

SELECCIÓN DE MODELOS, PARÁMETROS GENÉTICOS Y TENDENCIAS GENÉTICAS EN LAS EVALUACIONES GENÉTICAS NACIONALES DE BOVINOS BRANGUS Y SALERS

MODEL SELECTION, GENETIC PARAMETERS AND GENETIC TRENDS IN NATIONAL GENETIC EVALUATIONS OF BRANGUS AND SALERS CATTLE

Joel Domínguez-Viveros*, Felipe A. Rodríguez-Almeida, Juan A. Ortega-Gutiérrez, Alberto Flores-Mariñelarena

Facultad de Zootecnia de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Periférico Francisco R. Almada Km. 1. 31031. Chihuahua, Chihuahua. México (frodrigu@uach.mx); (joeldguezviveros@yahoo.com.mx)

RESUMEN

Los objetivos del presente estudio fueron definir modelos estadísticos para las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Salers (SL) y Brangus (BR), estimar parámetros genéticos, y predecir valores genéticos (vgd=directos, vgm=maternos) y analizar sus tendencias. Las variables estudiadas fueron los pesos al nacimiento (PN; SL=3583, BR=17107) y al destete ajustado a 205 d (PD; SL=3518, BR=16119), utilizando los pedigrís de las Asociaciones Mexicanas de Criadores de SL (n=10531) y BR (n=35894). La definición de modelo se inició con un modelo mixto completo que incluyó el efecto fijo de año-época-sexo-rancho, más la covariable edad de la vaca. Como aleatorios el modelo incluyó los efectos genéticos directos y maternos, la covarianza entre éstos y los efectos maternos de ambiente permanente. La selección del mejor modelo fue realizada con proporción de verosimilitudes, criterios de información de Akaike y de Schwarz. Los resultados de selección de modelos coinciden con las tres metodologías usadas. En BR el modelo completo fue seleccionado para PN y PD. En SL para PN el modelo seleccionado incluyó los efectos genéticos directos y maternos, más la covarianza entre ellos; mientras que para PD el modelo seleccionado consideró los efectos genéticos directos y maternos, más maternos de ambiente permanente. El rango para las heredabilidades directas con base en los modelos seleccionados fue 0.13 a 0.20, y para las heredabilidades maternas fue 0.4 a 0.8. Las tendencias de los vgd para PN y vgm para PD fueron negativas en ambas razas: $-0.01 \text{ kg año}^{-1}$ y $-0.21 \text{ kg año}^{-1}$ en BR; $-0.02 \text{ kg año}^{-1}$ y $-0.03 \text{ kg año}^{-1}$ en SL. Para PD en BR los vgd presentaron tendencia positiva (0.33 kg año^{-1}). Se recomienda seleccionar los modelos más adecuados antes de las evaluaciones genéticas. Además, se requiere un análisis estratégico de las implicaciones de las tendencias genéticas negativas observadas en los vgm de PD.

Palabras clave: Brangus, evaluaciones genéticas, modelos mixtos, parámetros genéticos, Salers, tendencias genéticas.

ABSTRACT

The objectives of the present study were to define statistical models for the national genetic evaluations of Salers (SL) and Brangus (BR) cattle, to estimate genetic parameters, and to predict genetic values (dgv=direct; mgv=maternal) and analyze their trends. The variables studied were the weights at birth (BW; SL=3583, BR=17107) and at weaning adjusted to 205 d (WW; SL=3518, BR=16119), using pedigrees from the Mexican Associations of SL (n=10531) and BR (n=35894) Breeders. The definition of the model started with a complete mixed model that included the fixed effect of year-season-sex-herd, plus the covariable age of the cow. As random, the model included the direct and maternal genetic effects, covariance between them and the permanent environment maternal effects. Selection of the best model was carried out with likelihood ratio tests, Akaike and Schwartz information criteria. The results of the selection of model coincide with the three methodologies used. In BR, the complete model was selected for BW and WW. In SL, the model selected for BW included the direct and maternal genetic effects, plus the covariance between them; while for WW, the model selected considered the direct and maternal genetic effects, plus the permanent environment maternal effects. The range for direct heritability based on the models selected was 0.13 to 0.20, and for the maternal heritabilities it was 0.4 to 0.8. Trends of dgv for BW and mgv for WW were negative in both breeds: $-0.01 \text{ kg year}^{-1}$ and $-0.21 \text{ kg year}^{-1}$ in BR; $-0.02 \text{ kg year}^{-1}$ and $-0.03 \text{ kg year}^{-1}$ in SL. For WW in BR the dgv presented a positive trend ($0.33 \text{ kg year}^{-1}$). It is recommended to select the most adequate models before genetic evaluations. Also, a strategic analysis is required for the implications of negative genetic trends observed in mgv for WW.

Keywords: Brangus, genetic evaluations, mixed models, genetic parameters, Salers, genetic trends.

INTRODUCTION

Identifying genetically superior individuals allows improving the efficiency of production and desirable characteristics for the final livestock product. The

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.
Recibido: Noviembre, 2007. Aprobado: Agosto, 2008.
Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 43: 107-117. 2009.

INTRODUCCIÓN

La identificación de individuos superiores genéticamente permite mejorar la eficiencia de producción y características deseables para el producto pecuario final. El uso de criterios objetivos de selección en bovinos, como las predicciones de valores genéticos, requiere caracterizar el ganado de acuerdo con las influencias genéticas y no genéticas, y considerarlas en el modelo de evaluación (Meyer 1992; Ferreira *et al.*, 1999; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003a). En México se han implementado programas nacionales de evaluaciones genéticas en poblaciones de bovinos para carne (Rosales-Alday *et al.*, 2004a; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007; Ríos-Utrera *et al.*, 2007). Sin embargo, no se han reportado estudios relacionados con poblaciones de bovinos Brangus y Salers en sistemas de producción mexicanos.

En el desarrollo de evaluaciones genéticas, ignorar o especificar incorrectamente un efecto fijo puede generar predicciones sesgadas de los valores genéticos. Aunque esto no ocurre al ignorar alguno de los efectos aleatorios en los modelos, sí aumenta la varianza de predicción, y consecuentemente se reduce la respuesta a la selección (Henderson, 1975). En la evaluación genética de características de crecimiento un aspecto esencial es el conocimiento de la importancia relativa de los efectos genéticos aditivos directos y maternos (Eler *et al.*, 1995; Doderhoff *et al.*, 1999a; Bijma, 2006). Así mismo, para analizar los efectos y trascendencia de la selección realizada por los criadores, es importante evaluar las tendencias de los valores genéticos a través del tiempo (Cunningham y Klei, 1995; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003b; Rosales-Alday *et al.*, 2004b). Por tanto, los objetivos del presente estudio fueron definir el modelo estadístico más apropiado para las evaluaciones genéticas de bovinos Salers y Brangus en México, estimar y comparar componentes de (co)varianza y parámetros genéticos, y predecir valores genéticos y analizar sus tendencias a través del tiempo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las Asociaciones Mexicanas de Criadores de Ganado Salers y Brangus, en colaboración con la Facultad de Zootecnia de la Universidad Autónoma de Chihuahua, han implementado las evaluaciones genéticas nacionales de esas razas en México (Domínguez-Viveros *et al.*, 2007a; Domínguez-Viveros *et al.*, 2007b). En el presente trabajo, las variables estudiadas fueron los pesos al nacimiento (PN) y al destete ajustado a 205 d (PD). En el Cuadro 1 se especifican estadísticos descriptivos de la información utilizada. Para la selección del modelo con mejor ajuste se evaluaron tres submodelos a partir del siguiente modelo animal univariado completo:

use of objective selection criteria in cattle, such as the prediction of genetic values, requires characterizing cattle according to genetic and non-genetic influences, and considering them in the evaluation model (Meyer, 1992; Ferreira *et al.*, 1999; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003a). In México, national genetic evaluation programs have been implemented in populations of beef cattle (Rosales-Alday *et al.*, 2004a; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007; Ríos-Utrera *et al.*, 2007). However, no studies have been reported related to Brangus and Salers cattle populations in Mexican production systems.

In the development of genetic evaluations, to ignore or incorrectly specify a fixed effect can result in biased predictions for the genetic values. Although this does not happen when ignoring one of the random effects in the models, it does increase the variance of prediction, and consequently the response to selection is reduced (Henderson, 1975). In the genetic evaluation of growth characteristics, an important issue is the knowledge of the relative importance of the direct and maternal additive genetic effects (Eler *et al.*, 1995; Doderhoff *et al.*, 1999a; Bijma, 2006). Likewise, in order to analyze the effects and transcendence of the selection carried out by breeders, it is important to evaluate the trends of genetic values over time (Cunningham and Klei, 1995; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003b; Rodales-Alday *et al.*, 2004b). Therefore, the objectives of the present study were to define the most appropriate statistical model for genetic evaluations of Salers and Brangus cattle in México, to estimate and compare (co)variance components and genetic parameters, and to predict genetic values and analyze their trends throughout time.

MATERIALS AND METHODS

The Mexican Associations of Salers and Brangus Cattle Breeders, in cooperation with the Animal Science Department in the Autonomous University of Chihuahua, have implemented national genetic evaluations of these breeds in México (Domínguez-Viveros *et al.*, 2007a; Domínguez-Viveros *et al.*, 2007b). In the present study, the variables studied were weights at birth (BW) and at weaning adjusted to 205 d (WW). On Table 1, descriptive statistics for the information used are specified. For selection of the model with better adjustment, three sub-models were evaluated from the following complete univariate animal model:

$$y = X\beta + Zg + Mm + Wp + e$$

where, y is the vector for records of BW and WW; β is the vector of fixed effects that includes contemporary groups defined by year-season of birth, herd, and sex; and age of cow at birth as linear and quadratic covariable; g is the vector of direct random genetic values; m is the vector of maternal random genetic values; p is the vector of

$$y = X\beta + Zg + Mm + Wp + e$$

donde, y es el vector de registros de PN y PD; β es el vector de efectos fijos que incluye los grupos contemporáneos definidos por las combinaciones de año – época de nacimiento, rancho y sexo, y la covariable edad de la vaca al parto en forma lineal y cuadrática; g es el vector de valores genéticos aleatorios directos; m es el vector de valores genéticos aleatorios maternos; p es el vector de efectos aleatorios maternos de ambiente permanente; e es el vector de efectos residuales; X , Z , M y W son las matrices de incidencia que asocian a los vectores correspondientes con y .

$$E[y] = X\beta; E[g] = E[m] = E[p] = E[e] = 0$$

$$\text{Var} \begin{bmatrix} g \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_g^2 & A\sigma_{g,m} & 0 & 0 \\ A\sigma_{g,m} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_c\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

donde, c es el número de vacas; N es el número de animales con registro; A es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre los animales; I son matrices identidad del orden especificado.

Los submodelos evaluados fueron definidos para determinar la importancia relativa y forma de acción que puedan tener los diferentes tipos de efectos maternos en las características de crecimiento de bovinos para carne (Dodenhoff *et al.*, 1998; Dodenhoff *et al.*, 1999b; Bijma 2006). El primer submodelo sólo incluyó los efectos genéticos directos y maternos; el segundo fue similar al primero más la covarianza entre efectos genéticos; y el tercero consideró los efectos genéticos directos y maternos, más los efectos maternos de ambiente permanente. El mejor modelo fue seleccionado con base en tres criterios:

- 1) Prueba de razón de verosimilitudes. Se basa en las diferencias entre dos modelos en los valores de los logaritmos de las funciones de verosimilitud, las cuales se distribuyen como ji cuadrada, con grados de libertad igual a la diferencia en el número de parámetros. Esta prueba indica si la diferencia entre los valores de las funciones de verosimilitudes para un modelo A con p parámetros y otro modelo B con $p+q$, es significativamente diferente como para afirmar que los q parámetros extras incluidos en B explican variación adicional en la variable respuesta, a la que explican los p parámetros incluidos en A; pero esto depende también de si los datos contienen o no suficiente información para soportar el número de parámetros del modelo (Mood *et al.*, 1974; Sorensen y Gianola, 2002).
- 2) Criterio de información de Akaike (AIC). Mide la información que se pierde cuando se utiliza un modelo alterno para aproximarse al modelo real o desconocido. El objetivo es buscar el modelo aproximado, partiendo del modelo completo, que proporcione la menor pérdida de información posible. La expresión de AIC es $-2 \log L + 2p$, donde L es la función de verosimilitud

Cuadro 1. Estadísticos descriptivos de la información analizada. Table 1. Descriptive statistics of the information analyzed.

Concepto	Brangus	Salers
Observaciones de peso al nacimiento	17107	3583
Peso al nacimiento promedio, kg	33.68 ± 4.17	34.25 ± 3.15
No. de grupos contemporáneos en peso al nacimiento	861	208
Observaciones de peso al destete	16119	3518
Peso al destete promedio ajustado a 205 d, kg	213.69 ± 37.37	201.13 ± 34.79
No. de grupos contemporáneos en peso al destete	825	207
Animales en el pedigrí	35894	10351

random permanent environment maternal effects; e is the vector of residual effects; X , Z , M and W are the incidence matrices that associate the corresponding vectors with y .

$$E[y] = X\beta; E[g] = E[m] = E[p] = E[e] = 0$$

$$\text{Var} \begin{bmatrix} g \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_g^2 & A\sigma_{g,m} & 0 & 0 \\ A\sigma_{g,m} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_c\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

where, c is the number of cows; N is the number of animals with records; A is the matrix of additive genetic relations among animals; I are the identity matrixes of the specified order.

The sub-models evaluated were defined in order to determine the relative importance and form of action that the various types of maternal effects can have on the growth characteristics of beef cattle (Dodenhoff *et al.*, 1998; Dodenhoff *et al.*, 1999b; Bijma, 2006). The first sub-model only included the direct and maternal effects; the second was the first one plus the covariance between genetic effects; and the third considered the direct and maternal genetic effects plus the permanent environment maternal effects. The best model was selected based on three criteria:

- 1) Likelihood ratio test. It is based on the differences between the logarithm values of the likelihood functions for the two models, which had a chi-square distribution with degrees of freedom equal to the difference in the number of parameters. This test indicates whether the difference between values of the likelihood functions for model A with p parameters and another model B with $p + q$ parameters is significantly different so as to affirm that the extra q parameters included in B explain additional variation in the response variable compared to the p parameters in A ; but this also depends on whether the data contain enough information or not, so as to support the number of parameters in the model (Mood *et al.*, 1974; Sorensen and Gianola, 2002).

y p es el número de parámetros independientes estimados en el modelo. La función de verosimilitud es una medida de la capacidad de ajuste del modelo, mientras que $2p$ representa una penalización debida al número de parámetros (Burnham y Anderson, 1998; Sorensen y Gianola, 2002).

- 3) Criterio de información Schwarz o de información Bayesiana (BIC). Su contexto es bayesiano pero sus principales aplicaciones son frecuentistas debido a que se basa sólo en el cálculo de la verosimilitud del modelo y no requiere especificar ninguna distribución *a priori*. Se deriva en el proceso de seleccionar un modelo de entre modelos alternativos con diferentes dimensiones pero con igualdad de información *a priori*, de manera que maximice la probabilidad *a posteriori* de los parámetros. El BIC se plantea como $-2 \log L + p \log(\gamma)$. Considera la función de verosimilitud, el número de parámetros estimados, y γ que corresponde al número de observaciones menos el rango de la matriz X , relacionada con los efectos fijos (Box y Tiao, 1992; Burnham y Anderson, 1998).

El procedimiento de razón de verosimilitudes tiende a seleccionar el modelo con el mayor número de parámetros al incrementar el tamaño de muestra; además, requiere que los modelos comparados estén anidados, es decir, un modelo reducido de una versión completa (Gelfand y Dey, 1994). Los criterios de AIC y BIC incurren en el valor de la función de verosimilitud, tomando en cuenta el número de parámetros y la cantidad de información; el mejor modelo es aquel que presenta el menor valor. El criterio AIC permite la comparación entre modelos no anidados; mientras que el criterio BIC no tiende a seleccionar el modelo más parametrizado cuando el tamaño de muestra aumenta. El criterio BIC tiende a seleccionar modelos más simples que los que seleccionaría AIC (Gelfand y Dey, 1994; Zucchini, 2000).

La estimación de componentes de (co)varianza y la predicción de valores genéticos directos y maternos fueron realizados con el programa para análisis multivariado con máxima verosimilitud restringida y sin el uso de derivadas (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995). La regresión lineal simple del promedio de los valores genéticos por año sobre el año de nacimiento de los bovinos con registro de comportamiento (1992 a 2006) fue usada para estimar las tendencias genéticas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados de la selección de modelos coinciden para los tres criterios usados en las características evaluadas (Cuadro 2). Con base en la prueba de razón de verosimilitudes, en el PN y PD de la raza Brangus, la varianza de efectos maternos de ambiente permanente y la covarianza entre efectos genéticos directos y maternos, son estadísticamente diferentes de cero ($p \leq 0.05$); el modelo con mejor ajuste fue el modelo completo. Además, de acuerdo con los criterios AIC y BIC el modelo seleccionado fue el modelo completo, dado que presentó el menor valor en la función de verosimilitud, para PN y PD de la raza Brangus.

- 2) Akaike information criterion (AIC). It measures the information that is lost when an alternative model is used to approach the real or unknown model. The objective is to seek the approximate model, starting from the whole model, which provides the least loss in information possible. The expression of AIC is $-2 \log L + 2p$, where L is the likelihood function and p is the number of independent parameters estimated in the model. The likelihood function is a measure of the adjustment capability of the model, while $2p$ represents a penalty due to the number of parameters (Burnham and Anderson, 1998; Sorensen and Gianola, 2002).
- 3) Schwarz or Bayesian information criterion (BIC). Its context is Bayesian but its main applications are frequentist due to the fact that it is based solely on calculation of the likelihood of the model and it does not require specifying any *a priori* distribution. It is derived in the process of selecting a model from among alternative models with different dimensions but with equal *a priori* information, so that it maximizes the *a posteriori* probability of the parameters. The BIC is set out as $-2 \log L + p \log(\gamma)$. It considers the likelihood function, the number of estimated parameters and γ , which corresponds to the number of observations minus the range of the X matrix, related to the fixed effects (Box and Tiao, 1992; Burnham and Anderson, 1998).

The procedure of likelihood ratio tends to select the model with the largest number of parameters when increasing the sample size; in addition, it requires that the models compared be nested, that is, a reduced model of a complete version (Gelfand and Dey, 1994). The AIC and BIC criteria fall in the value of the likelihood function, taking into account the number of parameters and the amount of information; the best model is the one that presents the least value. The AIC criterion allows comparison between non-nested models; while the BIC criterion does not tend to select the most parametrized model when the sample size increases. The BIC criterion tends to select more simple models than the AIC would (Gelfand and Dey, 1994; Zucchini, 2000).

Estimation of the (co)variance components and prediction of direct and maternal genetic values were carried out with the program for multivariate analysis with maximum restricted likelihood and without the use of derivatives (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995). The simple linear regression of average of genetic values per year over birth year of the cattle with performance records (1992 to 2006) was used in order to estimate the genetic trends.

RESULTS AND DISCUSSION

The results of the selection of models coincide for the three criteria used in the characteristics evaluated (Table 2). Based on the likelihood ratio test, for BW and WW of the Brangus breed, the variance of permanent environment maternal effects and the covariance between direct and maternal genetic effects are statistically different from zero ($p \leq 0.05$); the model that adjusted best was the complete model. In addition, according to the AIC and BIC criteria, the model

En la raza Salers, considerando los criterios AIC y BIC con los menores valores en la función de verosimilitud, el modelo seleccionado para PN fue el que consideró los efectos genéticos directos y maternos, más la covarianza entre ellos. Para PD, el modelo seleccionado fue el que incluyó los efectos genéticos directos y maternos, más los efectos maternos de ambiente permanente de la vaca. Esto coincide con los resultados obtenidos con la prueba de proporción de verosimilitudes, donde la varianza de efectos maternos de ambiente permanente en PN y la covarianza entre efectos genéticos directos y maternos en PD fueron estadísticamente iguales a cero ($p > 0.05$). Estos resultados podrían indicar que los datos analizados en Salers no fueron suficientes para estimar aquellos componentes de (co)varianza incluidos en los modelos seleccionados.

El modelo seleccionado proporciona una adecuada aproximación al proceso biológico analizado. Sin embargo, los sistemas biológicos son diversos y complejos, con muchos efectos individuales y ambientales actuando al mismo tiempo e interaccionando entre sí.

La definición de modelos previo a las evaluaciones genéticas depende de las características específicas de la información, sobre todo cuando la información es limitada y el uso de modelos complejos dificulta estimar componentes de (co)varianza con precisión. En un estudio similar Meyer (1992) reportó que en Angus el modelo seleccionado para PN y PD fue el que consideró sólo los efectos genéticos directos y maternos mientras que para PD en Hereford y Cebú se deben considerar los efectos genéticos directos y maternos, la covarianza entre efectos genéticos, más los efectos de ambiente permanente. Para bovinos Tropicarne en

selected was the complete model, since it presented the least value in the likelihood function for the BW and WW of the Brangus breed.

In the Salers breed, considering the AIC and BIC criteria with the least values in the likelihood function, the model selected for BW was the one that considered the direct and maternal genetic effects, plus the covariance between them. For WW, the model selected was the one that included the direct and maternal genetic effects, plus the permanent environment maternal effects of the cow. This coincides with the results obtained with the likelihood ratio test, where the variance of permanent environment maternal effects in BW and the covariance between direct and maternal genetic effects in WW were statistically equal to zero ($p > 0.05$). These results could indicate that the data analyzed in Salers were not enough to estimate the (co)variance components not included in the selected models.

The model selected provides an adequate approximation to the biological process analyzed. However, biological systems are diverse and complex, with many individual and environmental effects acting and interacting at the same time.

The definition of models previous to genetic evaluations depends on the specific characteristics of the information, especially when information is limited and using complex models makes it difficult to estimate (co)variance components precisely. In a similar study, Meyer (1992) reported that in Angus the model selected for BW and WW was the one that only considered the direct and maternal genetic effects, while for BW in Hereford and Zebu, the direct and maternal genetic effects, the covariance between genetic effects, plus

Cuadro 2. Criterios de bondad de ajuste para los modelos evaluados.
Table 2. Goodness-of-fit criteria for the models evaluated.

Modelo [†]	-2 log L [‡]	AIC [§]	BIC [§]	-2 log L [‡]	AIC [§]	BIC [§]
Peso al nacimiento Brangus				Peso al nacimiento Salers		
DM	56022.2	56028.2	56034.8	9618.9	9624.9	9629.5
DMC	55980.7	55988.7	55997.5	9577.2 ^Φ	9585.2 ^Φ	9591.3 ^Φ
DMP	56019.8	56027.8	56036.6	9618.9	9626.9	9633.1
DMCP	55974.3 ^Φ	55984.3 ^Φ	55995.4 ^Φ	9577.2	9587.2	9594.8
Peso al destete Brangus				Peso al destete Salers		
DM	118739.8	118745.8	118752.3	24519.9	24525.9	24530.5
DMC	118698.8	118706.8	118715.5	24518.2	24526.2	24532.3
DMP	118690.7	118698.7	118707.4	24515.9 ^Φ	24523.9 ^Φ	24530.1 ^Φ
DMCP	118644.9 ^Φ	118654.9 ^Φ	118665.8 ^Φ	24514.1	24524.1	24531.7

[†]Modelos analizados: D = efecto genético aditivo directo; M = efecto genético aditivo materno; C = covarianza entre efectos genéticos aditivos; P = efecto materno de ambiente permanente.

[‡]-2 log L = logaritmo de la función de verosimilitud.

[§]AIC = valor estimado de acuerdo con el criterio de Akaike; BIC = valor estimado de acuerdo con el criterio de Schwarz.

^Φ = Modelo seleccionado con base en cada criterio utilizado.

México, Domínguez-Viveros *et al.* (2003a) reportaron la selección de un modelo con efectos genéticos directos y maternos, más la covarianza entre ellos para PN; mientras que para PD el mejor modelo fue el que consideró sólo los efectos genéticos directos y maternos.

Las heredabilidades (h^2) y correlaciones genéticas entre efectos genéticos directos y maternos observadas para PN y PD en Brangus, y para PD en Salers (Cuadro 3), son inferiores a las usadas en las evaluaciones genéticas de bovinos para carne en EE.UU. (BIF, 2002). Sin embargo, aunque son de mediana a baja magnitud, están dentro de los intervalos reportados en estudios similares con bovinos para carne en México (Rosales-Alday *et al.*, 2004b; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007; Ríos-Utrera *et al.*, 2007) y otros países (Dodenhoff *et al.*, 1999a; Ferreira *et al.*, 1999). Las correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos variaron de -0.44 a -0.88 , indicando un posible antagonismo entre los efectos genéticos directos y maternos. Esto es análogo a lo reportado por Lee *et al.* (1997), quienes estimaron componentes de varianza en el peso al destete en bovinos Simmental y concluyen que las evaluaciones nacionales de esta raza deben considerar la correlación negativa entre efectos genéticos directos y maternos. Al respecto, Dodenhoff *et al.* (1999b) señalaron que vacas con muy buena habilidad materna pueden influir negativamente en la futura habilidad materna de sus crías, expresándose en una correlación genética negativa y alta entre efectos directos y maternos debido a la sobrealimentación de las crías. Como posibles causas no genéticas que pueden incidir en la estimación de la correlación genética entre efectos genéticos directos y maternos, Robinson (1996) mencionó que ésta puede estar confundida con la interacción semental con hato, año o estación de empadre. En razas sintéticas, Van Vleck *et al.* (1996) atribuyeron la correlación genética negativa entre efectos directos y maternos a las covarianzas genéticas de las razas involucradas en su formación. Para PN de Salers las h^2 directas estimadas con todos los modelos fueron inusualmente altas (0.44 a 0.85), pero las estimaciones de h^2 maternas fueron bajas (0.01), aunque su valor aumentó (0.36) cuando se agregó la covarianza entre efectos genéticos directos y maternos. Además, la varianza de efectos maternos de ambiente permanente fue igual a cero en los modelos donde se incluyó (Cuadro 3). Estos resultados pueden atribuirse a las características de la información evaluada; por ejemplo, la cantidad de animales con madre desconocida, el número de crías por vaca o el número total de vacas en el pedigrí. Con base en estos resultados, las evaluaciones genéticas del PN y PD en Brangus y del PD en Salers deben considerar los modelos seleccionados y los parámetros genéticos estimados. Sin embargo, para PN

the permanent environment effects must be considered. For Tropicarne cattle in Mexico, Domínguez-Viveros *et al.* (2003a) reported the selection of a model with direct and maternal effects, plus the covariance between them for BW; while for WW, the best model was one that considered only the direct and maternal genetic effects.

The heritabilities (h^2) and genetic correlations between direct and maternal genetic effects observed for BW and WW in Brangus, and for WW in Salers (Table 3), are inferior to those used in genetic evaluations for beef cattle in the US (BIF, 2002). However, although they are of medium and low magnitude, they are within the intervals reported in similar studies with beef cattle in México (Rosales-Alday *et al.*, 2004b; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007; Ríos-Utrera *et al.*, 2007) and other countries (Dodenhoff *et al.*, 1999a; Ferreira *et al.*, 1999). Genetic correlations between direct and maternal effects varied from -0.44 to -0.88 , indicating a possible antagonism between direct and maternal effects. This is similar to what Lee *et al.* (1997) reported, who estimated variance components in the weaning weight of Simmental cattle and concluded that national evaluations of this breed should consider the negative correlation between direct and maternal effects. With regards to this, Dodenhoff *et al.* (1999b) pointed out that cows with a very good maternal ability can negatively influence the future maternal ability of their offspring, thus expressing a negative and high genetic correlation between direct and maternal effects due to overfeeding of the offspring. As possible non-genetic causes that may influence the estimate of the genetic correlation between direct and maternal effects, Robinson (1996) mentioned that it can be confounded with the interaction between stud bull and herd, year or mating season. In synthetic breeds, Van Vleck *et al.* (1996) attributed the negative genetic correlation between direct and maternal effects to the genetic covariance of the breeds involved in their formation. For BW in Salers, the direct h^2 estimated with all the models were unusually high (0.44 to 0.85), but the maternal h^2 estimates were low (0.01), although their value increased (0.36) when the covariance between direct and maternal genetic effects was added. Also, the variance of permanent environment maternal effects was equal to zero in the models where it was included (Table 3). These results can be attributed to the characteristics of the information evaluated; for example, the amount of animals with unknown mother, the number of offspring per cow or the total number of cows in the pedigree. Based on these results, the genetic evaluations for BW and WW in Brangus and for WW in Salers must consider the models selected and the genetic parameters estimated. However, for BW in

en Salers se debe considerar el modelo seleccionado, con la excepción de usar parámetros genéticos de otros estudios. Conforme aumente la información (genealógica y productiva) en el proceso de evaluaciones genéticas de estas razas, es recomendable realizar análisis similares para obtener resultados diferentes, pero con el objetivo de determinar la estabilidad de las evaluaciones genéticas (Ramírez-Valverde *et al.*, 2008).

La descripción de los valores genéticos directos (vgd) y maternos (vgm) predichos con los modelos seleccionados se presenta en el Cuadro 4. El rango de los vgd y los vgm para PN fue más amplio en Salers, mientras que para PD el rango de los vgd y vgm fue más amplio en Brangus. Estos resultados se atribuyen a la magnitud de las estimaciones de h^2 utilizadas en los modelos seleccionados. Altos valores de h^2 indicarían mayor variabilidad genética en la población y por consiguiente un mayor rango en los valores genéticos predichos (Meyer, 1992; Bijma, 2006).

Los coeficientes de regresión del promedio de los valores genéticos por año con respecto al año de nacimiento de los animales (Cuadro 4), fueron estadísticamente

Salers, the model selected must be considered with the exception of using genetic parameters from other studies. As the information (genealogical and productive) increases in the process of genetic evaluation of these breeds, it is recommended to carry out similar analyses in order to obtain different results, but with the objective of determining the stability of genetic evaluations (Ramírez-Valverde *et al.*, 2008).

The description of the direct (dgv) and maternal (mgv) genetic values predicted with the models selected are presented in Table 4. The range of the dgv and mgv for BW was broader in Salers, while for WW the range of dgv and mgv was broader in Brangus. These results are attributed to the magnitude of the h^2 estimates used in the selected models. High values of h^2 would indicate a greater genetic variability in the population and therefore a greater range in the predicted genetic values (Meyer, 1992; Bijma, 2006).

The regression coefficients for the average of genetic values per year in terms of the year of birth of the animals (Table 4), were statistically different from zero ($p \leq 0.05$) in almost all the estimates, except in mgv for

Cuadro 3. Estimaciones de los componentes de varianza y parámetros de acuerdo con los modelos evaluados.
Table 3. Estimates of variance components and parameters according to the models evaluated.

Modelo [†]	σ_g^2	Σ_m^2	σ_{gm}	σ_p^2	σ_e^2	h^2g	h^2m	r_{gm}	c^2
Peso al nacimiento Brangus									
DM	1.33	0.335	-	-	8.83	0.13	0.03	-	-
DMC	2.10	1.021	-1.00	-	8.44	0.20	0.10	-0.69	-
DMP	1.31	0.249	-	0.150	8.77	0.12	0.02	-	0.01
DMCP ^a	2.12	0.823	-0.99	0.251	8.32	0.20	0.08	-0.75	0.02
Peso al destete Brangus									
DM	86.69	55.96	-	-	649.51	0.11	0.07	-	-
DMC	152.02	128.93	-94.18	-	612.45	0.19	0.16	-0.67	-
DMP	81.70	15.79	-	58.74	627.37	0.10	0.02	-	0.07
DMCP ^a	154.39	65.23	-81.51	65.26	586.82	0.20	0.08	-0.81	0.08
Peso al nacimiento Salers									
DM	2.78	0.09	-	-	3.41	0.44	0.01	-	-
DMC ^a	5.78	2.45	-3.34	-	1.88	0.85	0.36	-0.88	-
DMP	2.77	0.09	-	0.00	3.42	0.44	0.01	-	0.00
DMCP	5.79	2.46	-3.35	0.00	1.87	0.85	0.36	-0.88	0.00
Peso al destete Salers									
DM	68.59	42.63	-	-	435.54	0.13	0.08	-	-
DMC	84.83	71.14	-34.32	-	426.73	0.15	0.13	-0.44	-
DMP ^a	68.23	22.77	-	25.85	426.29	0.13	0.04	-	0.04
DMCP	86.34	47.99	-32.45	26.54	416.55	0.16	0.09	-0.50	0.04

[†] Modelos analizados: D=efecto genético aditivo directo; M=efecto genético aditivo materno; C=covarianza entre efectos genéticos aditivos; P=efecto materno de ambiente permanente. σ_g^2 =varianza genética aditiva directa; σ_m^2 =varianza genética aditiva materna; σ_{gm} =covarianza entre efectos genéticos aditivos; σ_p^2 = varianza del efecto de ambiente permanente; σ_e^2 = varianza residual. h^2g = heredabilidad de efectos genéticos directos; h^2m = heredabilidad de efectos genéticos maternos; r_{gm} = correlación genética entre efectos directos y maternos; c^2 = proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza de efectos maternos de ambiente permanente.

Cuadro 4. Descripción de los valores genéticos, exactitudes y coeficientes de regresión de los análisis de tendencias genéticas con base en los modelos seleccionados.**Table 4. Description of genetic values, accuracy and regression coefficients of the genetic trend analyses based on the models selected.**

Raza / Caract.	Valores genéticos			Exactitudes			Tendencias genéticas		
	min [†]	media	max [†]	min	media	max	β^{\ddagger}	p [§]	% [¶]
Brangus									
PN directo [□]	-4.16	-0.28	2.71	0.01	0.38	0.96	-0.009±0.003	0.01	0.03
PN materno	-1.76	0.14	2.23	0.01	0.35	0.96	-0.002±0.001	0.17	0.00
PD directo	-26.91	0.18	29.97	0.01	0.37	0.96	0.329±0.030	0.01	0.15
PD materno	-19.90	-0.33	13.81	0.01	0.35	0.90	-0.207±0.020	0.01	0.09
Salers									
PN directo	-6.65	0.01	6.29	0.01	0.36	0.96	-0.022±0.007	0.02	0.06
PN materno	-3.39	0.06	4.32	0.01	0.38	0.93	0.011±0.004	0.03	0.03
PD directo	-11.69	0.75	16.77	0.01	0.29	0.87	0.046±0.030	0.16	0.03
PD materno	-5.17	0.54	8.98	0.01	0.22	0.65	-0.030±0.010	0.02	0.02

[†]min = mínimo; max = máximo.

[‡] Coeficiente de regresión del valor genético promedio por año sobre el año de nacimiento de los animales.

[§] Valores de probabilidad producto de la regresión.

[¶] La magnitud de β expresada como porcentaje de la media de la característica ($\% = [\beta * 100] / \text{media de PN o PD}$).

[□] PN = peso la nacimiento, PD = peso al destete.

diferentes de cero ($p \leq 0.05$) en casi todas las estimaciones, con excepción de los vgm para PN de Brangus ($p > 0.10$) y vgd para PD en Salers ($p > 0.10$). Las gráficas de las tendencias genéticas de los vgd para PN en ambas razas (Figuras 1 y 3) indican que están en la dirección y magnitud adecuadas; bajos pesos al nacimiento representan reducción de partos problemáticos y subsecuentes problemas reproductivos. Para PD en Brangus se observan resultados discrepantes (Figura 2) en el comportamiento de los vgd y vgm. Los vgd fueron positivos con aumentos de 0.33 kg año⁻¹ ($p \leq 0.01$), mientras que los vgm fueron negativos con pérdidas de 0.21 kg año⁻¹ ($p \leq 0.01$). Con respecto a la media de PD, el incremento de los vgd representó 0.15 %, mientras que la disminución de los vgm fue 0.09 %. En Salers, los vgm de PD también fueron negativos (Figura 4), con pérdidas anuales de 0.03 kg ($p \leq 0.01$), que representan 0.02 % de la media del PD. Estas razas se caracterizan por aptitud materna; sin embargo, los resultados parecen indicar que la selección se ha centrado en efectos genéticos directos (por ejemplo, seleccionar como sementales aquellos animales con el mejor crecimiento en las pruebas de comportamiento), descuidando la selección por habilidad materna considerando los valores genéticos maternos. Otra posible causa de estos resultados podría ser el importar sementales o semen seleccionado por valores genéticos directos. En México se han reportado tendencias genéticas de menor magnitud a las obtenidas en el presente estudio. En bovinos Tropicarne hubo tendencias positivas de los vgd para

Brangus BW ($p > 0.10$) and dgv for Salers WW ($p > 0.10$). Graphics of the genetic trends of dgv for BW in both breeds (Figures 1 and 3) indicate that they are in the appropriate direction and magnitude; low weights at birth represent a reduction of problematic births and subsequent reproductive problems. For Brangus BW, discrepant results are observed (Figure 2) in the behavior of dgv and mgv. The dgv were positive with increases of 0.33 kg year⁻¹ ($p \leq 0.01$), while the mgv were negative trends with losses of 0.21 kg year⁻¹ ($p \leq 0.01$). With regards to the average BW, the increase in the dgv represented 0.15 %, while the decrease in the mgv was 0.09 %. In Salers, the BW mgv also were negative (Figure 4), with annual losses of 0.03 kg ($p \leq 0.01$), which represent 0.02 % of the BW average. These breeds are characterized by maternal aptitude; however, the results seem to indicate that selection has been centered on direct genetic effects (for example, selecting as stud bulls those animals with the best growth in performance tests), neglecting selection through maternal ability by taking into account maternal genetic values. Another possible cause for these results could be the importation of stud bulls or semen selected because of direct genetic values. In México, genetic trends of lesser magnitude than those obtained in this study have been reported. Domínguez-Viveros *et al.* (2003b) reported positive trends in dgv for BW and WW in Tropicarne cattle, representing 0.01 % and 0.03 % of the average. Likewise, Parra-Bracamontes *et al.* (2007), observed positive trends in the BW dgv with annual increases of 0.05 % of the

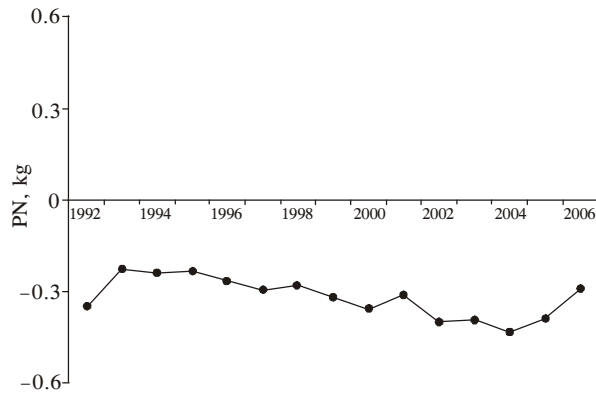


Figura 1. Tendencia de los valores genéticos directos para peso al nacimiento (PN) en bovinos Brangus
 Figure 1. Trend of direct genetic values for birth weight (BW) in Brangus cattle.

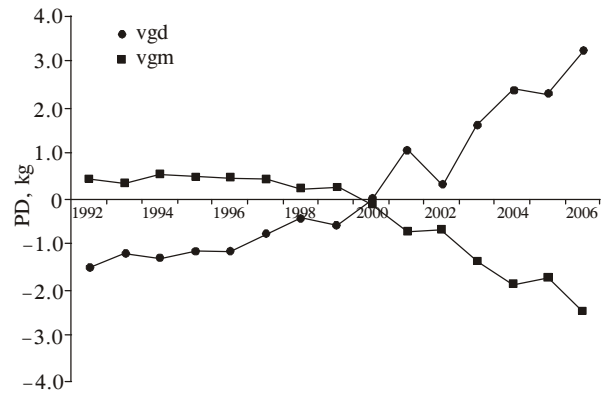


Figura 2. Tendencia de los valores genéticos directos (vgd) y maternos (vgm) para peso al destete (PD) en bovinos Brangus.
 Figure 2. Trend of direct (dgv) and maternal (mgv) genetic values for weaning weight (WW) in Brangus cattle.

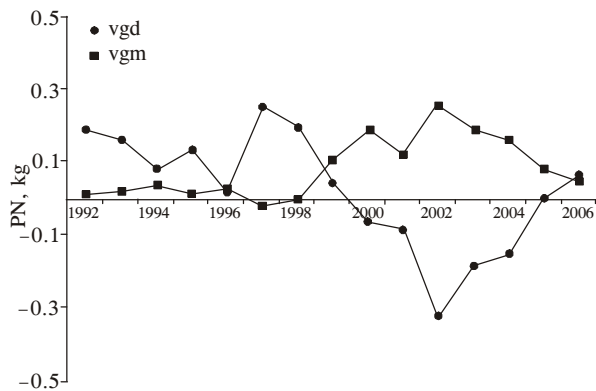


Figura 3. Tendencias de los valores genéticos directos (vgd) y maternos (vgm) para peso al nacimiento (PN) en bovinos Salers.
 Figure 3. Trends of direct (dgv) and maternal (mgv) genetic values for birth weight (BW) in Salers cattle.

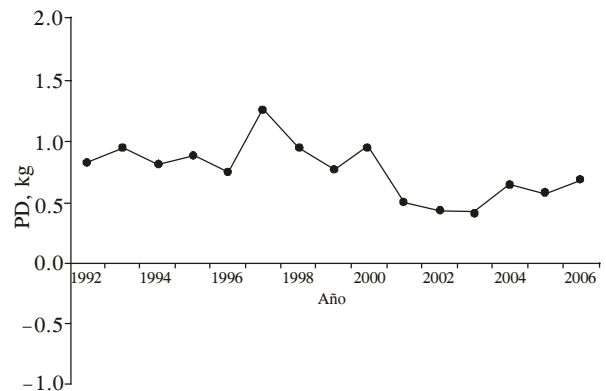


Figura 4. Tendencias de los valores genéticos maternos para peso al destete (PD) en bovinos Salers.
 Figure 4. Trends of maternal genetic values for weaning weight (WW) in Salers cattle.

PN y PD, representando 0.01 % y 0.03 % de la media (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003b). Así mismo, Parra-Bracamontes *et al.* (2007) en bovinos Brahman, publicaron tendencias positivas en los vgd de PD con incrementos anuales de 0.05 % de la media. Resultados con diferencias en el comportamiento de los vgd y vgm también fueron reportados por Rosales-Alday *et al.* (2004b) en PN y PD de bovinos Simmental: los vgd fueron positivos con aumentos anuales de 0.25 kg en PN y 1.4 kg en PD; sin embargo, los vgm fueron negativos con pérdidas anuales de 0.07 kg en PN y 0.02 kg en PD.

CONCLUSIONES

En las evaluaciones genéticas de peso al nacimiento y al destete en bovinos Brangus se debe utilizar un

average in Brahman cattle. Results with differences in behavior of dgv and mgv were also reported by Rosales-Alday *et al.* (2004b) for BW and WW of Simmental cattle: the dgv were positive with annual increases of 0.25 kg in BW and 1.4 kg in WW; however, the mgv were negative with annual losses of 0.07 kg in BW and 0.02 kg in WW.

CONCLUSIONS

In genetic evaluations of weight at birth and at weaning in Brangus cattle, a model must be used that includes the direct and maternal genetic effects, the covariance between them, plus the permanent environment maternal effects. For weaning weight of Salers cattle, the model must include the direct and maternal genetic effects, plus the permanent environment maternal effects. For birth weight in Salers,

modelo que incluya los efectos genéticos directos y maternos, la covarianza entre ellos, más los efectos maternos de ambiente permanente. Para peso al destete de bovinos Salers el modelo debe incluir los efectos genéticos directos y maternos, más los efectos maternos de ambiente permanente. Para peso al nacimiento en Salers se debe considerar el modelo que incluye los efectos genéticos directos y maternos, más la covarianza entre ellos.

Los parámetros genéticos estimados para peso al nacimiento en Salers no podrían utilizarse en las evaluaciones genéticas. Se recomienda repetir estos análisis conforme aumente la información genealógica y de comportamiento.

Las tendencias genéticas de los valores genéticos maternos fueron negativas en el peso al destete de las dos razas evaluadas. Se requiere un análisis estratégico de las implicaciones de estas tendencias genéticas.

LITERATURA CITADA

BIF. 2002. Guidelines for Uniform Beef Improvement Program (8th Ed). Beef Improvement Federation. Colby, KS. 165 p.

Bijma, P. 2006. Estimating maternal genetic effects in livestock. *J. Anim. Sci.* 84:800-806.

Boldman, K. G., L. A. Kriese, L. D. Van Vleck, C. P. Van Tassell, and S. D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (Draft). USDA, ARS. 114 p.

Box, G. E. P., and G. C. Tiao. 1992. Bayesian Inference in Statistical Analysis. John Wiley and Sons, Inc. New York, U.S.A. 589 p.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 1998. Model Selection and Inference. Springer. London, UK. 496 p.

Cunningham, B. E., and L. Klei. 1995. Performance and genetic trends in purebred Simmental for regions of the United States. *J. Anim. Sci.* 73:2540-2547.

Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, S. D. Kachman, and R. M. Koch. 1998. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 76:2521-2527.

Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and K. E. Gregory. 1999a. Estimation of direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 77:840-845.

Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and D. E. Wilson. 1999b. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 77:3176-3184.

Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruiz-Flores. 2003a. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. *Agrociencia* 37(4):323-335.

Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruiz-Flores. 2003b. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: II. Tendencias genéticas. *Agrociencia* 37(4):337-343.

Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, y J. A. Ortega-Gutiérrez. 2007a. Resumen de evaluaciones genéticas de sementales Brangus. *Boletín Técnico. Facultad de Zootecnia. Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, México.* 56 p.

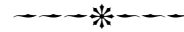
Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, y J. A. Ortega-Gutiérrez. 2007b. Resumen de evaluaciones genéticas de sementales Salers. *Boletín Técnico. Facultad de Zootecnia. Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, México.* 46 p.

the model considered must include the direct and maternal genetic effects, plus the covariance between them.

The genetic parameters estimated for birth weight in Salers could not be used in the genetic evaluations. It is recommended to repeat these analyses as pedigree and performance information increases.

The genetic trends of maternal genetic values were negative for weaning weight in both breeds evaluated. A strategic analysis of the implications of these genetic trends is required.

End of the English version—



Eler, J. P., L. D. Van Vleck, J. B. S. Ferraz, and R. B. Lobo. 1995. Estimation of variance due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 73:3253-3258.

Ferreira, G. B., M. D. MacNeil, and L. D. Van Vleck. 1999. Variance components and breeding values for growth traits from different statistical models. *J. Anim. Sci.* 77:2641-2650.

Gelfand, A. E., and D. K. Dey. 1994. Bayesian model choice: asymptotic and exact calculations. *J. R. Statist. Soc.* 56: 501-514.

Henderson, C. R. 1975. Comparison of alternative sire evaluation methods. *J. Anim. Sci.* 41:760-770.

Lee, C., C. P. Van Tassell, and E. J. Pollak. 1997. Estimation of genetic variance and covariance components for weaning weight in Simmental cattle. *J. Anim. Sci.* 75:325-330.

Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 31:179-204.

Mood, A. M., F. A. Graybill, and D. C. Boes. 1974. Introduction to the Theory of Statistics. Third edition. Edit. McGraw Hill. New York, U.S.A. 564 p.

Parra-Bracamontes, Gaspar Manuel, Juan Carlos Martínez-González, Francisco Javier García-Esquível, Arnoldo González-Reyna, Florencio Briones-Encinia, y Eugenia Guadalupe Cienfuegos-Rivas. 2007. Tendencias genéticas y fenotípicas de características de crecimiento en el ganado Brahman de registro en México. *Revista Científica FCV-LUZ XVII* (3): 262-267.

Ramírez-Valverde, R., O. C. Hernández-Álvarez, R. Núñez-Domínguez, A. Ruiz-Flores, y J. G. García-Muñoz. 2007. Análisis univariado vs multivariado en la evaluación genética de variables de crecimiento en dos razas bovinas. *Agrociencia* 41(3):271-282.

Ramírez-Valverde, Rodolfo, Rafael Núñez-Domínguez, Agustín Ruiz-Flores, José Guadalupe García-Muñoz, Joel Domínguez-Viveros, y Humberto Hernández-Ramos. 2008. Estabilidad de las evaluaciones genéticas en poblaciones mexicanas de bovinos para carne. *Téc. Pecu. Méx.* 46:13-24.

Ríos-Utrera, A., G. Martínez-Velásquez, S. Tsurutac, J. K. Bertrand, V. E. Vega-Murillo, y M. Montaña-Bermúdez. 2007. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Téc. Pecu. Méx.* 45:121-130.

Robinson, D. L. 1996. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livest. Prod. Sci.* 45: 111-122.

Rosales-Alday, J., M. A. Elzo, M. Montaña-Bermúdez, V. E. Vega-Murillo, y A. Reyes-Valdez. 2004a. Parámetros genéticos para peso al nacimiento y destete en ganado Simmental-Brahman en el subtrópico mexicano. *Téc. Pecu. Méx.* 42: 333-346.

- Rosales-Alday, J., M. A. Elzo, M. Montaña-Bermúdez, V. E. Vega-Murillo, y A. Reyes-Valdez. 2004b. Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento predestete en la población mexicana de Simmental. *Téc. Pecu. Méx.* 42:171-180.
- Sorensen, D., and D. Gianola. 2002. *Likelihood, Bayesian and MCMC Methods in Quantitative Genetics*. Springer. New York, U.S.A. 742 p.
- Van Vleck, L. D., K. E. Gregory, and G. L. Bennett. 1996. Direct and maternal genetic covariances by age of dam for weaning weight. *J. Anim. Sci.* 74:1801-1805.
- Zucchini, Walter. 2000. An introduction to model selection. *J. Mathem. Psych.* 44: 41-61.