Druet T. Estimation of additive and nonadditive genetic variances in Hereford, Gelbvieh, and Charolais by Method R. *J Anim Sci* 2001;79:2997-3001.
6. Eriksson S, Näsholm A, Johansson K, Philipsson J. Sex-specific genetic parameters for field recorded birth weight of beef calves. In: *Proc 7th World Congr Genet Appl Livest Prod. Montpellier, France [CD-ROM]. Session 02, Breeding ruminants for meat production. 2002;(02-25).*
7. Pico BA, Naser FWC, van Wyk JB. Genetic parameters for growth traits in South African Brahman cattle. *S Afr J Anim Sci* 2004;34(Suppl 2):44-46.
8. van Niekerk M, Naser FWC. Genetic parameters for growth traits in South African Limousin cattle. *S Afr J Anim Sci* 2006;36(5, Suppl 1):6-9.
9. Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest Prod Sci* 1992;31:179-204.
10. Robinson DL. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livest Prod Sci* 1996;45:111-122.
11. Gutiérrez JP, Canon J, Goyache F. Estimation of direct and maternal genetic parameters for preweaning traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed through animal and sire models. *J Anim Breed Genet* 1997;114:261-266.
12. Ferreira GB, MacNeil MD, Van Vleck LD. Variance components and breeding values for growth traits from different statistical models. *J Anim Sci* 1999;77:2641-2650.
13. Mwansa PB, Kemp RA, Crews DH, Kastelic JP, Bailey DRC, Coulter GH. Comparison of models for genetic evaluation of scrotal circumference in crossbred bulls. *J Anim Sci* 2000;78:275-282.

14. Rump JM, Koch RM, Gregory KE, Cundiff LV, Van Vleck LD. Comparison of models for estimation of genetic parameters for mature weight of Hereford cattle. *J Anim Sci* 2002;80:583-590.
15. Knackfuss FB, Razook AG, Mercadante MEZ, Cyrillo JNSG, Figueiredo LA, Tonhati H. Seleção para peso pós-desmama em um rebanho Gir. 2. Estimativas de variâncias e parâmetros genéticos dos efeitos direto e materno para características de crescimento. *R Bras Zootec* 2006;35(3):726-732.
16. Hoque MA, Arthur PF, Hiramoto K, Gilmour AR, Oikawa T. Variance components due to direct genetic, maternal genetic and permanent environmental effect for growth and feed efficiency traits in young male Japanese Black cattle. *J Anim Breed Genet* 2007;124:102-107.
17. Al-Shorepy SA, Notter DR. Genetic variation and covariation for ewe reproduction, lamb growth, and lamb scrotal circumference in a fall-lambing sheep flock. *J Anim Sci* 1996;74:1490-1498.
18. Cloete SWP, Scholtz AJ. Environmental effects, heritability estimates and genetic trends in a Western Cape Dohne Merino nucleus flock. *S Afr J Anim Sci* 1998;28(3/4):185-195.
19. Abegaz S, van Wyk JB, Olivier JJ. Model comparisons and genetic and environmental parameter estimates of growth and the Kleiber ratio in Horro sheep. *S Afr J Anim Sci* 2005;35(1):30-40.
20. Ekiz B. Estimates of maternal effects for pre- and post-weaning daily gain in Turkish Merino lambs. *Turk J Vet Anim Sci* 2005;29:399-407.
21. Rashidi A, Mokhtari MS, Safi Jahanshahi A, Mohammad Abadi MR. Genetic parameter estimates of pre-weaning growth traits in Kermani sheep. *Small Rum Res* 2008;74:165-171.
22. Ferraz JBS, Johnson RK. Animal model estimation of genetic parameters and response to selection for litter size and weight, growth, and backfat in closed seedstock populations of Large White and Landrace swine. *J Anim Sci* 1993;71:850-858.
23. Ruíz-Flores A, Johnson RK. Direct and correlated responses to two-stage selection for ovulation rate and number of fully formed pigs at birth in swine. *J Anim Sci* 2001;79:2286-2297.
24. Wittenburg D, Guiard V, Teuscher F, Reinsch N. Comparison of statistical models to analyse the genetic effect on within-litter variance in pigs. *Animal* 2008;2(11):1559-1568.
25. BIF. Beef Improvement Federation. Guidelines for uniform beef improvement programs. 8th ed. The University of Georgia, Athens. 2002.
26. Akbas Y, Brotherstone S, Hill WG. Animal model estimation of non-additive genetic parameters in dairy cattle, and their effect on heritability estimation and breeding value prediction. *J Anim Breed Genet* 1993;110:105-113.
27. Dickerson GE. Inbreeding and heterosis in animals. In: Proceedings of animal breeding and genetics symposium in honor of Dr. Jay L. Lush. Champaign, IL, Am Soc Anim Sci 1973:54-77.
28. Demeke S, Naser FWC, Schoeman SJ. Variance components and genetic parameters for early growth traits in a mixed population of purebred *Bos indicus* and crossbred cattle. *Livest Prod Sci* 2003;84:11-21.
29. Graser HU, Smith SP, Tier B. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by Restricted Maximum Likelihood. *J Anim Sci* 1987;64:1362-1370.
30. Boldman KG, Kriese LA, Van Vleck LD, Van Tassell CP, Kachman SD. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT). USDA, ARS, Washington, DC. 1995.
31. Johnson DL, Thompson R. Restricted maximum likelihood estimation of variance components for univariate animal models using sparse matrix techniques and average information. *J Dairy Sci* 1995;78:449-456.
32. Dodenhoff J, Van Vleck LD, Kachman SD, Koch RM. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. *J Anim Sci* 1998;76:2521-2527.
33. Willham RL. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J Anim Sci* 1972;35:1288-1293.
34. SAS. SAS/STAT User's Guide (Release 8.20). Cary, NC, USA. SAS Inst. Inc. 2001.
35. Bahreini Behzadi MR, Shahroudi FE, Van Vleck LD. Estimates of genetic parameters for growth traits in Kermani sheep. *J Anim Breed Genet* 2007;124:296-301.
36. Ferraz Filho PB, Ramos AA, Silva LOC, Souza JC, Alencar MM. Alternative animal models to estimate heritabilities and genetic correlations between direct and maternal effects of pre and post-weaning weights of Tabapua cattle. *Arch Latinoam Prod Anim* 2004;12(3):119-125.
37. Meyer K. Estimates of covariance components for growth traits of Australian Charolais cattle. *Aust J Agric Res* 1993;44:1501-1508.
38. Grotheer VV, Röhe R, Kalm E. Entwicklung einer zuchtwertschätzung für fleischrinder in Deutschland. 2. Mitteilung: Schätzung genetischer parameter. *Züchtungskunde* 1997;69:349-365.
39. Phocas F, Laloë D. Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds. *Livest Prod Sci* 2004;89:121-128.
40. Fernandes HD, Ferreira GBB, Rorato PRN. Tendências e parâmetros genéticos para características pré-desmama em bovinos da raça Charolês criados no Rio Grande do Sul. *Rev Bras Zootec* 2002;31(Suppl 1):321-330.
41. Donoghue KA, Bertrand JK. Investigation of genotype by country interactions for growth traits for Charolais populations in Australia, Canada, New Zealand and USA. *Livest Prod Sci* 2004;85:129-137.
42. Eriksson S, Näsholm A, Johansson K, Philipsson J. Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first and later parities. *J Anim Sci* 2004;82:375-383.
43. Trus D, Wilton JW. Genetic parameters for maternal traits in beef cattle. *Can J Anim Sci* 1988;68:119-128.
44. Ríos-Utrera A. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. *Revisión. Tec Pecú Mex* 2008;46(1):37-67.
45. Haile-Mariam M, Kassa-Mersha H. Estimates of direct and maternal (co)variance components of growth traits in Boran cattle. *J Anim Breed Genet* 1995;112:43-52.

46. Domínguez-Viveros J, Rodríguez-Almeida FA, Ortega-Gutiérrez JA, Flores-Mariñelarena A. Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. *Agrociencia* 2009;43:107-117.
47. Fouilloux MN, Renand G, Laloë D. Genetic evaluation using commercial carcass data in French beef cattle. In: Proc. 7th World Congr Genet Appl Livest Prod. Montpellier, France [CD-ROM]. Session 02. Breeding ruminants for meat production. 2002;(02-20).