

# INTERACCIÓN SEMENTAL×AMBIENTE EN LA ESTIMACIÓN DE LA CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE EFECTOS DIRECTOS Y MATERNOS EN BOVINOS PARA CARNE

## SIRE×ENVIRONMENT INTERACTION IN THE ESTIMATION OF THE GENETIC CORRELATION BETWEEN DIRECT AND MATERNAL EFFECTS FOR BEEF CATTLE

Raymundo Gallegos-Ramírez<sup>1</sup>, Rodolfo Ramírez-Valverde<sup>1</sup>, Rafael Núñez-Domínguez<sup>1\*</sup>, Agustín Ruíz-Flores<sup>1</sup>, F. Alonso Rodríguez-Almeida<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo. 56230. Chapingo, Estado de México (rafael.nunez@correo.chapingo.mx). <sup>2</sup>Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Periférico Francisco R. Almada Km 1. 31031, Chihuahua, Chihuahua.

### RESUMEN

La cuantificación precisa de la influencia materna y la correlación genética entre los efectos directos y maternos ( $r_{d-m}$ ) es importante para la evaluación genética del peso al destete (PD) en bovinos. El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de incluir la interacción semental×ambiente (ambientes: hato, año, hato-año o grupo contemporáneo) en la estimación de  $r_{d-m}$  para PD de bovinos para carne. Se evaluaron cinco modelos animales univariados en las razas Angus (A, n=2985), Salers (S, n=4343) y Suizo Europeo (SE, n=12 320). Los efectos fijos en el modelo inicial fueron las covariables lineal y cuadrática de edad de la vaca, y la lineal de grado de pureza en SE; los aleatorios fueron grupo contemporáneo, genéticos correlacionados directos y maternos, y ambiente permanente de la vaca. Los modelos alternativos incluyeron adicionalmente el efecto aleatorio semental×ambiente. Los análisis se realizaron con el programa MTDFREML y los modelos se compararon mediante sus valores de AIC. Los estimadores de  $r_{d-m}$  con el modelo sin la interacción semental×ambiente fueron:  $-0.09 \pm 0.34$ ,  $-0.71 \pm 0.11$  y  $-0.44 \pm 0.14$  para A, S y SE. La inclusión de cualquiera de las interacciones mejoró la predicción de los modelos en las tres razas estudiadas, explicando entre 1 y 8 % de la varianza fenotípica. La inclusión de semental×grupo contemporáneo en el modelo resultó en una  $r_{d-m}$  de magnitud menos negativa que con el modelo sin la interacción ( $0.87 \pm 1.21$ ,  $-0.66 \pm 0.15$  y  $-0.31 \pm 0.18$ , para A, S y SE), y en general causando mejores relaciones entre los valores genéticos predichos directos y maternos; sin embargo, en A las  $r_{d-m}$  no pudieron estimarse con precisión. Es

### ABSTRACT

A precise quantification of maternal influence and genetic correlation between direct and maternal effects ( $r_{d-m}$ ) is important for the genetic evaluation of weaning weight (PD) in cattle. The aim of this study was to evaluate the effect of including sire×environment interaction (environments: herd, year, herd-year or contemporary group) on the estimation of  $r_{d-m}$  for PD in beef cattle. Five univariate animal models were evaluated in Angus (A, n=2985), Salers (S, n=4343) and Braunvieh (SE, n=12 320) breeds. Fixed effects in the initial model were the linear and quadratic covariates of cow age, and the linear of purebred degree in SE; the random effects were contemporary groups, direct and maternal correlated genetic effects, and permanent environment of the cow. Alternative models additionally included the sire×environment random effect. Analyses were performed with the MTDFREML program and the models were compared through their AIC values. The  $r_{d-m}$  estimates with the model without sire×environment interaction were:  $-0.09 \pm 0.34$ ,  $-0.71 \pm 0.11$  and  $-0.44 \pm 0.14$  for A, S and SE. The inclusion of any interaction improved the prediction of models in the three breeds studied, accounting for 1 to 8 % of the phenotypic variance. The inclusion of sire×contemporary group in the model resulted in  $r_{d-m}$  of less negative magnitude than with the model without the interaction ( $0.87 \pm 1.21$ ,  $-0.66 \pm 0.15$  and  $-0.31 \pm 0.18$ , for A, S and SE), and generally causing better relations between the predicted direct and maternal genetic values; yet in A the  $r_{d-m}$  could not be estimated accurately. It is advisable to include sire×contemporary group interaction in the genetic evaluation model for PD of the populations Salers and Braunvieh.

\* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: abril, 2010. Aprobado: julio, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 687-697. 2011.

**Keywords:** model comparison, beef cattle, weaning weight, breeding value.

**recomendable incluir la interacción semental×grupo contemporáneo en el modelo de evaluación genética para PD de las poblaciones Salers y Suizo Europeo.**

**Palabras clave:** comparación de modelos, bovinos para carne, peso al destete, valor genético.

## INTRODUCCIÓN

Un aporte importante de la investigación en mejoramiento genético de bovinos para carne es mostrar que las características de crecimiento predestete están determinadas por efectos genéticos aditivos directos y maternos. Los componentes de (co)varianza estimados comúnmente para el peso al destete (PD) son las varianzas genéticas directas y maternas, su covarianza, y la varianza del efecto ambiental permanente de la vaca (Meyer, 1992; Waldron *et al.*, 1993; Robinson, 1996a). Cuando hay datos de campo en cantidad y calidad suficientes, las varianzas se pueden estimar con precisión; sin embargo, en ocasiones es problemático estimar las covarianzas, por lo que los estimados publicados de covarianzas entre efectos genéticos directos y maternos, y consecuentemente las correlaciones entre estos efectos ( $r_{d-m}$ ), muestran gran variabilidad.

Las primeras estimaciones publicadas de  $r_{d-m}$  para PD de bovinos para carne fueron negativas y altas ( $-0.79$  a  $-0.55$ ; Hohenboken y Brinks, 1971; Koch, 1972; Baker, 1980), por lo que se ha afirmado que existe una relación antagónica entre los genes que determinan el potencial de crecimiento de los becerros hasta el destete y la producción de leche de las vacas, hipótesis también indicada en estudios más recientes ( $-0.38$  a  $-0.20$ ; Meyer, 1994; Lee y Pollak, 1997a; Cabrera *et al.*, 2001). Sin embargo, en otras investigaciones se han encontrado valores estimados de  $r_{d-m}$  cercanos a cero e incluso positivos ( $-0.10$  a  $0.97$ ; Boldman *et al.*, 1991; Meyer, 1992; Dodenhoff *et al.*, 1999a), argumentando que algunos de los valores publicados pudieran estar sesgados por factores no considerados en la modelación del PD. Por tanto, algunos autores recomiendan incluir la interacción semental×ambiente en los modelos de análisis, ya sea como semental×hato ( $s \times h$ ; Notter *et al.*, 1992; Baschnagel *et al.*, 1999), semental×año ( $s \times a$ ; Robinson, 1996a; Lee y Pollak, 1997b), semental×hato-año ( $s \times h-a$ ; Meyer, 1997) o semental×grupo contemporáneo ( $s \times gc$ ; Gutiérrez *et al.*, 2006). Para poblaciones específicas con datos de campo se requiere determinar la conveniencia de in-

## INTRODUCTION

An important research contribution in the genetic improvement of beef cattle is that pre-weaning growth traits are determined by additive genetic maternal and direct effects. The components of (co) variance commonly estimated for weaning weight (PD) are the direct and maternal genetic variances, their covariance and the variance of permanent environmental effect of cows (Meyer, 1992, Waldron *et al.* 1993; Robinson, 1996a). When field data are sufficient in quantity and quality, variances can be estimated with precision, but sometimes it is difficult to estimate covariances, so that the published estimates of covariances between direct and maternal genetic effects, and consequently the correlations between these effects ( $r_{d-m}$ ) show great variability.

The first published estimates of PD  $r_{d-m}$  in beef cattle were negative and high ( $-0.79$  to  $-0.55$ ; Hohenboken and Brinks, 1971; Koch, 1972; Baker, 1980), so it has been argued that there is an antagonistic relationship between the genes that determine the growth potential of calves until weaning and milk production of cows, a hypothesis also cited in recent studies ( $-0.38$  to  $-0.20$ ; Meyer, 1994; Lee and Pollak, 1997a; Cabrera *et al.*, 2001). However, other studies have found estimated values of  $r_{d-m}$  near zero or even positive ( $-0.10$  to  $0.97$ ; Boldman *et al.* 1991; Meyer, 1992; Dodenhoff *et al.*, 1999a), arguing that some of the published values may be skewed by factors not considered in the modeling of PD. Therefore, some authors recommend to include sire×environment interaction in the analysis models, either as a sire×herd ( $s \times h$ ; Notter *et al.* 1992; Baschnagel *et al.*, 1999), sire×year ( $s \times a$ ; Robinson, 1996a; Lee and Pollak, 1997b), sire×herd-year ( $s \times ha-a$ , Meyer, 1997) or sire×contemporary group ( $s \times gc$ , Gutiérrez *et al.*, 2006). For specific populations with field data it is necessary to determine whether to include sire×environment interactions and the best alternative to define the environmental effect.

The use of biased or wrong  $r_{d-m}$  in the genetic evaluation of animals may have practical implications in the genetic progress for direct and maternal effects, especially when the  $r_{d-m}$  estimates are high and negative. Given the lack of clarity in the mechanisms to accurately estimate the covariance between direct and maternal genetic effects, 13 of 20 cattle breeder associations for beef cattle in the USA use a value of

cluir interacciones semental×ambiente y la mejor alternativa de definición del efecto ambiental.

El uso de  $r_{d-m}$  sesgadas o incorrectas en la evaluación genética de animales puede tener implicaciones prácticas en el progreso genético para los efectos directos y maternos, especialmente cuando las  $r_{d-m}$  estimadas son altas y negativas. Dada la falta de claridad en los mecanismos para estimar con precisión la covarianza entre los efectos genéticos directos y maternos, 13 de 20 asociaciones de criadores de bovinos para carne de EE.UU. utilizan un valor de cero para esta covarianza en las evaluaciones genéticas nacionales (BIF, 2002).

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de incluir la interacción semental×ambiente en la estimación de  $r_{d-m}$  para PD de bovinos Angus, Salers y Suizo Europeo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Características de la información

La información productiva y genealógica utilizada provino de las bases de datos de las asociaciones mexicanas de criadores de bovinos de registro Angus, Salers y Suizo Europeo. Los ranchos para las dos primeras razas se ubican principalmente en las regiones árida y semiárida, y los de Suizo Europeo en las regiones tropical y semiárida. En el Cuadro 1 se muestra la distribución del número de observaciones de las bases de datos usadas.

### Análisis estadísticos

Se analizó el peso al destete ajustado a 205 d en Angus y Salers, y a 240 d en Suizo Europeo. Los registros de animales con padres o madres desconocidos se excluyeron, así como los que excedieron  $\pm 3$  desviaciones estándar en PD. La estimación de las (co)varianzas, y predicción de los valores genéticos y sus exactitudes se realizó con el programa de máxima verosimilitud restringida, sin el uso de derivadas y multivariado (MTDFREML; Boldman *et al.*, 1995).

Los grupos contemporáneos combinaron los efectos de año y época de nacimiento, rancho de origen y sexo de la cría, y los grupos conectados finales fueron determinados con el programa AMC (Roso y Schenkel, 2006). Con las bases de datos analizados en este estudio, Magaña (2009)<sup>5</sup> comparó siete grados de conectividad basados en conexiones genéticas directas totales

zero for this covariance in national genetic evaluations (BIF, 2002).

The aim of this study was to evaluate the effect of including sire×environment interaction in the estimation of  $r_{d-m}$  for PD in Angus, Salers and Braunvieh cattle.

## MATERIALS AND METHODS

### Data description

Performance and pedigree data used came from the databases of the Mexican breeder associations of Angus, Salers and Braunvieh cattle registered. The ranches in which the first two breeds are reared are mainly located in arid and semiarid regions, and Braunvieh in tropical and semi-arid regions. Table 1 shows the distribution of the number of observations of the databases used.

### Statistical analyses

We analyzed the weaning weight adjusted to 205 d in Angus and Salers, and 240 d in Braunvieh. Records of animals with unknown sires or dams were excluded, as well as those that exceeded  $\pm 3$  standard deviations in PD. The estimates of (co) variance and prediction of genetic values and accuracies were performed using the multiple trait derivative free restricted maximum likelihood program (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995).

Contemporary groups combined the effects of year and season of birth, ranch of origin and sex of calf. Connectivity among contemporary groups was determined using the AMC program (Roso and Schenkel, 2006). With the databases analyzed in this study, Magaña (2009)<sup>5</sup> compared seven degrees of connectivity based on total direct genetic links between animals of different contemporary groups, obtaining a re-ranking of sires and different responses to selection; the optimal was 10 total direct genetic links. Therefore, to determine connectivity we set a minimum of 10 total direct genetic links due to sires, sires and mothers, or any common ancestor of animals of different contemporary groups.

In preliminary analyses, the fixed and random effects (Meyer, 1992) to be included in the initial model (Model I) were determined. For each breed five alternative univariate animal models were adjusted, with and without the inclusion of the sire×environment effect. Model I included the fixed effects of linear and quadratic covariates of cow age, and the linear

<sup>5</sup>Magaña V., F. 2009. Implicaciones de conectividad entre grupos contemporáneos en evaluaciones genéticas de bovinos para carne. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 131 p.

**Cuadro 1. Número de observaciones utilizadas para el análisis de peso al destete en las razas bovinas estudiadas.**  
**Table 1. Number of observations used for the analysis of weaning weight in cattle breeds studied.**

Información	Razas		
	Angus	Salers	Suizo Europeo
Animales en el pedigrí	22538	11212	125029
Crías con registro de PD <sup>†</sup>	2985	4343	12320
Hembras	1554	1895	5973
Machos	1431	2448	6347
Sementales	265	113	607
Vacas	1507	1701	7379
Hatos	20	8	101
Años	10	12	22
Grupos contemporáneos	270	281	1503
Niveles de las interacciones <sup>‡</sup>			
s×h	328	127	1223
s×a	469	368	1753
s×h-a	518	385	1368
s×gc	959	1200	4670
Peso al destete (kg)	204.5±36.6	202.8±34.0	240.5±48.0

<sup>†</sup> PD = peso al destete, ajustado a 205 d en Angus y Salers, y a 240 d en Suizo Europeo ♦ PD = weaning weight adjusted to 205 d in Angus and Salers, and 240 d in Braunvieh.

<sup>‡</sup> Interacciones consideradas: s×h = semental×hato; s×a = semental×año; s×h-a = semental×hato-año; s×gc = semental×grupo contemporáneo (semental×hato-año-estación-sexo de la cría) ♦ Interactions considered: s×h = sire×herd; s×a = sire×year; s×h-a = sire×herd-year; s×gc = sire×contemporary group (sire×herd-year-season -offsprng sex).

entre animales de diferente grupo contemporáneo, obteniendo modificación de las jerarquizaciones de los sementales y respuestas a la selección diferentes; el óptimo fue 10 conexiones genéticas directas totales. Por tanto, para determinar la conectividad se estableció un mínimo de 10 conexiones genéticas directas debidas a sementales, sementales y madres, o cualquier ancestro común entre animales de diferentes grupos contemporáneos.

En análisis preliminares, se determinaron los efectos fijos y aleatorios (Meyer, 1992) a incluir para establecer el modelo inicial (Modelo I). Para cada raza se ajustaron cinco modelos animales univariados alternativos sin y con la inclusión del efecto de semental×ambiente. El Modelo I incluyó los efectos fijos de las covariables lineal y cuadrática de edad de la vaca, y lineal de grado de pureza en Suizo Europeo; los efectos aleatorios fueron los grupos contemporáneos, genéticos correlacionados directos y maternos, y ambiente permanente de la vaca. Los Modelos II, III, IV y V incluyeron, adicionalmente, los aleatorios no correlacionados de las interacciones s×h, s×a, s×h-a o s×gc.

Los modelos animales (en notación matricial) planteados para la estimación de (co)varianzas y predicción de valores genéticos, fueron:

$$\begin{aligned} \text{Modelo I} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+e \\ \text{Modelo II} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(s \times h)}(s \times h)+e \end{aligned}$$

of purebred degree in Braunvieh; the random effects were the contemporary groups, the correlated genetic direct and maternal effects, and permanent environment of the cow. Models II, III, IV and V included, in addition, the uncorrelated random effects of interactions s×h, s×a, s×h-a or s×gc.

Animal models (in matrix notation) set for the estimation of (co)variances and prediction of genetic values were:

$$\begin{aligned} \text{Model I} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+e \\ \text{Model II} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(s \times h)}(s \times h)+e \\ \text{Model III} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(s \times a)}(s \times a)+e \\ \text{Model IV} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(s \times h-a)}(s \times h-a)+e \\ \text{Model V} & \quad y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(s \times gc)}(s \times gc)+e \end{aligned}$$

where y is the vector of weaning weights, b is the vector of fixed effects, X is the matrix that associates b with y; gc is the vector of random effects of contemporary groups, Q is the matrix associating gc with y; d is the vector of direct additive genetic values; Z is the matrix associating d with y; m is the vector of maternal additive genetic values; M is the matrix that associates m with y; p is the vector of permanent environmental effects of cows; W is the matrix that associates p with y; (s×h), (s×a), (s×h-a), (s×gc) are the vectors of s×h, s×a, s×h-a and s×gc interaction effects; T<sub>(s×h)</sub>, T<sub>(s×a)</sub>, T<sub>(s×h-a)</sub> and T<sub>(s×gc)</sub> are the matrices

Modelo III  $y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(sxa)}(sxa)+e$   
 Modelo IV  $y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(sxh-a)}(sxh-a)+e$   
 Modelo V  $y=Xb+Qgc+Zd+Mm+Wp+T_{(sxcg)}(sxcg)+e$

donde,  $y$  es el vector de pesos al destete;  $b$  es el vector de efectos fijos;  $X$  es la matriz que asocia  $b$  con  $y$ ;  $gc$  es el vector de efectos aleatorios de grupos contemporáneos;  $Q$  es la matriz que asocia  $gc$  con  $y$ ;  $d$  es el vector de valores genéticos aditivos directos;  $Z$  es la matriz que asocia  $d$  con  $y$ ;  $m$  es el vector de valores genéticos aditivos maternos;  $M$  es la matriz que asocia  $m$  con  $y$ ;  $p$  es el vector de efectos de ambiente permanente de la vaca;  $W$  es la matriz que asocia  $p$  con  $y$ ;  $(sxh)$ ,  $(sxa)$ ,  $(sxh-a)$ ,  $(sxcg)$  son los vectores de efectos de las interacciones  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  y  $sxcg$ ;  $T_{(sxh)}$ ,  $T_{(sxa)}$ ,  $T_{(sxh-a)}$  y  $T_{(sxcg)}$  son las matrices que asocian las interacciones  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  y  $sxcg$  con  $y$ ;  $e$  es el vector de efectos residuales.

Dependiendo del modelo,  $i$  corresponde a los efectos de las interacciones  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  o  $sxcg$ . La estructura general de (co) varianzas y los valores esperados de los efectos incluidos en los modelos fueron:

$E[y]=Xb, E[gc]=E[d]=E[m]=E[p]=E[i]=E[e]=0, y$

$$\text{var} \begin{bmatrix} gc \\ d \\ m \\ p \\ i \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I_{gc}\sigma_{gc}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & A\sigma_d^2 & A\sigma_{d-m} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & A\sigma_{d-m} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_c\sigma_p^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I_i\sigma_i^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

donde,  $\sigma_{gc}^2$  es la varianza de grupos contemporáneos;  $\sigma_d^2$  es la varianza de efectos genéticos directos;  $\sigma_m^2$  es la varianza de efectos genéticos maternos;  $\sigma_{d-m}$  es la covarianza entre los efectos genéticos directos y maternos;  $\sigma_p^2$  es la varianza de efectos de ambiente permanente de la vaca;  $\sigma_i^2$  corresponde a la varianza de las interacciones  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  o  $sxcg$  en el  $i$ -ésimo modelo ( $i = \text{II, III, IV o V}$ );  $\sigma_e^2$  es la varianza residual;  $I_{gc}$  es una matriz identidad de orden igual al número de grupos contemporáneos;  $A$  es la matriz de relaciones genéticas aditivas;  $I_c$  es una matriz identidad de orden igual al número de vacas con crías con registro de PD;  $I_i$  es una matriz identidad de orden igual al número de niveles en las interacciones  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  o  $sxcg$  para los Modelos II, III, IV y V;  $I_n$  es una matriz identidad de orden igual al número de animales con registro de PD.

En los Modelos II al V se estimó la proporción de la varianza fenotípica explicada por la inclusión de cada interacción. El modelo más apropiado se determinó mediante el criterio de

associating the interactions  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  and  $sxcg$  with  $y$ ; and  $e$  is the vector of residual effects.

Depending on the model,  $i$  corresponds to the effects of interactions  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  or  $sxcg$ . The general structure of (co) variances and the expected values of the effects included in the models were:

$E[y]=Xb, E[gc]=E[d]=E[m]=E[p]=E[i]=E[e]=0, \text{ and}$

$$\text{var} \begin{bmatrix} gc \\ d \\ m \\ p \\ i \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I_{gc}\sigma_{gc}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & A\sigma_d^2 & A\sigma_{d-m} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & A\sigma_{d-m} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_c\sigma_p^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I_i\sigma_i^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

where  $\sigma_{gc}^2$  is the variance of contemporary groups;  $\sigma_d^2$  is the variance of direct genetic effects;  $\sigma_m^2$  is the variance of maternal genetic effects;  $\sigma_{d-m}$  is the covariance between direct and maternal genetic effects;  $\sigma_p^2$  is the variance of permanent environmental effects of cows;  $\sigma_i^2$  corresponds to the variance of interactions  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  or  $sxcg$  in the  $i^{\text{th}}$  model ( $i = \text{II, III, IV or V}$ );  $\sigma_e^2$  is the residual variance;  $I_{gc}$  is an identity matrix of order equal to the number of contemporary groups;  $A$  is the additive genetic relationship matrix;  $I_c$  is an identity matrix of order equal to the number of cows with PD records;  $I_i$  is an identity matrix of order equal to the number of levels in the interaction  $sxh$ ,  $sxa$ ,  $sxh-a$  or  $sxcg$  for Models II, III, IV and V;  $I_n$  is an identity matrix of order equal to the number of animals with PD records.

In Models II to V, we estimated the proportion of phenotypic variance explained by the inclusion of each interaction. The most appropriate model was determined using the Akaike information criterion (AIC) in each model within each breed (Gurka, 2006). The lower values of AIC ( $-2 \log \text{likelihood} + 2 \times \text{number of parameters estimated in the model}$ ) determined the best fit models. In addition, we estimated correlations between direct and maternal genetic values of animals for each breed and model studied (SAS, 2004).

## RESULTS AND DISCUSSION

### Estimates of $r_{d-m}$ with Model I

The  $r_{d-m}$  estimated for Angus ( $-0.09 \pm 0.34$ ), Salers ( $-0.71 \pm 0.11$ ) and Braunvieh ( $-0.44 \pm 0.14$ ) were negative with Model I. Studies in México

información de Akaike (AIC) en cada modelo dentro de cada raza (Gurka, 2006). Los valores menores de AIC ( $-2 \log \text{likelihood} + 2 \times \text{número de parámetros estimados en el modelo}$ ) determinaron los modelos de mejor ajuste. Adicionalmente, se estimaron correlaciones entre valores genéticos directos y maternos de los animales, para cada raza y modelo estudiado (SAS, 2004).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Estimaciones de $r_{d-m}$ con el Modelo I

Las  $r_{d-m}$  estimadas para Angus ( $-0.09 \pm 0.34$ ), Sallers ( $-0.71 \pm 0.11$ ) y Suizo Europeo ( $-0.44 \pm 0.14$ ) fueron negativas con el Modelo I. En México se ha reportado  $r_{d-m}$  negativas en Brahman ( $-0.46$ ; Estrada *et al.*, 2008), Charolais ( $-0.72$ ; Ríos *et al.*, 2007), Simmental ( $-0.39$ ; Rosales *et al.*, 2004) y Tropicarne ( $-0.37$ ; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003). Las estimaciones de  $r_{d-m}$  en poblaciones bovinas para carne en Australia (Meyer, 1992), Brasil (Cabrera *et al.*, 2001), Canadá (Roso *et al.*, 2005), EE.UU. (Boldman *et al.*, 1991; Dodenhoff *et al.*, 1999a,b) y Francia (Phocas, 2009), también presentan una variabilidad importante ( $-0.78$  a  $0.97$ ). La diversidad en las estimaciones puede explicarse en parte como consecuencia de las condiciones y estructura de los datos de cada estudio. Esto refuerza la necesidad de estimar la  $r_{d-m}$  con precisión en las evaluaciones genéticas locales. La naturaleza de la variabilidad en las estimaciones de  $r_{d-m}$  no es clara, por lo que se ha señalado la dificultad de estimarla confiablemente (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b; Clément *et al.*, 2001). Ferraz *et al.* (2004) señalan posibles implicaciones de la magnitud de esta correlación genética; si es positiva o cero, la selección basada en el PD no representa un problema; si la correlación es negativa y alta, puede causar una disminución en el progreso genético, ya que parte de la ganancia obtenida por el aumento en el crecimiento del animal ocasionaría una reducción en la habilidad materna de las vacas y viceversa.

### Variabilidad explicada por las interacciones

La proporción de la varianza fenotípica explicada por el efecto de las interacciones  $s \times h$ ,  $s \times a$ ,  $s \times h-a$  o  $s \times gc$ , varió de 0.01 a 0.08 (Cuadro 2). Estos resultados indican que en algunos casos sería importante analizar la conveniencia de incluir alguna de estas interacciones en los modelos para la evaluación genética

have reported negative  $r_{d-m}$  in Brahman ( $-0.46$ ; Estrada *et al.*, 2008), Charolais ( $-0.72$ ; Ríos *et al.*, 2007), Simmental ( $-0.39$ ; Rosales *et al.*, 2004) and Tropicarne cattle ( $-0.37$ ; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003). Estimates of  $r_{d-m}$  in beef cattle populations in Australia (Meyer, 1992), Brazil (Cabrera *et al.*, 2001), Canada (Roso *et al.*, 2005), USA (Boldman *et al.* 1991; Dodenhoff *et al.*, 1999a,b) and France (Phocas, 2009) also show significant variability ( $-0.78$  to  $0.97$ ). The diversity of estimates could be explained partly as a result of the conditions and structure of the data from each study. This reinforces the need to estimate the  $r_{d-m}$  accurately in local genetic evaluations. The nature of variability in  $r_{d-m}$  estimates is not clear, thus the difficulty of having reliable estimates has been pointed out (Robinson, 1996b; Lee and Pollak, 1997b; Clément *et al.*, 2001). Ferraz *et al.* (2004) note possible implications of the magnitude of this genetic correlation; if it is positive or zero, the selection based on PD is not a problem; if the correlation is negative and high, it may cause a decline in genetic progress since part of the gain obtained from the increase in the growth of the animal would cause a reduction in the maternal ability of cows and *vice versa*.

### Variability explained by interactions

The proportion of phenotypic variance explained by the effect of interactions  $s \times h$ ,  $s \times a$ ,  $s \times h-a$  or  $s \times gc$ , ranged from 0.01 to 0.08 (Table 2). These results indicate that in some cases it would be worthwhile considering whether to include some of these interactions in models for PD genetic evaluation. In this regard, Henderson (1975) shows that the predictions of genetic values can be unbiased by ignoring some of the random effects in the models; however, there is an increase in the prediction error variance and thus it could cause a reduced response to selection.

The percentages of phenotypic variance explained by the variance of the interactions, using different models in the breeds studied ranged from 1 to 5, 2 to 6, 4 to 7, and 3 to 8, for  $s \times h$ ,  $s \times a$ ,  $s \times h-a$  and  $s \times gc$ . These results are similar to those obtained in other studies of beef cattle when including  $s \times h$  (Notter *et al.* 1992; Baschnagel *et al.*, 1999),  $s \times a$  (Robinson, 1996b; Lee and Pollak, 1997b),  $s \times h-a$  (Meyer, 1997; Dodenhoff *et al.*, 1999b) or  $s \times gc$  (Gutiérrez *et al.*, 2006). Of the four interactions studied, that which

del PD. Al respecto, Henderson (1975) muestra que las predicciones de los valores genéticos pueden ser insesgadas al ignorar algunos de los efectos aleatorios en los modelos; sin embargo, hay un aumento en la varianza del error de predicción y consecuentemente puede causar una menor respuesta a la selección.

Los porcentajes de la varianza fenotípica explicada por la varianza de las interacciones al usar los diferentes modelos en las razas variaron de 1 a 5, 2 a 6, 4 a 7, y 3 a 8, para  $s \times h$ ,  $s \times a$ ,  $s \times h - a$  y  $s \times gc$ . Estos resultados son similares a los de otros estudios con bovinos para carne al incluir  $s \times h$  (Notter *et al.*, 1992; Baschnagel *et al.*, 1999),  $s \times a$  (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b),  $s \times h - a$  (Meyer, 1997; Dodenhoff *et al.*, 1999b) o  $s \times gc$  (Gutiérrez *et al.*, 2006). De las cuatro interacciones estudiadas, la que explicó en mayor proporción la varianza fenotípica dependió de la población analizada; para Salers y Suizo Europeo fueron  $s \times gc$  y  $s \times h$  y para Angus no hubo diferencias importantes.

### Comparación de modelos

Las estimaciones de los valores de AIC para los modelos y razas estudiadas se muestran en el Cuadro 3. El Modelo I generalmente fue el de peor ajuste (último lugar en Angus y Suizo Europeo, y penúltimo en Salers). La jerarquización de modelos que incluyeron alguna interacción en cada raza estuvo relacionada directamente con los valores de la proporción de la varianza fenotípica explicada por el efecto de la interacción (Cuadro 2); a mayor proporción explicada por la interacción el modelo tuvo mejor ajuste. El

**Cuadro 2. Proporción de la varianza fenotípica explicada por la interacción semental por hato ( $s \times h$ ), por año ( $s \times a$ ), por hato-año ( $s \times h - a$ ) o por grupo contemporáneo ( $s \times gc$ ), para el análisis de peso al destete en las razas bovinas estudiadas.**

**Table 2. Proportion of phenotypic variance explained by sire×herd interaction ( $s \times h$ ), sire×year ( $s \times a$ ), sire×herd-year ( $s \times h - a$ ) or sire×contemporary group ( $s \times gc$ ) for analysis of weaning weight in the cattle breeds studied.**

Modelo	Razas		
	Angus	Salers	Suizo Europeo
II (+ $s \times h$ )	0.03±0.02	0.01±0.02	0.05±0.01
III (+ $s \times a$ )	0.04±0.01	0.06±0.01	0.02±0.01
IV (+ $s \times h - a$ )	0.04±0.01	0.07±0.01	0.04±0.01
V (+ $s \times gc$ )	0.04±0.03	0.08±0.01	0.03±0.01

explained most of the phenotypic variance depended on the population analyzed; for Salers and Braunvieh were  $s \times gc$  and  $s \times h$ , and for Angus there were no important differences.

### Model comparison

Estimates of the AIC values for the models and breeds studied are shown in Table 3. Model I showed the worst fit (last in Angus and Braunvieh, and the last but one in Salers). The ranking of models that included some interaction in each breed was directly related to the values of the proportion of phenotypic variance explained by the interaction effect (Table 2); the higher the proportion resulting from the

**Cuadro 3. Valores del criterio de información de Akaike (AIC), y correlaciones genéticas entre los efectos directos y maternos, estimados con los diferentes modelos de análisis de peso al destete en las razas bovinas estudiadas.**

**Table 3. Values of the Akaike information criterion (AIC), and genetic correlations between direct and maternal effects, estimated with different models of analysis of weaning weight in the cattle breeds studied.**

Modelo <sup>†</sup>	Angus		Salers		Suizo Europeo	
	AIC	$r_{d-m}$	AIC	$r_{d-m}$	AIC	$r_{d-m}$
I	22573.9	-0.09±0.34	31916.4	-0.71±0.11	95767.2	-0.44±0.14
II (+ $s \times h$ )	22568.6	1.00±2.25	31917.8	-0.67±0.17	95696.3	1.00±8.15
III (+ $s \times a$ )	22555.3	1.00±1.61	31817.6	-0.54±0.22	95719.1	0.13±0.47
IV (+ $s \times h - a$ )	22553.7	1.00±1.45	31816.8	-0.55±0.21	95714.2	0.46±1.82
V (+ $s \times gc$ )	22557.1	0.87±1.21	31799.8	-0.66±0.15	95717.6	-0.31±0.18

<sup>†</sup>Interacciones adicionales en los modelos: semental×hato, semental×año, semental×hato-año y semental×grupo contemporáneo, para los Modelos II, III, IV y V ♦ Additional interactions in the models: sire×herd, sire×year, sire×herd-year, and sire×contemporary group, for Models II, III, IV and V.

modelo más apropiado dependió de la raza: para Angus fue el que incluyó la interacción  $s \times h$ -a (Modelo IV), para Salers el que consideró la interacción  $s \times gc$  (Modelo V), y para Suizo Europeo el que incluyó la interacción  $s \times h$  (Modelo II).

Las  $r_{d-m}$  estimadas al incluir la interacción semental  $\times$  ambiente cambiaron en función de los modelos y las razas (Cuadro 3). La incorporación de  $s \times h$ ,  $s \times a$  o  $s \times h$ -a en los modelos para Angus y  $s \times h$  en Suizo Europeo causó que  $r_{d-m}$  no fuera estimable, lo que implica que la inclusión del efecto de semental  $\times$  ambiente no puede generalizarse para cualquier situación. Estos problemas para estimar  $r_{d-m}$  también fueron observados por Fridrich *et al.* (2005) en bovinos Tabapuá ( $r_{d-m} = 1.00 \pm 2.16$ ; 799 animales con registro de PD y 28946 en el pedigrí). Estos autores señalan que el valor estimado fue irregular y de precisión baja, debido a la cantidad pequeña de información usada en los análisis. En otros estudios se han obtenido estimadores de  $r_{d-m}$  de  $-1.00$  en Hereford (Cantet *et al.*, 1988; Pang *et al.*, 1994).

En bovinos para carne, Cantet *et al.* (1988) mencionan que generalmente la información de relaciones entre parientes es insuficiente para estimar con precisión los componentes de (co)varianza de efectos genéticos directos y maternos. Para obtener estimadores más confiables de los parámetros en una población, se requiere una gran cantidad de registros y elegir adecuadamente los efectos aleatorios (Schaeffer, 1986). Por tanto, los modelos que incluyeron alguna interacción en este estudio no serían útiles en la práctica.

Como se esperaba, en las tres poblaciones estudiadas la inclusión de  $s \times gc$  resultó en una  $r_{d-m}$  de magnitud menos negativa que con el Modelo I ( $-0.09$  a  $0.87$ ,  $-0.71$  a  $-0.66$ , y  $-0.44$  a  $-0.31$ ). Estos cambios son similares a los de estudios que en los modelos de análisis incluyeron  $s \times h$  ( $-0.50$  a  $-0.16$ ; Baschnagel *et al.*, 1999),  $s \times a$  ( $-0.29$  a  $-0.14$ ; Lee y Pollak, 1997b),  $s \times h$ -a ( $-0.42$  a  $-0.22$ ; Meyer, 1997) o  $s \times gc$  ( $-0.40$  a  $-0.20$ ; Gutiérrez *et al.*, 2006). De acuerdo con Gutiérrez *et al.* (2006),  $s \times gc$  puede depender de prácticas de manejo preferencial, lo que probablemente ocurra al analizar datos de campo debido al efecto de covarianzas ambientales entre los becerros contemporáneos o a la identificación errónea de animales.

Una reducción en las correlaciones entre los valores genéticos directos y maternos predichos por los modelos podría indicar un modelo más apropiado, en

interaction, the better the model adjustment. The most appropriate model depended on the breed: for Angus was the one that included the interaction  $s \times h$ -a (Model IV), for Salers the one considering the interaction  $s \times gc$  (Model V), and for Braunvieh that of interaction  $s \times h$  (Model II).

The  $r_{d-m}$  estimated when including the sire  $\times$  environment interaction changed depending on the models and breeds (Table 3). The addition of  $s \times h$ ,  $s \times a$  or  $s \times h$ -a in the models for Angus and  $s \times h$  for Braunvieh caused that  $r_{d-m}$  was not estimable, which means that the inclusion of sire  $\times$  environment effect can not be generalized for any situation. These problems in estimating  $r_{d-m}$  were also observed by Fridrich *et al.* (2005) in Tabapuá cattle ( $r_{d-m} = 1.00 \pm 2.16$ ; 799 animals with PD records and 28946 in the pedigree). These authors pointed out that the precision of the estimate was low due to the small amount of data used in the analysis. Other studies have obtained  $r_{d-m}$  estimates of  $-1.00$  in Hereford cattle (Cantet *et al.*, 1988, Pang *et al.*, 1994).

In beef cattle, Cantet *et al.* (1988) mention that in general the information of relationships between relatives is insufficient to accurately estimate the components of (co)variance of direct and maternal genetic effects. For more reliable estimates of the parameters in a population, a large number of records are required (Schaeffer, 1986), as well as adequately choosing the random effects. Therefore, the models that included an interaction in this study would not be useful in practice.

As expected, in the three populations studied, the inclusion of  $s \times gc$  resulted in a  $r_{d-m}$  of magnitude less negative than with Model I ( $-0.09$  to  $0.87$ ,  $-0.71$  to  $-0.66$ , and  $-0.44$  to  $-0.31$ ). These changes are similar to those of studies including in the analysis models  $s \times h$  ( $-0.50$  to  $-0.16$ ; Baschnagel *et al.*, 1999),  $s \times a$  ( $-0.29$  to  $-0.14$ ; Lee and Pollak, 1997b),  $s \times h$ -a ( $-0.42$  to  $-0.22$ ; Meyer, 1997) or  $s \times gc$  ( $-0.40$  to  $-0.20$ ; Gutiérrez *et al.*, 2006). According to Gutiérrez *et al.* (2006),  $s \times gc$  can depend on preferred management practices, which may probably occur in analyzing field data due to the environmental covariance effect between contemporary calves or the misidentification of animals.

A reduction in the correlations between direct and maternal genetic values predicted by the models may indicate a more appropriate model, particularly if the values are close to 1 or -1, indicating that in



particular cuando los valores se aproximan a 1 o  $-1$ , lo que indicaría que en estos casos las predicciones no aportan información adicional para la selección. Así, en Salers y Suizo Europeo las correlaciones entre los valores genéticos directos y maternos estimadas con el Modelo I fueron  $-0.50$  y  $-0.17$ , disminuyendo a  $-0.34$  y  $0.02$  cuando se utilizó el modelo que incluyó la interacción  $s \times gc$  (Modelo V), confirmando la ventaja de este último al incluir esta interacción. Por el contrario, en Angus las correlaciones obtenidas fueron  $0.54$  y  $0.99$  para los modelos I y V, lo que sugiere que el Modelo I fue el más apropiado.

Debido a los resultados diferentes obtenidos en las tres razas de bovinos productores de carne estudiadas, es recomendable analizar en cada caso la conveniencia de incluir el efecto aleatorio semental×ambiente en la evaluación genética nacional del PD. La magnitud de la proporción de la varianza fenotípica explicada por la interacción semental×ambiente podría ser un indicador de su posible inclusión en el modelo, siempre y cuando las (co)varianzas puedan estimarse con precisión.

### CONCLUSIONES

Las correlaciones estimadas entre los efectos genéticos directos y maternos para peso al destete, provenientes de análisis con el modelo sin la interacción semental×ambiente (semental×hato, semental×año, semental×hato-año y semental×grupo contemporáneo) en evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Angus, Salers y Suizo Europeo, fueron negativas. En general, la inclusión de la interacción semental×ambiente incrementó positivamente la magnitud de la correlación genética estimada entre los efectos directos y maternos, aunque en algunos casos los componentes de (co)varianza fueron poco precisos. Asimismo, la inclusión de la interacción semental×grupo contemporáneo, afectó menos que las otras interacciones la precisión en la estimación de los componentes de (co)varianza y provocó mejores relaciones entre valores genéticos predichos directos y maternos. Es recomendable incluir la interacción semental×grupo contemporáneo en el modelo de evaluación genética para peso al destete de las poblaciones Salers y Suizo Europeo.

these cases, predictions do not provide additional information for selection. Thus, in Salers and Braunvieh the correlations between direct and maternal genetic values estimated with Model I were  $-0.50$  and  $-0.17$ , decreasing to  $-0.34$  and  $0.02$  when using the model that included interaction  $s \times gc$  (Model V); thus confirming the advantage of the latter when including this interaction. By contrast, in Angus the correlations obtained were  $0.54$  and  $0.99$  for models I and V, suggesting that Model I was the most appropriate.

Due to the different results obtained in the three breeds of beef cattle studied, it is advisable to analyze in each case whether to include the random effect of sire×environment on the national genetic evaluation of PD. The magnitude of the proportion of phenotypic variance explained by sire×environment interaction could be an indicator of a possible inclusion in the model, provided that the (co)variances can be estimated with precision.

### CONCLUSIONS

The estimated correlations between direct and maternal genetic effects for weaning weight from the analyses with the model without the interaction sire×environment (sire×herd, sire×year, sire×herd-year and sire×contemporary group) in national genetic evaluations of Angus, Salers and Braunvieh cattle were negative. In general, the inclusion of sire×environment interaction positively increased the magnitude of the estimated genetic correlation between direct and maternal effects, although in some cases the precision of (co)variance components was low. Also, the inclusion of the interaction sire×contemporary group affected less than the other interactions the accuracy in estimating the (co)variance components and caused better relations between predicted genetic direct and maternal values. It is advisable to include the interaction sire×contemporary group in the genetic evaluation model for weaning weight of Salers and Braunvieh populations.

—End of the English version—

-----\*

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Asociación Angus Mexicana A. C., Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Salers A. C. y Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro, por facilitar la información productiva y genealógica utilizada en este estudio. Asimismo, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado para los estudios de Maestría en Ciencias del primer autor.

## LITERATURA CITADA

- Baker, R. L. 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle - A review. *In: Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 40: 285-303.
- Baschnagel, M. B., J. Moll, and N. Künzi. 1999. Comparison of models to estimate maternal effects for weaning weight of Swiss Angus cattle fitting sire $\times$ herd interaction as an additional random effect. *Liv. Prod. Sci.* 60: 203-208.
- BIF. 2002. Uniform Guidelines for Beef Improvement Programs. Eight edition. Beef Improvement Federation, Animal and Dairy Science Department, The University of Georgia. Athens, GA, USA. 165 p.
- 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.
- Boldman, K. G., L. D. Van Vleck, K. E. Gregory, and L. V. Cundiff. 1991. Estimates of direct and maternal parameters for 200-d weight in purebred and composite lines of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 69(Suppl. 1): 203.
- Cabrera M., E., A. V. Garnero, R. B. Lôbo, y R. J. Gunski. 2001. Efecto de la incorporación de la covarianza genética directa-materna en el análisis de crecimiento en la raza Nelore. *Livest. Res. Rural Develop.* 13(3): 1-6.
- Cantet, R. J. C., D. D. Kress, D. C. Anderson, D. E. Doornbos, P. J. Burfening, and R. L. Blackwell. 1988. Direct and maternal variances and covariances and maternal phenotypic effects on preweaning growth of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 66: 648-660.
- Clément, V., B. Bibé, É. Verrier, J-M. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and É. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genet. Sel. Evol.* 33: 369-395.
- 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. Ruíz-Flores. 2003. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: Selección de modelos. *Agrociencia* 37: 323-335.
- Estrada, L. R., M. J. G. Magaña, y C. J. C. Segura. 2008. Parámetros genéticos para caracteres de crecimiento predestete del ganado Brahman en el sureste de México. *In: Memorias de la XLIV Reunión Nacional de Investigación Pecuaria.* 3-8 de noviembre de 2008. INIFAP. Mérida, Yucatán. 166 p. (Resumen).
- Ferraz, P. B. F., A. de A. Ramos, L. O. C. da Silva, J. C. de Souza, and M. M. de Alencar. 2004. Alternative animal models to estimate heritabilities and genetic correlations between direct and maternal effects of pre and post-weaning weights of Tabapuá cattle. *Arch. Latin. Prod. Anim.* 12: 119-125.
- Fridrich, A. B., M. A. Silva, D. Fridrich, G. S. S. Corrêa, L. O. C. Silva, E. S. Sakaguti, I. C. Ferreira, y B. D. Valente. 2005. Interação genótipo $\times$ ambiente e estimativas de parâmetros genéticos de características ponderais de bovinos Tabapuá. *Arq. Bras. Med. Vet. Zoot.* 57: 663-672.
- Gurka, M. J. Selecting the best linear mixed model under REML. *The Am. Statistician* 60: 19-26.
- Gutiérrez, J. P., I. Fernández, I. Álvarez, L. J. Royo, and F. Go-yache. 2006. Sire $\times$ contemporary group interactions for birth weight and preweaning growth traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *Liv. Sci.* 99: 61-68.
- Henderson, C. R. 1975. Comparison of alternative sire evaluation methods. *J. Anim. Sci.* 41: 760-770.
- Hohenboken, W. D., and J. S. Brinks. 1971. Relationships between direct and maternal effects on growth in Herefords: III Covariance of paternal half-brother and sister performance. *J. Anim. Sci.* 32: 35-42.
- Koch, R. M. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 35: 1316-1323.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997a. Influence of partitioning data by sex on genetic variance and covariance components for weaning weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 75: 61-67.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997b. Relationship between sire $\times$ year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *J. Anim. Sci.* 75: 68-75.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Liv. Prod. Sci.* 31: 179-203.
- Meyer, K. 1994. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Liv. Prod. Sci.* 38: 91-105.
- Meyer, K. 1997. Estimates of genetic parameters for weaning weight of beef cattle accounting for direct-maternal environmental covariances. *Liv. Prod. Sci.* 52: 187-199.
- Notter, D. R., B. Tier, and K. Meyer. 1992. Sire $\times$ herd interactions for weaning weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 70: 2359-2365.
- Pang H., M. F. Liu, M. Makarechian, and R. T. Berg. 1994. Estimation of variance components due to direct and maternal effects for growth traits of young beef bulls in four breed groups. *In: Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Liv. Prod.* Guelph, Ontario, Canada. 17: 229-232.
- Phocas, F. 2009. Genetic analysis of breeding traits in a Charolais cattle population segregating an inactive myostatin allele. <http://jas.fass.org/cgi/reprint/jas.2008-1426v1>. (Consulta: mayo de 2009).
- Ríos U., A., G. Martínez V., S. Tsuruta, J. K. Bertrand, V. E. Vega M., y M. Montaña B. 2007. Estimadores de paráme-

- tros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Téc. Pec. Méx.* 45: 121-130.
- Robinson, D. L. 1996a. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for the weights of Australian Angus cattle. *Liv. Prod. Sci.* 45: 1-11.
- Robinson, D. L. 1996b. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Liv. Prod. Sci.* 45: 111-122.
- Rosales A., J., M. A. Elzo, M. Montaña B., y V. E. Vega M. 2004. Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento predestete en la población mexicana de Simmental. *Téc. Pec. Méx.* 42: 171-180.
- Roso, V. M., and F. S. Schenkel. 2006. AMC- A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. *In: Proc. 8th World Congress on Genetics Applied to Liv. Prod.* Belo Horizonte, Brazil. Poster 27-26.
- Roso, V. M., F. S. Schenkel, S. P. Miller, and J. W. Wilton. 2005. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. *J. Anim. Sci.* 83: 1780-1787.
- SAS Institute. 2004. SAS/STAT 9.1 User's guide Volumes 1-7. SAS Publishing, Cary, NC, USA. 5180 p.
- Schaeffer, L. R. 1986. Estimation of variances and covariances within the allowable parameter space. *J. Dairy Sci.* 69: 187-194.
- Waldron, D. F., C. A. Morris, R. L. Baker, and D. L. Johnson. 1993. Maternal effects for growth traits in beef cattle. *Liv. Prod. Sci.* 34: 57-70.