

Análises uni e bicaráter em características de crescimento da raça Simental

Single and multitrait analyses in growth traits of Simmental breed

Luiz Fernando Aarão Marques,* Henrique Nunes de Oliveira,** Jonas Carlos Campos Pereira,***
André Luiz Soares e Silva*

Resumo

Foram usados 25.812 animais com informações de genealogia e 7.587 indivíduos com produções, referentes a pesos, desde o nascimento até os dois anos de idade, para estimar, com o *software* MTDFREML, os componentes de variância e comparar os resultados de análises uni e bicaráter para os efeitos genéticos direto e materno da raça Simental no Brasil. Modelos alternativos, admitindo ou não os efeitos maternos, genético e de ambiente permanente, foram admitidos para análises univariadas até 1 ano de idade. As análises de características múltiplas (bivariadas) foram realizadas com o modelo completo, combinando o peso à desmama (205 dias) com cada um dos outros pesos. As correlações genéticas foram altas e positivas entre efeitos diretos, médias entre o efeito direto do peso à desmama e efeitos maternos dos demais pesos, e baixas entre o efeito materno do peso à desmama e os efeitos maternos dos demais pesos. Os efeitos maternos são importantes para a raça Simental no Brasil e devem ser considerados em um programa de seleção. Considerando o valor 0,76 obtido em análises bicaráter, para a correlação genética entre o efeito direto dos pesos à desmama e peso até 1 ano e os valores de herdabilidade total, respectivamente 0,19 e 0,21 maior ganho genético poderá ser obtido enfocando a seleção aos 205 e 365 dias de idade.

Palavras-chave: pesos; análise bicaráter; REML; gado de corte.

Abstract

Records of birth, 100 day, weaning, yearling, 450 day, 550 day and two year weights of 7,587 calves and 25,812 pedigree data of animals were used to estimate genetic parameters by MTDFREML *animal models* of Simmental cattle raised in Brazil. The simplest model 1 has additive genetic and residual effect. The most complex model 6 has that effects plus effect maternal additive, covariance between direct and maternal effects and maternal permanent effect. Compared to model 6, model 5 does not have covariance effect and model 4 does not consider maternal permanent effect. Models 2 and 3 has the effects of the model 1 and, additionally maternal permanent effect and maternal genetic effect respectively. Taking into account the interest in maternal effects, all products obtained by embryo transfer were excluded. The contemporaries groups were formed by animals born in the same herd, year, season, sex and nutritional system. The maternal effects were important for Simmental cattle before weaning and should be included in beef cattle breeding programs, preferentially with multitrait analyses. The genetic correlation (direct effect) between weaning and yearling weights (.76) and the total heritabilities (.19 and .21), obtained by multitrait analyses would indicate selection on these traits by total gain.

Keywords: growth; multitrait analysis; REML; beef cattle.

Introdução

O uso de parentes, aumentando as informações de famílias para seleção de animais, é um processo antigo, mas sua viabilidade computacional em uso prático só ocorreu quando Henderson (1976) desenvolveu um algoritmo para inversão rápida da matriz de parentesco, possibilitando incluir todos

os animais da população com diferentes graus de relacionamento genético. Adotando análises uni ou multicaracteres, as equações do Modelo Misto (EMM) em REML (Máxima Verossimilhança Restrita) são utilizadas em programas de avaliação genética sob modelo animal, incluindo informações de parentesco.

* Professores do Departamento de Zootecnia da Faculdade de Veterinária (UFF). Rua Vital Brazil Filho, 64, Niterói, RJ. C. Postal 10.086, CEP 24230-340 Email: mzolfam@vm.uff.br

** Professor da UNESP/Botucatu. Departamento de Melhoramento e Produção Animal. FMVZ. Lageado. C. Postal 560, CEP 18168-000. Botucatu, SP Email: hnunes@fca.unesp.br

*** Professor da Escola de Veterinária da UFMG. Av. Antônio Carlos. C. Postal 567, CEP 30161-970. Belo Horizonte, MG. Email: jonas@vet.ufmg.br

Pesquisadores como Quaas e Polack (1980), Meyer (1989) e Boldman et al. (1995), desenvolveram algoritmos e técnicas computacionais que possibilitaram o uso destes procedimentos na obtenção de valores gênicos na seleção de gado de corte. A natureza complexa das relações dos componentes maternos (σ^2_m , σ^2_{am} e σ^2_c), com o efeito genético direto (σ^2_a) e com o ambiente (σ^2_e), foi investigada por Willham (1972), que estabeleceu seus coeficientes de trilha. O objetivo deste estudo foi comparar estimativas dos parâmetros genéticos incluindo os efeitos direto e materno dos pesos em diversas idades, combinados em diferentes modelos e técnicas de análises na raça Simental.

Material e métodos

Um arquivo de cadastro de animais com 34.684 registros de *pedigree* e um arquivo com 83 mil pesagens individuais obtidas a intervalos trimestrais, correspondentes a 16.972 animais com mínimo de 87,5% Simental-zebu (7/8 SZ) foram cedidos pela Associação Brasileira de Criadores da Raça Simental (ABCRS). Para possibilitar o estudo dos efeitos maternos, todos os produtos obtidos por transferência de embrião (TE) foram excluídos dos arquivos de pesagens. Os pesos foram padronizados pela expressão:

$$PP_i = PN + [(P_i - PN) / (D_i)] (I_i), \text{ em que}$$

PP_i = peso padronizado para I_i ,

P_i = peso observado próximo à idade-padrão I_i ,

PN = peso ao nascer,

I_i = idade-padrão, $[i = 1 (100 \text{ dias}), \dots, 6 (730 \text{ dias})]$,

D_i = idade em dias, quando da observação de P_i ,

Os componentes de variância e os parâmetros genéticos foram estimados com uso do aplicativo MTDREML (Boldman et al., 1995) em BLUP, após definir como pertencentes ao mesmo grupo de contemporâneos (GC), os animais de igual sexo, nascidos no mesmo ano-estação, criados sob igual regime alimentar na mesma fazenda. De modo geral, as fazendas incluídas no estudo não utilizam estação de monta e os nascimentos estão distribuídos de modo equivalente ao longo do ano. Para as análises unicaráter, os seguintes modelos foram usados, admitindo ou ignorando os componentes maternos (σ^2_a , σ^2_m , σ^2_c) e/ou a co-variância (σ^2_{am}) entre os efeitos genéticos direto e materno:

$$Y_{ijkno} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + e_o \quad [1]$$

$$Y_{ijkmo} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + c_m + e_o \quad [2]$$

$$Y_{ijkmo} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + m_n + e_o \quad [3]$$

$$Y_{ijkmo} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + m_n + e_o \quad [4]$$

$$Y_{ijkmo} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + m_n + c_m + e_o \quad [5]$$

$$Y_{ijkmo} = GC_i + IV_j + b_1 (ID_k - ID) + a_n + m_n + c_m + e_o \quad [6]$$

em que:

Y_{ijkmo} = pesos ao nascer, aos 100, aos 205, aos 365, aos 450, aos 550 ou aos 730 dias de idade,

GC_i = efeito do grupo "i" de animais contemporâneos (GC),

IV_j = efeito da idade "j" da vaca ao parto,

b_1 = coeficiente de regressão linear,

ID_k = efeito da co-variável ID,

ID = idade média próxima das pesagens aos 100, 205, 365, 450, 550 ou aos 730 dias,

a_n = efeito genético aditivo direto do animal "n",

m_n = efeito genético aditivo materno "n",

c_m = efeito do ambiente permanente "m", comum a irmãos maternos,

e_o = erro aleatório associado a cada observação.

Em forma matricial, os modelos adotados podem ser descritos pelo modelo linear misto:

$$y = Xb + Z_a u_a + Z_m u_m + Z_c u_c + e$$

Onde X corresponde à matriz de incidência, que associa os efeitos fixos (Grupos de Contemporâneos, Idade da Vaca ao Parto e Idade à Pesagem) ao vetor b de parâmetros. As matrizes Z_a , Z_m e Z_c associam os efeitos aleatórios genético direto, genético materno e de ambiente materno permanente, aos respectivos vetores (u_a , u_m , u_c). O vetor e representa o erro aleatório. Para análises bicaráter, o peso aos 205 dias (desmama) foi pareado com o peso ao nascer, com o peso aos 100 dias, com o peso aos 365 dias e com o peso aos 550 dias de idade. Em esquema matricial, considerando o Peso à Desmama (característica 1 - com efeito materno) e o peso aos 550 dias (característica 2), estas equações podem ser descritas pelo modelo linear misto:

$$\begin{array}{|c|} \hline Y_1 \\ \hline Y_2 \\ \hline \end{array} = \begin{array}{|cc|} \hline X_1 & 0 \\ \hline 0 & X_2 \\ \hline \end{array} \begin{array}{|c|} \hline b_1 \\ \hline b_2 \\ \hline \end{array} + \begin{array}{|cccc|} \hline Z_1 & 0 & Z_m & Z_c \\ \hline 0 & Z_2 & 0 & 0 \\ \hline \end{array} \begin{array}{|c|} \hline u_a \\ \hline u_m \\ \hline u_c \\ \hline \end{array} + \begin{array}{|c|} \hline e_1 \\ \hline e_2 \\ \hline \end{array}$$

onde y_1 e y_2 são vetores correspondentes às características 1 e 2. A matriz de (co)variâncias para análises bivariadas, por exemplo: 1 = peso aos 205 dias e 2 = peso aos 550 dias de idade, pode ser representada como a seguir:

$$\begin{array}{|c|} \hline u_a \\ \hline u_m \\ \hline u_c \\ \hline e_1 \\ \hline e_2 \\ \hline \end{array} = \begin{array}{|ccccc|} \hline g_{11}A & g_{12}A & g_{13}A & 0 & 0 & 0 \\ \hline & g_{22}A & g_{23}A & 0 & 0 & 0 \\ \hline & & g_{33}A & 0 & 0 & 0 \\ \hline & & & \text{SIMÉTRICA} & & \\ \hline & & & & g_{44}I & 0 & 0 \\ \hline & & & & & \sigma^2_{e1}I & 0 \\ \hline & & & & & & \sigma^2_{e2}I \\ \hline \end{array}$$

Resultados e discussão

O modelo mais simples (modelo 1) é o único que não considera efeito materno. Portanto, excetuando o erro, toda a variância encontrada tem origem no componente genético aditivo direto (s^2_a). Entre todas as características, nos modelos alternativos, o peso ao nascer apresentou os maiores valores de herdabilidade direta (h^2_a). Nos modelos 3 e 5, que consideram nula a co-variância entre os efeitos genéticos direto e materno, as estimativas de herdabilidade direta para o peso ao nascer foram $0,21 \pm 0,04$ e $0,21 \pm 0,04$, que são menores que as obtidas para os modelos 4 e 6, nos quais a co-variância entre os efeitos genéticos direto e materno (Tabela 1) tem valor não nulo ($s^2_{am} \neq 0$). Para pesos na fase de aleitamento e em idades próximas aos 100 dias, são raras as referências de herdabilidade na raça Simental.

Tabela 1 – Estimativas de herdabilidade para os efeitos direto e materno, correlação genética entre efeitos genéticos direto e materno, proporções fenotípicas do efeito de ambiente materno permanente e do componente de co-variância entre os efeitos genéticos direto e materno, com erros-padrão, para os pesos até 1 ano de idade

	PESOS			
	Nascer	100 dias	205 dias	365 dias
MODELO 1				
h^2_T	0,37	0,19	0,19	0,21
h^2_a	0,37 ± 0,04	0,19 ± 0,07	0,19 ± 0,04	0,21 ± 0,04
MODELO 2				
h^2_T	0,24	0,12	0,12	0,16
h^2_a	0,24 ± 0,03	0,12 ± 0,06	0,12 ± 0,03	0,16 ± 0,04
c^2	0,11 ± 0,02	0,18 ± 0,08	0,09 ± 0,02	0,09 ± 0,02
MODELO 3				
h^2_T	0,27	0,19	0,13	0,18
h^2_a	0,21 ± 0,04	0,19 ± 0,08	0,08 ± 0,03	0,15 ± 0,04
h^2_m	0,11 ± 0,02	0,00 ± 0,00	0,10 ± 0,02	0,08 ± 0,02
MODELO 4				
h^2_T	0,25	0,19	0,11	0,14
h^2_a	0,23 ± 0,04	0,19 ± 0,09	0,09 ± 0,03	0,17 ± 0,05
h^2_m	0,13 ± 0,03	0,00 ± 0,00	0,12 ± 0,04	0,13 ± 0,05
r_{Gam}	-0,18 ± 0,21	0,00 ± 0,00	-0,19 ± 0,39	-0,40 ± 0,59
MODELO 5				
h^2_T	0,23	0,12	0,12	0,16
h^2_a	0,21 ± 0,04	0,12 ± 0,07 0	0,08 ± 0,03	0,15 ± 0,04
h^2_m	0,06 ± 0,02	0,00 ± 0,00	0,07 ± 0,03	0,02 ± 0,03
c^2	0,07 ± 0,02	0,17 ± 0,07	0,04 ± 0,03	0,07 ± 0,03
MODELO 6				
h^2_T	0,31	0,12	0,11	0,13
h^2_a	0,25 ± 0,04	0,12 ± 0,07	0,09 ± 0,03	0,17 ± 0,05
h^2_m	0,10 ± 0,03	0,00 ± 0,00	0,09 ± 0,04	0,06 ± 0,05
r_{Gam}	0,25 ± 0,22	0,00 ± 0,00	-0,17 ± 0,04	-0,41 ± 0,59
c^2	0,03 ± 0,02	0,17 ± 0,07	0,04 ± 0,02	0,07 ± 0,03

h^2_T = herdabilidade total.

h^2_a = herdabilidade direta.

h^2_m = herdabilidade materna.

r_{Gam} = coeficiente de correlação entre os efeitos genético direto e materno

Usando o método III de Henderson, sob modelo touro sem matriz de parentesco, Marques (1983) encontrou valor igual a 0,60±0,20 para o peso padronizado aos 90 dias de idade. Nokoi et al. (1997), aplicando o modelo animal completo (modelo 6), em características de crescimento, obtidas mensalmente em animais da raça *Japanese Black*, que é derivada da raça Simental, estimaram em 0,21±0,06 a herdabilidade para o efeito direto do peso aos três meses de idade. Na Tabela 1, observa-se que a herdabilidade do peso aos 205 dias de idade obtida com o modelo 1, igual a 0,19±0,04 superou em mais de 100% as outras estimativas, com exceção do modelo 2, para o qual foi estimada herdabilidade para efeito direto igual a 0,12±0,04. Usando os modelos 3, 4, 5 e 6, foram estimados 0,08±0,03; 0,09±0,04; 0,08±0,03 e 0,09±0,04 para a herdabilidade direta, nesta mesma ordem. De acordo com Willham (1972), se os efeitos maternos existem, estes devem ser considerados na estimativa dos parâmetros genéticos, para eficiência da seleção do peso à desmama. Nesse caso, a utilização da estimativa de herdabilidade total ($h^2_T = 0,11$), obtida com o modelo completo (modelo 6), que inclui o conjunto de efeitos maternos descritos por Willham (1972), apesar de menor magnitude, pode melhor expressar o fenótipo, porque considera os componentes genéticos totais, a co-variância entre os efeitos genéticos direto e materno e ainda o efeito de ambiente materno permanente. Para o peso aos 365 dias de idade, a herdabilidade apresentada na Tabela 1, obtida com o modelo

mais simples, igual a 0,21±0,04, foi maior que o valor 0,13±0,11 obtido por Marques (1983), que usou o modelo touro, sem matriz de parentesco, para analisar 5 rebanhos da raça Simental e mestiços, sob monta natural, nos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. A Tabela 2 mostra herdabilidades iguais a 0,27±0,06; 0,25±0,07 e 0,33±0,15 para os pesos aos 450, 550 e 730 dias de idade, enquanto valores próximos, iguais a 0,33±0,14; 0,28 e 0,29±0,04 obtidos com o modelo 1, são referenciados por Swalve (1993), Meyer (1994) e Robinson (1996), para os pesos ao sobreano e aos dois anos de idade. Concluindo da mesma forma, Waldron et al. (1993) justificam que depois da desmama, os efeitos maternos decrescem de importância, ao longo do desenvolvimento do animal. Os autores sugerem incluir os efeitos maternos (σ^2_m , σ^2_{am} e σ^2_c) quando o interesse é dimensioná-los e obter sua relação genética.

Análises bicaráter, combinando o peso à desmama com os pesos ao nascer, aos 100, aos 365 e aos 550 dias de idade foram usadas para estimar as herdabilidades total, direta e materna e os valores encontram-

Tabela 2 – Componentes de variância e estimativas de herdabilidade para efeito direto, dos pesos após um ano de idade, obtidos em análise univariada

Modelo 1	PESOS		
	450 dias	550 dias	730 dias
σ^2_a (kg ²)	803,74	885,16	1852,50
σ^2_e (kg ²)	2130,90	2602,62	3682,80
σ^2_P (kg ²)	2934,64	3487,79	5535,30
h^2_a	0,27±0,06	0,25±0,07	0,33±0,15

σ^2_a = Componente de variância do efeito genético aditivo direto.

σ^2_e = Componente de variância do erro

σ^2_P = Componente de variância fenotípica

h^2_a = herdabilidade direta

se na Tabela 3. Comparando as Tabelas 1 e 3, observa-se que os valores de herdabilidade para o efeito direto (h^2_a), dos pesos aos 205 e 365 dias, foram maiores (0,13 vs 0,09 e 0,19 vs 0,17) em análises combinadas (P2P3), do que em análises de característica única. Esta diferença, favorável para características múltiplas, indica que a seleção para pesos à desmama e a um ano de idade, usando informações combinando ambos pesos, pode ser mais eficiente que o uso de parâmetros estimados por análise unicaráter, porque, além dos maiores valores de herdabilidade encontrados, também foi estimado valor alto e positivo, igual a 0,76, para a correlação genética do efeito direto entre os pesos aos 205 e aos 365 dias de idade.

Tabela 3: Estimativa de herdabilidade total (h^2_T) e herdabilidades para os efeitos direto (h^2_a) e materno (h^2_m), correlação genética ($r_{G_{am}}$) entre os efeitos direto e materno, proporções fenotípicas do efeito de ambiente materno permanente (c^2) e do componente de co-variância (σ_{am}/σ_p) entre os efeitos genéticos direto e materno, obtidos para análises bivariadas

Parâmetro	PN	P100	P205	P365	P550
h^2_T	0,23	0,09	0,13	0,15	0,24
h^2_a	0,22	0,08	0,13	0,19	0,24
h^2_m	0,05	0,00	0,05	0,06	-
$r_{G_{am}}$	-0,10	0,85	-0,17	-0,41	-
c^2	0,07	0,17	0,02	0,03	-
σ_{am}/σ_p	-0,01	0,00	-0,01	-0,04	-

Em princípio, para o melhoramento animal, a técnica de análise de características conjuntas, como a bicaráter, tem mesmo este objetivo, isto é, alcançar maior eficiência na resposta à seleção, porque utiliza de modo mais intenso as informações disponíveis. Considera a existência de valores ausentes (*missing values*) após a desmama, de modo geral ocasionados pela seleção seqüencial já realizada e faz uso, inclusive, das correlações entre variáveis dependentes (pesos), para obtenção dos resultados. Há alguns anos, tem sido dada preferência à técnica de análise bicaráter, para obtenção de componentes de (co)variância e parâmetros genéticos em gado de corte, por exemplo, os trabalhos de Quaas e Pollack (1980), Elzo et al. (1987), Eler et al. (1995). Na Tabela 4 estão apresentadas as estimativas de correlações genéticas entre os pesos analisados.

Considerando os valores de herdabilidades total, direta e materna dos pesos aos 205 e 365 dias e as correlações genéticas obtidas sob análises conjuntas de duas características (bicaráter), maior ganho genético poderá ser alcançado com a seleção de animais entre as fases de desmama e um ano de idade. Entretanto, altos valores positivos de correlações entre os da raça Simental nas diversas idades indicam a possibilidade de ocorrer um indesejável aumento do peso médio ao nascimento.

Referências

- BOLDMAN, K. G., KRIESE, L. A., VAN VLECK, L. D. et al. *A Manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT)*. Lincoln: Department of Agriculture/ Agricultural Research Service, 1995.
- ELER, J. P., VAN VLECK, L. D., FERRAZ, J. B. S. et al. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.*, v. 73, n. 8, p. 3253-3258, 1995.
- ELZO, M. A., POLLACK, E. J., QUAAS, R. L. Genetic trends due to bull selection and differential usage in the simmental population. *J. Anim. Sci.*, v. 64, n. 3, p. 983-991, 1987.
- HENDERSON, C. R. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. *Biometrics*, vol. 32, n. 1, p. 69, 1976.
- MARQUES, L. F. A. Fatores genéticos no desenvolvimento do gado Simental. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 20. 1983, Pelotas. *Anais...*, Pelotas, SBZ, 1983, p. 231.
- MEYER, K. Restricted Maximum Likelihood to estimate variance components for animal models with several random effects using a derivative-free algorithm. *Genet. Select. Evol.*, v. 21, n. 3, p. 317-340, 1989.

Tabela 4 – Correlações genéticas entre os efeitos direto e materno do peso aos 205 dias de idade e efeitos direto e materno dos pesos ao nascer, aos 100, aos 365 e aos 550 dias de idade, obtidas de análises de bivariadas

Peso	PN(d)	PN(m)	P100(d)	P100(m)	P365(d)	P365(m)	P550(d)
P205(d)	0,67	0,24	0,93	0,62	0,76	-0,24	0,87
P205(m)	0,03	0,21	0,10	0,49	0,34	0,40	0,10

PN(d) = peso ao nascer, efeito direto. PN(m) = peso ao nascer, efeito materno.

P100(d) = peso aos 100 dias, efeito direto. P100(m) = peso aos 100 dias, efeito materno.

P205(d) = peso aos 205 dias, efeito direto. P205(m) = peso aos 205 dias, efeito materno.

P365(d) = peso aos 365 dias, efeito direto. P365(m) = peso aos 365 dias, efeito materno.

P550(d) = peso aos 550 dias de idade, efeito direto.

Conclusões

Os parâmetros genéticos estimados com modelo completo foram maiores sob análises bicaráter, sugerindo que este critério de seleção é vantajoso para obtenção de ganhos genéticos, comparado ao de característica única.

Em análises bicaráter obtiveram-se valores médios e altos de correlações genéticas indicando que a seleção indireta entre características pode ser aplicada.

Com base nas herdabilidades, total, direta e materna dos pesos aos 205 e 365 dias e nas correlações entre estes pesos, sob análises bicaráter em modelo completo, maior ganho total poderá ser alcançado selecionando os animais entre as fases de desmama e um ano de idade. Contudo, em face dos altos valores positivos encontrados para as correlações entre pesos nas diversas idades, deve-se considerar a possibilidade indesejável de aumento do peso médio ao nascer da raça Simental no Brasil.

MEYER, K. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.*, v. 38, n. 1,2, p. 91-105, 1994.

NOKOI, N. MORIYA, K., SASAKI, Y. A measure for predicting genetic merit for milking and nursing ability in beef cattle. *Animal Science*, v. 65, n. 1, p. 39-43, 1997.

QUAAS, R. L., POLLACK, E. J. Mixed Model Methodology for farm and ranch beef cattle testing program. *J. Anim. Sci.*, v. 51, n. 6, p. 1277-1289, 1980.

ROBINSON, D. L., Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* v. 45, n.1, p. 1-11, 1996.

SWALVE, H. H. Estimation of direct and maternal (co)variance components for growth traits in Australian beef cattle. *J. Anim. Breed. Genet.*, v. 110, n. 2, p. 241-252, 1993.

WALDRON, D. F., MORRIS, R. L., BACKER, JOHNSON, D. L. Maternal effects for growth traits in beef cattle. *Livestock Production Science*, v. 34, n. 1, p. 57-70, 1993.

WILLHAM, R. L. The role of maternal effects in animal breeding III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J. Anim. Sci.*, v. 35, n. 6, p. 1288-1293, 1972.