

# ASOCIACIÓN GENÉTICA DEL ÍNDICE DE PRODUCTIVIDAD ANUAL CON CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y DE CRECIMIENTO EN BOVINOS PRODUCTORES DE CARNE

## GENETIC ASSOCIATION OF ANNUAL PRODUCTIVITY INDEX WITH REPRODUCTIVE AND GROWTH TRAITS IN BEEF CATTLE

Jorge Ángel **Hidalgo-Moreno**<sup>1</sup>, Rafael **Núñez-Domínguez**<sup>1\*</sup>, Joel **Domínguez-Viveros**<sup>2</sup>,  
Rodolfo **Ramírez-Valverde**<sup>1</sup>, Felipe **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. Universidad Autónoma de Chihuahua. 31453. Periférico Francisco R. Almada Km 1.

### RESUMEN

El desempeño reproductivo de la vaca y su habilidad materna inciden en la rentabilidad de los sistemas de producción vaca-becerro. El objetivo de este estudio fue estimar componentes de (co)varianza, índice de herencia ( $h^2$ ) para el índice de productividad anual (IP), con edad al primer parto (EPP), intervalo entre partos (IEP) y peso al destete (PD), y correlaciones genéticas ( $r_g$ ) entre estas características, así como la respuesta a la selección en IP. El IP se calculó como el PD de la cría por 365, entre el IEP. Los registros de comportamiento utilizados son de bovinos Brangus Negro (BN), Salers (SA) y Suizo Europeo (SE), provenientes de ranchos en varias entidades federativas de México; el pedigrí incluyó 68 474 (BN), 15 594 (SA) y 187 294 (SE) bovinos. Análisis univariados y bivariados, que consideran el modelo animal, se realizaron para estimar componentes de (co)varianza y parámetros genéticos mediante el método de máxima verosimilitud restringida, con el programa ASReml. Los  $h^2$  directos para IP variaron de 0.06 a 0.12, para EPP de 0.01 a 0.15, para IEP de 0.07 a 0.12 y para PD de 0.15 a 0.23. Los estimadores de  $r_g$  oscilaron de -0.09 a -0.76 para IP-EPP, de -0.90 a -0.93 para IP-IEP y de 0.17 a 0.97 para IP-PD. La selección para PD dio como resultado cambios correlacionados en IP mayores (entre 0.06 y 1.53 kg vaca<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) que cuando se utilizó la selección directa para IP. Las correlaciones genéticas de IP con las otras características fueron favorables. La selección para PD, y después para IP, puede mejorar genéticamente la productividad anual de las vacas.

**Palabras clave:** análisis bivariados, modelo animal, índice de herencia, correlación genética.

\* Autor para correspondencia ♦ Author for correspondence.

Recibido: junio, 2018. Aprobado: septiembre, 2018.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 53: 1203-1220. 2019.

### ABSTRACT

The reproductive performance of the cow and its maternal ability affect the profitability of the cow-calf production systems. The objective of this study was to estimate components of (co) variance, heritability ( $h^2$ ) for the annual productivity index (PI), age at first calving (AFC), calving interval (CI) and weaning weight (WW), and genetic correlations ( $r_g$ ) among these traits, as well as the response to the selection in PI. The PI was calculated as the WW of the calf times 365, divided by the CI. The performance records used are from Brangus Negro (BN), Salers (SA) and Suizo Europeo (SE) cattle, coming from ranches in several Mexican states; the pedigree included 68 474 (BN), 15 594 (SA) and 187 294 (SE) animals. Univariate and bivariate analysis, which consider the animal model, were performed to estimate components of (co) variance and genetic parameters using the restricted maximum likelihood method, with the ASReml program. The direct  $h^2$  for PI varied from 0.06 to 0.12, for AFC from 0.01 to 0.15, for CI from 0.07 to 0.12 and for WW from 0.15 to 0.23. The estimators of  $r_g$  ranged from -0.09 to -0.76 for PI-AFC, from -0.90 to -0.93 for PI-CI and from 0.17 to 0.97 for PI-WW. The selection for WW resulted in higher PI correlated changes (between 0.06 and 1.53 kg cow<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) than those obtained when using the direct selection for PI. The genetic correlations of PI with the other traits were favorable. The selection for WW, and then for PI, can genetically improve the annual productivity of cows.

**Key words:** bivariate analysis, animal model, heritability, genetic correlation.

## INTRODUCCIÓN

En los sistemas de producción vaca-becerro, la rentabilidad se determina principalmente por la productividad de las vacas. El inicio y longitud de la vida productiva de las vacas, el número de becerros producidos y los kilogramos de becerros destetados por vaca por unidad de tiempo son factores de importancia económica (Santana *et al.*, 2013; Schmidt *et al.*, 2018). Hatos en los que las vacas paren con regularidad y por largo tiempo, requieren menos vaquillas de reemplazo que hatos en los cuales las vacas tienen altas probabilidades de no quedar gestantes y desecharse en edades tempranas. Lo ideal es que una vaca destete becerros pesados y al mismo tiempo consiga mantener una condición corporal para parir un becerro cada año (Azevêdo *et al.*, 2005; Magnabosco *et al.*, 2016). En resumen, la productividad de la vaca depende no sólo de su precocidad sexual y desempeño reproductivo, sino también de su habilidad materna que se refleja en la supervivencia y el peso de sus crías al destete.

En este contexto, la evaluación de la productividad de las vacas demanda el uso de índices que engloben además de su fertilidad, su habilidad materna. Para evaluar la productividad de bovinos Nelore en Brasil, Lôbo (1996) propuso un índice de productividad anual (IP) que expresa los kilogramos de becerro destetado durante un año por una vaca, e incluye su fertilidad y habilidad materna; este índice evalúa conjuntamente el intervalo entre partos (IEP) de las vacas y el peso al destete (PD) de sus crías. Silveira *et al.* (2004) estimaron heredabilidad baja para IP (0.06), mientras que Campello *et al.* (1999) publicaron valores altos (0.49), lo cual sugiere variabilidad suficiente para lograr progreso genético. Además, se han estimado correlaciones genéticas favorables de IP con características como intervalo entre partos (IEP -0.82, -0.90; McManus *et al.*, 2002; Silveira *et al.*, 2004), edad al primer parto (EPP; -0.89, Silveira *et al.*, 2004), fecha de parto (-0.86; Silveira *et al.*, 2004), peso al nacimiento (0.27, McManus *et al.*, 2002) y peso al destete (PD, 0.19, McManus *et al.*, 2002; 0.64, Oliveira, 2007<sup>3</sup>). Aunque los resultados publicados son escasos, sugieren que es posible el mejoramiento genético simultáneo de crecimiento, reproducción y productividad.

## INTRODUCTION

In cow-calf production systems, profitability is mainly determined by the productivity of cows. The beginning and length of the productive life of cows, the number of calves produced, and the kilograms of calves weaned per cow per time unit are economic-relevant factors (Santana *et al.*, 2013; Schmidt *et al.*, 2018). Herds in which cows calve regularly and for a long time require less replacement heifers than herds in which cows are highly likely not to become pregnant and therefore be discarded at an early age. Ideally, a cow should wean heavy calves and at the same time maintain a body condition to calve every year (Azevêdo *et al.*, 2005; Magnabosco *et al.*, 2016). In brief, the cow's productivity depends not only on its sexual precocity and reproductive performance, but also on its maternal ability that is expressed in the survival and weight of its offspring at weaning.

Within this context, the evaluation of cows' productivity demands the use of indices that include, in addition to their fertility, their maternal ability. In order to assess the productivity of Nelore cattle in Brazil, Lôbo (1996) proposed an annual productivity index (PI) that expresses the kilograms of calf weaned for a year by a cow and includes its fertility and maternal ability. This index jointly evaluates the calving interval (CI) of cows and the weaning weight (WW) of their calves. Silveira *et al.* (2004) estimated low heritability for PI (0.06), while Campello *et al.* (1999) reported high values (0.49), which suggests enough variability to achieve genetic progress. In addition, favorable genetic correlations of PI were estimated with traits such as CI (-0.82, -0.90; McManus *et al.*, 2002; Silveira *et al.*, 2004), age at first calving (AFC; -0.89, Silveira *et al.*, 2004), calving date (-0.86; Silveira *et al.*, 2004), birth weight (0.27, McManus *et al.*, 2002) and weaning weight (WW 0.19, McManus *et al.*, 2002; 0.64, Oliveira, 2007<sup>3</sup>). Although published results are scarce, they suggest that simultaneous genetic improvement of growth, reproduction and productivity, is possible.

The CI is an easy to measure trait. It is used as an indicator of the fertility and reproductive health of cows (Campello *et al.*, 1999; Magnabosco *et al.*, 2016). Also, it encompasses the ability of the cow

<sup>3</sup>Oliveira, D., L. 2007. Estudo da influência de fatores genéticos e ambientais sobre as características produtivas e reprodutivas em um rebanho de bovinos Nelore no estado de Goiás. Dissertação de Mestrado em Ciências Agrárias. Universidade de Brasília. Brasil. 56 p.

El IEP es una característica fácil de medir; se utiliza como indicador de la fertilidad y salud reproductiva de las vacas (Campello *et al.*, 1999; Magnabosco *et al.*, 2016), engloba la habilidad de la vaca para reiniciar la actividad cíclica normal después del parto y, además, expresar estro de suficiente intensidad para detectarse, concebir y mantener la preñez (Berry *et al.*, 2014). Los índices de herencia consignados para esta característica en su mayoría son bajos (0.02 a 0.11; Duitama *et al.*, 2013; Berry *et al.*, 2014; Grossi *et al.*, 2016). Sin embargo, Campello *et al.* (1999) y Silveira *et al.* (2004) publicaron estimaciones de magnitud alta: 0.32 a 0.42. Hay pocos estudios de las correlaciones genéticas de IEP con IP y los resultados son variables. McManus *et al.* (2002) y Silveira *et al.* (2004) publicaron correlaciones genéticas favorables de magnitud alta (-0.82 y -0.90, respectivamente), mientras que Oliveira (2007<sup>3</sup>) estimó una correlación genética desfavorable de magnitud media (0.33).

El PD se utiliza para evaluar diferencias en potencial de crecimiento de los becerros y en habilidad materna de las vacas (BIF, 2018). En una revisión que involucró 89 grupos raciales en 38 países, Ríos (2008) calculó un índice de herencia directo promedio de 0.27; además, McManus *et al.* (2002) y Oliveira (2007<sup>3</sup>) estimaron correlaciones genéticas favorables entre IP y PD (0.16 y 0.69, respectivamente), e indicaron que las vaquillas con mayor potencial de crecimiento al destete serán más productivas. Otro factor relacionado con la eficiencia reproductiva de las vacas es la edad al primer parto (EPP), ya que su presentación tardía reduce su valor económico al disminuir la vida productiva de las vacas (Núñez-Domínguez *et al.*, 1991; Frazier *et al.*, 1999; d'Orey *et al.*, 2016). Las estimaciones del índice de herencia para EPP son variables (0.04 a 0.31; Buzanskas *et al.*, 2010; Berry y Evans, 2014; Buzanskas *et al.*, 2017). Silveira *et al.* (2004) estimaron una correlación genética favorable (-0.89) con IP, lo cual indica que las vaquillas más precoces serán más productivas.

Los programas de mejoramiento genético en bovinos productores de carne de México han usado primordialmente características de crecimiento como base para la selección. Por tanto, el objetivo de este estudio fue estimar los componentes de (co) varianza y los índices de herencia para IP, EPP, IEP y PD, así como correlaciones genéticas entre estas características. Adicionalmente se estimó la respuesta a la selección en IP al aplicar selección directa o indirecta.

to restart normal cyclic activity after calving and to express estrus of enough intensity to be detectable, to conceive and maintain pregnancy (Berry *et al.*, 2014).

Genetic indices reported on this trait are mostly low (0.02 to 0.11; Duitama *et al.*, 2013; Berry *et al.*, 2014; Grossi *et al.*, 2016). However, Campello *et al.* (1999) and Silveira *et al.* (2004) published estimates of high magnitude: 0.32 to 0.42. There are few studies of the genetic correlations of CI with PI and their results vary. McManus *et al.* (2002) and Silveira *et al.* (2004) published favorable genetic correlations of high magnitude (-0.82 and -0.90, respectively), while Oliveira (2007<sup>3</sup>) estimated an unfavorable genetic correlation of medium magnitude (0.33).

The WW is used to evaluate differences in calf growth potential and in maternal ability of cows (BIF, 2018). In a review that involved 89 breed groups in 38 countries, Ríos (2008) calculated an average direct heritability of 0.27; in addition, McManus *et al.* (2002) and Oliveira (2007<sup>3</sup>) estimated favorable genetic correlations between PI and WW (0.16 and 0.69, respectively), and indicated that heifers with greater growth potential at weaning will be more productive. Another factor related to the reproductive efficiency of cows is the age to first calving (AFC), since their late appearance reduces the economic value of cows as it decreases their productive life (Núñez-Domínguez *et al.*, 1991; Frazier *et al.*, 1999; d'Orey *et al.*, 2016). Estimates of the heritability for AFC are variable (0.04 to 0.31; Buzanskas *et al.*, 2010; Berry and Evans, 2014; Buzanskas *et al.*, 2017). Silveira *et al.* (2004) estimated a favorable genetic correlation (-0.89) with PI, which indicates that earlier heifers will be more productive.

Genetic improvement programs in beef cattle in Mexico have primarily used growth traits as a basis for selection. Therefore, the objective of this study was to estimate the components of (co) variance and heritability for PI, AFC, CI and WW, as well as genetic correlations among these traits. Additionally, we estimated the response to the selection in PI by applying direct or indirect selection.

## MATERIALS AND METHODS

### Data source

For this study, we used the performance and pedigree records from the databases of Mexican Association of Brangus

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Origen de los datos

Para el estudio se utilizaron los registros de comportamiento y pedigrí de las bases de datos de la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Brangus (raza Brangus Negro; BN), Asociación Salers Mexicana (raza Salers; SA) y Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro (raza Suizo Europeo; SE). Las razas BN y SA provienen del norte del país, mientras que la SE de la región centro y sur de México; el tipo de servicio predominante en estas poblaciones es monta natural (56 a 93%) y el destete se realiza entre 7 y 8 meses de edad (Cuadro 1).

### Características evaluadas

Las características evaluadas fueron IP, EPP, IEP y PD. Los datos fueron de bovinos con padre, madre y fecha de nacimiento conocidos. Los únicos PD considerados fueron los de bovinos con fechas conocidas de destete y de nacimiento, y también se consideró su peso al nacer. El PD se ajustó a 205 (BIF, 2018; BN y SA) o 240 d (SE) de edad y se eliminaron los datos fuera del intervalo  $\bar{x} \pm 3.0 \sigma$ . La EPP se calculó como la diferencia (años) entre la fecha de nacimiento de una vaca y la de su primer parto. Las observaciones menores que dos o mayores que cuatro años se eliminaron (> 85% de las EPP ocurrieron entre dos y cuatro años).

Para IEP se consideraron vacas de dos a 13 partos que contaban con el registro de peso al nacimiento de la cría, para asegurar que la vaca había parido y estaba en producción en el rancho. El IEP se calculó como la diferencia entre fechas de partos consecutivos y se consideraron los IEP entre 300 y 1490 días. Con el propósito de facilitar la convergencia en los análisis de EPP e IEP, se decidió expresar la EPP en años y el IEP en meses, ambas con dos decimales.

Cattle Breeders (in Spanish, "Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Brangus", for Brangus Negro breed; BN), Mexican Association of Salers Cattle Breeders ("Asociación Salers Mexicana", for breed Salers; SA) and Mexican Association of Swiss Registry Cattle Breeders ("Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro", for the Braunvieh breed; SE). The BN and SA breeds come from the north of the country, while the SE from the central-southern region of Mexico; the predominant type of mating service in these populations is natural service (56 to 93%) and weaning takes place between 7 and 8 months of age (Table 1).

### Evaluated traits

Evaluated traits were PI, AFC, CI and WW. Data were from cattle with known sire, dam and date of birth. The only WWs considered were those from calves with known weaning and birth dates, and also birth weight was considered. The WW was adjusted to 205 (BIF, 2018; BN and SA) or 240 d (SE) of age and the data outside the range  $\bar{x} \pm 3.0 \sigma$  were deleted. AFC was calculated as the difference (years) between the date of one cow's birth and its first calf parturition. Observations less than two or greater than four years were eliminated (> 85% of AFC occurred between two and four years).

For CI, cows with two to 13 calves were selected whose offspring had their birth weight records as proof that the cow had calves and was in production at the ranch. The CI was calculated as the difference between dates of consecutive calves; and CIs between 300 and 1490 days were considered. In order to facilitate convergence in the analysis of AFC and CI, it was decided to express the AFC in years and the CI in months, both values with two decimals.

The PI measured in kilograms of calf weaned per cow per year was estimated with the WW and CI records edited by using the formula proposed by Lôbo (1996):

**Cuadro 1.** Características de la región de origen de los bovinos, periodo de nacimiento, tipo de servicio y edad aproximada al destete.

**Table 1.** Characteristics of the region of origin of cattle, period of birth, type of service and approximate age at weaning.

Raza <sup>‡</sup>	Región	Ranchos	Periodo	Tipo de Servicio (%) <sup>†</sup>			
				MN	IA	TE	Destete
BN	Árida y semiárida	81	1964-2016	93	7		7 meses
SA	Árida y semiárida	13	1976-2016	80	20		7 meses
SE	Templada y tropical	123	1983-2017	56	42	2	8 meses

<sup>†</sup>MN: monta natural; IA: inseminación artificial; TE: transferencia de embriones. <sup>‡</sup>BN: Brangus Negro; SA: Salers; SE: Suizo Europeo ♦ <sup>†</sup>MN: natural service; AI: artificial insemination; TE: embryo transfer. <sup>‡</sup>BN: Brangus Negro; SA: Salers; SE: European Swiss.

El IP, medido en kilogramos de becerro destetado por vaca por año se estimó con los registros de PD e IEP editados y se utilizó la fórmula propuesta por Lôbo (1996):

$$IP = \frac{PD * 365}{IEP}$$

donde, la constante 365 permite expresar IP en base anual. Todos los registros de IP se utilizaron en los análisis. Las características se sometieron a la prueba de normalidad Shapiro-Wilk (Razali y Wah, 2011) a través del procedimiento Shapiro.test (R, 2018) y todas presentaron una distribución normal.

### Grupos contemporáneos

El grupo contemporáneo (GC) para PD incluyó rancho, año y época de nacimiento, y sexo; para EPP, rancho, año y época de nacimiento, y tipo de servicio; para IEP, rancho, año y época de parto anterior, y tipo de servicio; y para IP, rancho, año y época de parto, año y época de destete de la cría, sexo y grupo de manejo al destete de la cría.

Las épocas de nacimiento, destete o parto correspondieron a invierno (del 21 de diciembre al 20 de marzo), primavera (del 21 de marzo al 20 de junio), verano (del 21 de junio al 20 de septiembre) y otoño (del 21 de septiembre al 20 de diciembre). La conectividad genética entre GC se determinó con el programa AMC (Roso y Schenkel, 2006) y se eliminaron los GC no conectados. Un número final de observaciones y GC se utilizaron en la estimación de componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para cada raza y característica (Cuadro 2).

$$IP = \frac{PD * 365}{IEP}$$

where, the constant 365 allows to express PI on an annual basis. All PI records were used in the analyses. Traits were subjected to the Shapiro-Wilk normality test (Razali and Wah, 2011) through the Shapiro.test procedure (R, 2018) and all exhibited a normal distribution.

### Contemporary groups

The contemporary group (CG) for WW included ranch, year and calving season, and sex; for AFC, ranch, year and calving season, and type of service; for CI, ranch, year and season of previous calving, and type of service; and for PI, ranch, year and calving season, year and weaning season of the calf, sex and management group at weaning.

The seasons of birth, weaning or calving corresponded to winter (from December 21 to March 20), spring (from March 21 to June 20), summer (from June 21 to September 20) and autumn (from September 21 to December 20). Genetic connectivity between CG was calculated with the AMC program (Roso and Schenkel, 2006) and unconnected CG were eliminated. A final number of observations and CG were used in the estimation of components of (co) variance and genetic parameters for each breed and trait (Table 2).

**Cuadro 2.** Estadísticos descriptivos, número de observaciones (n) y de grupos contemporáneos (nGC) para índice de productividad anual (IP), edad al primer parto (EPP), intervalo entre partos (IEP) y peso al destete (PD).

**Table 2.** Descriptive statistics, number of observations (n) and contemporary groups (nGC) for annual productivity index (IP), age at first calving (EPP), calving interval (IEP) and weaning weight (PD).

	Mínimo	Máximo	$\bar{X} \pm \sigma$	CV, %	n	nGC
IP, kilogramos vaca <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>						
Brangus Negro	28.10	380.60	166.31±62.26	37.40	17 466	1767
Salers	31.30	337.71	184.63±50.18	27.18	3 063	206
Suizo Europeo	26.20	440.70	161.64±69.18	42.8	10 168	1454
EPP, años						
Brangus Negro	2.00	4.00	2.79±0.62	22.20	8 219	1508
Salers	2.00	4.00	3.08±0.65	21.23	1 077	114
Suizo Europeo	2.00	4.00	2.92±0.57	19.52	21 633	3509
IEP, meses						
Brangus Negro	9.87	49.00	18.07±8.03	44.40	25 060	2183
Salers	9.87	49.00	15.57±7.27	46.68	3 537	219
Suizo Europeo	9.87	49.00	19.33±7.99	41.30	22 256	1406
PD, kilogramos						
Brangus Negro	92.10	410.40	216.47±37.49	17.30	35 167	3319
Salers	107.80	302.16	203.91±31.60	15.50	5 297	629
Suizo Europeo	100.59	372.62	235.56±42.99	18.25	21 895	1889

**Análisis estadístico**

Componentes de (co)varianza y parámetros genéticos se estimaron por el método de máxima verosimilitud restringida (REML, por sus siglas en inglés) con el programa ASReml (Gilmour *et al.*, 2015). Análisis univariados se realizaron para todas las características, así como bivariados del IP con las otras características.

El modelo animal para PD fue:

$$PD = Xb + Za + Mm + Wpe + e$$

donde, PD es el vector de observaciones, b es el vector de efectos fijos (GC para PD y la edad de la madre al parto como covariable lineal y cuadrática), a es el vector de efectos genéticos aditivos (EGA) directos, m es el vector de EGA maternos, pe es el vector de efectos de ambiente permanente (EAP) materno y e es el vector de efectos residuales (ER); X, Z, M, y W son matrices de incidencia que relacionan las observaciones con los vectores correspondientes.

El modelo animal para EPP incluyó los efectos fijos (GC para EPP) y los EGA directos. El modelo animal para IEP consideró los efectos fijos (GC para IEP y la edad de la vaca al parto como covariable lineal y cuadrática), los EGA directos y los EAP de la vaca. Finalmente, el modelo animal para IP incluyó los efectos fijos (GC para IP y la edad de la vaca al parto como covariable lineal y cuadrática), los EGA directos, los EGA del semental de apareamiento y los EAP de la vaca; la covarianza entre el EGA directo y el EGA del semental se definió como cero.

El modelo animal bivariado IP - (EPP, IEP o PD) fue:

$$\begin{bmatrix} IP \\ y_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_{IP} & 0 \\ 0 & X_i \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_{IP} \\ b_i \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_{IP} & 0 \\ 0 & Z_i \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_{IP} \\ a_i \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} S_{IP} & 0 \\ 0 & M_{PD} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} S_{IP} \\ m_{PD} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_{IP} & 0 \\ 0 & W_{PD \circ IEP} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} pe_{IP} \\ pe_{PD \circ IEP} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_{IP} \\ e_i \end{bmatrix}$$

donde, IP corresponde al vector de observaciones para IP;  $y_i$  corresponde al vector de observaciones para EPP, IEP o PD;  $b_{IP}$  ( $b_i$ ) es el vector de efectos fijos para IP (EPP, IEP o PD);  $a_{IP}$  ( $a_i$ ) es el vector de EGA directos IP (EPP, IEP o PD);  $S_{IP}$  es el vector de EGA del semental de apareamiento para IP;  $m_{PD}$  es el vector de EGA maternos para PD;  $pe_{IP}$  ( $pe_{PD \circ IEP}$ ) es el vector de EAP para IP (PD o IEP);  $e_{IP}$  ( $e_i$ ) es el vector de ER de IP (EPP, IEP o PD).  $X_{IP}$  ( $X_i$ ) es la matriz de incidencia que relaciona los elementos de  $b_{IP}$  ( $b_i$ ) con IP ( $y_i$ );  $Z_{IP}$  ( $Z_i$ ) es la matriz de incidencia que relaciona los elementos de  $a_{IP}$  ( $a_i$ ) con IP ( $y_i$ );  $S_{IP}$  ( $M_{PD}$ ) es la matriz de incidencia que relaciona los elementos de  $S_{IP}$  ( $m_{PD}$ ) con

**Statistical analysis**

Components of (co) variance and genetic parameters were estimated using the restricted maximum likelihood method (REML), in the ASReml program (Gilmour *et al.*, 2015). Univariate analysis for all traits, as well as bivariate analysis of PI with the other traits, were performed.

The animal model for WW was:

$$PD = Xb + Za + Mm + Wpe + e$$

where, WW is the vector of observations, b is the vector of fixed effects (CG for WW and the age of the cow at calving as a linear and quadratic covariate), a is the vector of direct additive genetic effects (AGE), m is the maternal AGE vector, pe is the maternal permanent environmental effects (PEE) vector and e is the residual effects vector (RE); X, Z, M, and W are incidence matrices which relate the observations to the corresponding vectors.

The animal model for AFC included fixed effects (CG for AFC) and direct AGE. The animal model for CI considered the fixed effects (CG for CI and the age of the cow at calving as a linear and quadratic covariate), direct AGE and cow PEE. Finally, the animal model for PI included the fixed effects (CG for PI and the age of the cow at calving as a linear and quadratic covariate), the direct AGE, the AGE of the mating sire and the PEE of the cow; the covariance between the direct AGE and the sire AGE was defined as zero.

The bivariate animal model PI - (AFC, CI or WW) was:

$$\begin{bmatrix} IP \\ y_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_{IP} & 0 \\ 0 & X_i \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_{IP} \\ b_i \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_{IP} & 0 \\ 0 & Z_i \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_{IP} \\ a_i \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} S_{IP} & 0 \\ 0 & M_{PD} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} S_{IP} \\ m_{PD} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_{IP} & 0 \\ 0 & W_{PD \circ IEP} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} pe_{IP} \\ pe_{PD \circ IEP} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_{IP} \\ e_i \end{bmatrix}$$

where PI corresponds to the vector of observations for PI;  $y_i$  corresponds to the vector of observations for AFC, CI or WW;  $b_{IP}$  ( $b_i$ ) is the fixed effects vector for PI (AFC, CI or WW);  $a_{IP}$  ( $a_i$ ) is the direct PI AGE vector (AFC, CI or WW);  $S_{IP}$  is the AGE vector of the mating sire for PI;  $m_{PD}$  is the maternal AGE vector for WW;  $pe_{IP}$  ( $pe_{PD \circ IEP}$ ) is the PEE vector for PI (WW or CI);  $e_{IP}$  ( $e_i$ ) is the RE vector of PI (AFC, CI or WW).  $X_{IP}$  ( $X_i$ ) is the incidence matrix that relates the elements of  $b_{IP}$  ( $b_i$ ) to PI ( $y_i$ );  $Z_{IP}$  ( $Z_i$ ) is the incidence matrix that relates the elements of  $a_{IP}$  ( $a_i$ ) to IP ( $y_i$ );  $S_{IP}$  ( $M_{PD}$ ) is the incidence matrix that relates the elements of  $S_{IP}$  ( $m_{PD}$ ) to PI (WW), and  $W_{IP}$  ( $W_{PD \circ IEP}$ ) is the

$IP$  (PD), y  $W_{IP}$  ( $W_{PD \text{ o } IEP}$ ) es la matriz de incidencia que relaciona los elementos de  $pe_{IP}$  ( $pe_{PD \text{ o } IEP}$ ) con  $IP$  (PD o IEP).

Este modelo supone que:

$$E(IP) = X_{IP} b_{IP}; E(y_i) = X_i b_i$$

$$Var \begin{bmatrix} a_{ip} \\ a_i \\ S_{IP} \\ m_{PD} \\ pe_{IP} \\ pe_{PD \text{ o } IEP} \\ e_{IP} \\ e_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_{alIP}^2 & A\sigma_{alPai} & 0 & A\sigma_{alPmPD} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ A\sigma_{alPai} & A\sigma_{ai}^2 & 0 & A\sigma_{aimPD} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & A\sigma_{sIP}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ A\sigma_{alPmPD} & A\sigma_{aimPD} & 0 & A\sigma_{mPD}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{peIP}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{pePD \text{ o } IEP}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{eIP}^2 & I\sigma_{eIPei} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{eIPei} & I\sigma_{ei}^2 \end{bmatrix}$$

donde,  $A$  es la matriz de relaciones genéticas aditivas,  $I$  es la matriz de identidad, y los vectores  $a$ ,  $s$ ,  $pe$  y  $e$  no están correlacionados. Las covarianzas entre EGA del semental para IP y EGA directo para EPP, IEP y PD, así como con EGA materno para PD, se definieron como cero.

Análisis bivariados PD - (EPP o IEP) y EPP-IEP se realizaron, cuyos modelos incluyeron los efectos definidos en los modelos univariados para las características respectivas, y únicamente se consideraron las covarianzas de EGA directos y ER entre características.

### Predicción de la respuesta a la selección

La respuesta directa en la selección para IP se calculó con el uso de la fórmula siguiente (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_{IP} = \frac{h_{IP}^2 * i_{IP} * \sigma_{IP}}{L_{IP}}$$

donde,  $R_{IP}$  = respuesta directa a la selección en IP;  $h_{IP}^2$  = índice de herencia para IP;  $i_{IP}$  = intensidad de selección en IP;  $\sigma_{IP}$  = desviación estándar de IP y  $L_{IP}$  = intervalo generacional al seleccionar para IP. Para las respuestas correlacionadas de IP cuando se selecciona para alguna de las otras características (PD, IEP, EPP), se utilizó la fórmula siguiente (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_{IP|Ci} = \frac{r_{alIP,Ci} * h_{IP} * h_{Ci} * i_{Ci} * \sigma_{IP}}{L_{Ci}}$$

donde,  $R_{IP|Ci}$  = respuesta a la selección en IP cuando se selecciona para  $Ci$  (PD, IEP o EPP);  $r_{alIP,Ci}$  = correlación genética aditiva entre IP y  $Ci$ ;  $h_{IP}$  = raíz cuadrada del índice de herencia de IP;  $h_{Ci}$  = raíz cuadrada del índice de herencia de  $Ci$ ;  $i_{Ci}$  = intensidad

incidence matrix that relates the elements of  $pe_{IP}$  ( $pe_{PD \text{ o } IEP}$ ) with PI (WW or CI).

This model assumes that:

$$E(IP) = X_{IP} b_{IP}; E(y_i) = X_i b_i$$

where  $A$  is the matrix of additive genetic relationships,  $I$  the identity matrix, and the vectors  $a$ ,  $s$ ,  $pe$  and  $e$  are not correlated. Covariances between sire AGE for PI and direct AGE for AFC, CI and WW, as well as with maternal AGE for WW, were defined as zero.

Bivariate analysis WW - (AFC or CI) and AFC-CI were performed, whose models included the effects defined in the univariate models for the corresponding traits and only considering the direct covariances of AGE and RE between traits.

### Prediction of the selection response

The direct response in the selection for PI was calculated with the following formula (Falconer and Mackay, 1996):

$$R_{IP} = \frac{h_{IP}^2 * i_{IP} * \sigma_{IP}}{L_{IP}}$$

where  $R_{IP}$  = direct response to the selection in PI;  $h_{IP}^2$  = heritability for PI;  $i_{IP}$  = selection intensity in PI;  $\sigma_{IP}$  = standard deviation of PI and  $L_{IP}$  = generational interval when selecting for PI. For PI correlated responses when selecting for any of the other traits (WW, CI, AFC), the following formula was used (Falconer and Mackay, 1996):

$$R_{IP|Ci} = \frac{r_{alIP,Ci} * h_{IP} * h_{Ci} * i_{Ci} * \sigma_{IP}}{L_{Ci}}$$

where  $R_{IP|Ci}$  = response to the selection in PI when selecting for  $Ci$  (WW, CI or AFC);  $r_{alIP,Ci}$  = additive genetic correlation between PI and  $Ci$ ;  $h_{IP}$  = square root of the heritability of PI;  $h_{Ci}$  = square root of the heritability of  $Ci$ ;  $i_{Ci}$  = intensity of selection in  $Ci$ ; and  $L_{Ci}$  = generational interval when selecting for  $Ci$ .

de selección en  $C_i$ ; y  $L_{C_i}$  = intervalo generacional al seleccionar para  $C_i$ .

Las respuestas esperadas a la selección se obtuvieron al considerar los supuestos siguientes: 10% de los machos y 50% de las hembras se seleccionaron como reproductores para mejorar PD; la selección para IP, IEP y EPP sólo consideró a las hembras (proporción seleccionada de 80%); el intervalo generacional fue cinco años para machos y variable para hembras (8 para IP, 6 para PD, 7.5 para IEP y 6.5 años para EPP). Los componentes de varianza y parámetros genéticos se tomaron de los análisis bivariados correspondientes.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Análisis univariados

#### Peso al destete

El Cuadro 3 incluye los componentes de (co) varianza y parámetros genéticos estimados para las características estudiadas. Los índices de herencia directos ( $h_a^2$ ) para PD obtenidos en este estudio (0.15 a 0.20) fueron menores que los promedios (0.25 y

The expected responses to the selection were obtained by assuming that: 10% of the males and 50% of the females were selected as breeders to improve WW; the selection for PI, CI and AFC only considered females (selected proportion of 80%); the generational interval was five years for males and variable for females (8 for PI, 6 for WW, 7.5 for CI and 6.5 years for AFC). The variance components and genetic parameters were obtained from the corresponding bivariate analysis.

## RESULTS AND DISCUSSION

### Univariate analysis

#### Weaning weight

Table 3 includes the components of (co) variance and the estimated genetic parameters for the traits studied. The direct heritability estimates ( $h_a^2$ ) for WW obtained in this study (0.15 to 0.20) were lower than the averages (0.25 and 0.27) found in literature

**Cuadro 3.** Varianza fenotípica ( $\sigma_p^2$ ) para peso al destete ( $\text{kg}^2$ ), intervalo entre partos (meses<sup>2</sup>), edad al primer parto (años<sup>2</sup>), índice de productividad anual [ $(\text{kg vaca}^{-1} \text{ año}^{-1})^2$ ], y parámetros genéticos<sup>†</sup> ( $\pm$  error estándar) en las razas Brangus Negro, Salers y Suizo Europeo, estimados con un modelo animal univariado.

**Table 3.** Phenotypic variance ( $\sigma_p^2$ ) for weaning weight ( $\text{kg}^2$ ), calving interval (months<sup>2</sup>), age at first calving (years<sup>2</sup>), annual productivity index [ $(\text{kg cow}^{-1} \text{ year}^{-1})^2$ ], and genetic parameters<sup>†</sup> ( $\pm$  standard error) in Brangus Negro, Salers and Suizo Europeo (Braunvieh) breeds, estimated with a univariate animal model.

Ítem	Raza			Raza		
	Brangus Negro	Salers	Suizo Europeo	Brangus Negro	Salers	Suizo Europeo
	Peso al destete			Intervalo entre partos		
$\sigma_p^2$	658.31	379.95	559.15	50.31	15.07	46.17
$h_a^2$	0.15±0.02	0.20±0.06	0.19±0.03	0.11±0.01	0.15±0.04	0.08±0.01
$h_m^2$	0.05±0.01	0.12±0.04	0.02±0.02			
$r_{a,m}$	-0.70±0.06	-0.79±0.11	-0.24±0.14			
$c^2$	0.10±0.010	0.08±0.020	0.03±0.020	0.00±0.006	0.00±0.030	0.01±0.030
	Edad al primer parto			Índice de productividad anual		
$\sigma_p^2$	0.28	0.23	0.23	2537.50	1507.159	2830.50
$h_a^2$	0.01±0.010	0.01±0.040	0.01±0.008	0.03±0.008	0.03±0.022	0.03±0.010
$c^2$				0.03±0.020	0.05±0.020	0.00±0.020

<sup>†</sup> $h_a^2$  y  $h_m^2$  = índice de herencia directo y materno;  $r_{a,m}$  = correlación genética aditiva entre los efectos directos y maternos;  $c^2$ : proporción de la varianza fenotípica atribuida a la varianza de efecto de ambiente permanente  $\diamond$  <sup>†</sup> $h_a^2$  and  $h_m^2$  = direct and maternal heritability;  $r_{a,m}$  = additive genetic correlation between direct and maternal effects;  $c^2$  = proportion of the phenotypic variance attributed to the permanent environment effect variance.

0.27) encontrados en revisiones de literatura en bovinos productores de carne por Meyer (1992) y Ríos (2008), respectivamente. Las diferencias en  $h_a^2$  pueden deberse a diferencias en la estructura genética, las prácticas de manejo y los efectos de selección entre las poblaciones (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003).

Los índices de herencia maternos ( $h_m^2$ ) oscilaron de 0.02 a 0.12 a través de las razas estudiadas y fueron también menores que los promedios (0.20 y 0.17) publicados por Meyer (1992) y Ríos (2008). Las correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos ( $r_{a,m}$ ) fueron negativas para todas las razas en un rango de -0.24 a -0.79, y similares a la mayoría de las encontradas en la literatura (Meyer, 1992; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Ríos, 2008). Gallegos-Ramírez *et al.* (2011) estudiaron las poblaciones SA y SE de este estudio y estimaron  $r_{a,m}$  similares (-0.71, SA; -0.44, SE); sin embargo, Meyer (1992) y Silveira *et al.* (2004) publicaron estimaciones con signo positivo. Las correlaciones estimadas en nuestro estudio indican un antagonismo entre los genes que influyen en el crecimiento predestete de los becerros y los genes que determinan la producción de leche de las vacas. Las diferencias en estimaciones de estos parámetros genéticos pueden deberse a diferencias en modelos y metodologías, así como a los diversos objetivos de selección entre razas.

Las estimaciones para la proporción de la varianza fenotípica atribuible al efecto de ambiente permanente materno ( $c^2$ ) variaron de 3 a 10%, y están dentro del rango de las estimaciones encontradas (2 a 67%) en la literatura (Ríos, 2008). Las estimaciones de nuestro estudio hacen evidente la contribución significativa que tiene el efecto de ambiente permanente materno en la variación fenotípica del PD de las crías (Meyer, 1992; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003); estos últimos autores señalaron que el progreso genético en el PD se puede restringir si no se considera ese efecto en el modelo.

### Intervalo entre partos

Los  $h_a^2$  estimados para IEP variaron de 0.08 a 0.15. En un estudio con bovinos Brahman, Duitama *et al.* (2013) publicaron un valor que coincide con el de nuestro estudio para BN. Berry y Evans (2014), Grossi *et al.* (2016) y Magnabosco *et al.* (2016) estimaron  $h_a^2$  para IEP más bajos (0.02 a 0.06) que los de nuestro estudio. Pero Campello *et al.* (1999)

reviews on beef cattle by Meyer (1992) and Ríos (2008), respectively. Differences in  $h_a^2$  may be due to different genetic structures, management practices and the effects of selection among populations (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003).

Maternal heritability estimates ( $h_m^2$ ) ranged from 0.02 to 0.12 throughout the breeds studied and were also lower than the averages (0.20 and 0.17) published by Meyer (1992) and Ríos (2008). The genetic correlations between direct and maternal effects ( $r_{a,m}$ ) were negative for all breeds in a range of -0.24 to -0.79, and similar to most of those found in the literature (Meyer, 1992; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Ríos, 2008). Gallegos-Ramírez *et al.* (2011) studied the SA and SE populations of this study and estimated similar  $r_{a,m}$  (-0.71, SA; -0.44, SE); however, Meyer (1992) and Silveira *et al.* (2004) published positive sign estimates. The correlations estimated in our study indicate an antagonism between the genes that influence the calf pre-weaning growth and the genes that determine the milk production of cows. The differences in estimates of these genetic parameters may be due to differences in models and methodologies, as well as to the various selection objectives among breeds.

Estimates for the proportion of phenotypic variance attributable to the effect of maternal permanent environment ( $c^2$ ) varied from 3 to 10%, and they are within the range of estimates found (2 to 67%) in the literature (Ríos, 2008). The estimates of our study show the significant contribution that the permanent maternal environment effect has on the phenotypic variation of the WW of the calves (Meyer, 1992; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003). These latest authors pointed out that genetic progress in WW can be restricted if that effect is not considered in the model.

### Calving interval

The  $h_a^2$  estimated for CI varied from 0.08 to 0.15. In a study with Brahman cattle, Duitama *et al.* (2013) published a value that matches the one reported in our study for BN. Berry and Evans (2014), Grossi *et al.* (2016) and Magnabosco *et al.* (2016) estimated  $h_a^2$  for CI lower (0.02 to 0.06) than those in our study. But Campello *et al.* (1999) and Silveira *et al.* (2004) obtained estimates of greater magnitude (0.32 and 0.42). The  $c^2$  for CI was greater than zero (1%) only

y Silveira *et al.* (2004) obtuvieron estimaciones de magnitud mayor (0.32 y 0.42). La  $c^2$  para IEP fue mayor que cero (1%) sólo para la raza SE. Silveira *et al.* (2004) y Oliveira (2007<sup>3</sup>) registraron valores más grandes (2 y 3.5%) para este parámetro en bovinos Nelore.

### Edad al primer parto

El  $h_a^2$  estimado para EPP fue 0.01 en todas las razas estudiadas. En bovinos Hereford, Smith *et al.* (1989) estimaron un  $h_a^2$  de 0.01, valor que coincide con las estimaciones de nuestro estudio. Algunos autores han estimado valores de magnitud baja (0.04 a 0.08; Martínez-Velázquez *et al.*, 2003; Grossi *et al.*, 2008; Buzanskas *et al.*, 2010), mientras que otros han calculado valores de magnitudes mayores (0.13 a 0.36) que los de nuestro estudio (Berry *et al.*, 2014; Magnabosco *et al.*, 2016; Buzanskas *et al.*, 2017).

Tanto el IEP como la EPP mostraron  $h_a^2$  bajos, lo cual sugiere que estas características están más influenciadas por las condiciones ambientales comunes en sistemas de producción extensivos que, por la variabilidad en los efectos genéticos aditivos de los genes, lo cual limita el progreso genético debido a selección. Independientemente del bajo  $h_a^2$  para estas características, se recomienda su inclusión en programas de mejoramiento genético, ya que la eficiencia reproductiva tiene gran impacto económico en los sistemas de producción de bovinos para carne.

### Índice de productividad anual

Las estimaciones del  $h_a^2$  para IP fueron bajas, 0.03 en todas las razas, mientras que Silveira *et al.* (2004) publicaron una  $h_a^2$  de 0.06 para bovinos Nelore. Otros autores han estimado  $h_a^2$  de magnitud mayor en bovinos Nelore (0.49, Campello *et al.*, 1999; 0.16, Oliveira, 2007<sup>3</sup>).

Las estimaciones de  $c^2$  de la vaca fueron 3 y 5% para BN y SA, mientras que para SE fue cero; este último estimador coincide con el de Oliveira (2007<sup>3</sup>). Silveira *et al.* (2004) publicaron un valor mayor para este parámetro (35%).

El efecto del semental de apareamiento en el modelo para IP se incluyó como un segundo efecto aleatorio, con el propósito de remover la influencia que tiene el progenitor de la cría en el IP de la vaca; la proporción de la varianza fenotípica atribuible a

for the SE breed. Silveira *et al.* (2004) and Oliveira (2007<sup>3</sup>) recorded larger values (2 and 3.5%) for this parameter in Nelore cattle.

### Age at first calving

The  $h_a^2$  estimated for AFC was 0.01 in all the breeds studied. In Hereford cattle, Smith *et al.* (1989) estimated a  $h_a^2$  of 0.01, which coincides with the estimates of our study. Some authors have estimated low values (0.04 to 0.08; Martínez-Velázquez *et al.*, 2003; Grossi *et al.*, 2008; Buzanskas *et al.*, 2010), while others have calculated higher values (0.13 to 0.36) than those of our study (Berry *et al.*, 2014; Magnabosco *et al.*, 2016; Buzanskas *et al.*, 2017).

Both the CI and the AFC showed low  $h_a^2$ , which suggests that these traits are more influenced by the common environmental conditions in extensive production systems than by the variability of the additive genetic effects of the genes, which limits the genetic progress due to selection. Regardless of the low  $h_a^2$  for these traits, its inclusion in genetic improvement programs is recommended, since reproductive efficiency has a great economic impact on beef cattle production systems.

### Annual Productivity Index

Estimates of  $h_a^2$  for PI were low, 0.03 in all breeds, while Silveira *et al.* (2004) reported an  $h_a^2$  of 0.06 for Nelore cattle. Other authors have estimated greater  $h_a^2$  in Nelore cattle (0.49, Campello *et al.*, 1999; 0.16, Oliveira, 2007<sup>3</sup>).

The  $c^2$  estimates of the cows were 3 and 5% for BN and SA, while for SE it was zero; the latter estimator coincides with that of Oliveira (2007<sup>3</sup>). Silveira *et al.* (2004) reported a higher value for this parameter (35%).

The effect of the mating sire on the model for PI was included as a second random effect with the purpose of removing the influence that the begetter of the calf has on the cow's PI. The proportion of the phenotypic variance attributable to this effect was 1.3, 5.4 and 7.4% for the BN, SA and SE breeds, respectively. These facts suggest that when mating sire effect is not included in the PI model, it can generate an overestimation of  $h_a^2$ . In the literature reviewed, no research was found over this effect to model PI.

este efecto fue 1.3, 5.4 y 7.4% para las razas BN, SA y SE, respectivamente. Estos hechos sugieren que cuando el efecto del semental de apareamiento no se incluye en el modelo para IP, puede generar una sobreestimación del  $h_a^2$ . En la literatura revisada no se encontraron investigaciones que incluyeran este efecto para modelar el IP.

### Análisis bivariados

Los modelos multivariados proporcionan soluciones simultáneas para dos o más características y se utilizan para ajustar el efecto de selección o del registro incompleto de datos, por lo que estos modelos pueden mejorar la precisión en la estimación de valores genéticos (BIF, 2018). En algunas investigaciones sobre las características de crecimiento y reproducción, existe evidencia de que el uso del análisis bivariado mejora la predicción de los parámetros genéticos, en comparación con el análisis univariado (Eler *et al.*, 1995; Ramirez-Valverde *et al.*, 2001).

### Índice de productividad anual y peso al destete

Los componentes de varianza y parámetros genéticos estimados con el modelo bivariado IP - PD se presentan en el Cuadro 4. Las estimaciones de los  $h_a^2$  para IP y PD se incrementaron en comparación a las obtenidas en los análisis univariados, al pasar de 0.03 a 0.06 (BN), 0.12 (SA), y 0.09 (SE) para IP, y de 0.20 a 0.23 (SA), 0.19 a 0.23 (SE), para PD. Para BN el  $h_a^2$  de PD no presentó cambio. El incremento en magnitud de los estimadores de  $h_a^2$  cuando se realizan análisis bivariados puede atribuirse a mejoras en la estructura de los datos, al considerar las asociaciones genéticas y residuales entre las variables (Thompson y Meyer, 1986).

Las  $r_{a,m}$  para PD fueron menores que las estimaciones por análisis univariado para las razas BN (-0.70 *vs* -0.61) y SA (-0.79 *vs* -0.56), lo que concuerda con lo reportado por Eler *et al.* (1995). Sin embargo, difiere de lo encontrado en nuestro estudio para la raza SE, en la cual la  $r_{a,m}$  fue mayor en los análisis bivariados (-0.24 *vs* -0.55).

Las correlaciones genéticas aditivas ( $r_{a,a}$ ) entre IP y PD fueron favorables y con estimadores de 0.92 (BN), 0.17 (SA) y 0.97 (SE), superiores en BN y SE a las reportadas por McManus *et al.* (2002) y

### Bivariate analysis

Multivariate models provide simultaneous solutions for two or more traits and are used to adjust the effect of selection or an incomplete data recording; thus, these models can improve accuracy when estimating genetic values (BIF, 2018). In some research evaluating growth and reproduction traits there is evidence that the use of bivariate analysis improves the prediction of genetic parameters compared to univariate analysis (Eler *et al.*, 1995; Ramirez-Valverde *et al.*, 2001).

### Annual productivity index and weaning weight

Variance components and genetic parameters estimated with the bivariate PI-WW model are shown on Table 4. Estimates of  $h_a^2$  for PI and WW increased compared to those obtained in univariate analysis, from 0.03 to 0.06 (BN), 0.12 (SA), and 0.09 (SE) for PI, and from 0.20 to 0.23 (SA), 0.19 to 0.23 (SE), for WW. For BN, the  $h_a^2$  of WW presented no change. The increase in magnitude of the  $h_a^2$  estimators when performing bivariate analysis can be attributed to improvements in the data structure, considering the genetic and residual associations between the variables (Thompson and Meyer, 1986).

The  $r_{a,m}$  for WW were lower than the estimates by the univariate analysis for the BN (-0.70 *vs* -0.61) and SA (-0.79 *vs* -0.56) breeds, which is consistent with what Eler *et al.* (1995) reported. However, it differs from what were found in our study for the SE breed, in which the  $r_{a,m}$  was higher in the bivariate analyses (-0.24 *vs* -0.55).

The additive genetic correlations ( $r_{a,a}$ ) between PI and WW were favorable and with estimators of 0.92 (BN), 0.17 (SA) and 0.97 (SE), higher in BN and SE than those reported by McManus *et al.* (2002) and Oliveira (2007<sup>3</sup>) for Nelore cattle (0.19 and 0.64, respectively). The ( $r_{a,a}$ ) of the present study and those estimated by the authors cited suggest that simultaneous genetic improvement in WW and PI is possible.

### Annual productivity index and calving interval

Table 5 includes the variance components and genetic parameters estimated with the bivariate PI-CI model. In comparison to the estimates obtained

**Cuadro 4.** Componentes de varianza<sup>†</sup> y parámetros genéticos<sup>‡</sup> (± error estándar) para índice de productividad anual (IP) y peso al destete (PD) estimados al aplicar un modelo animal bivariado (IP-PD).

**Table 4.** Variance components<sup>†</sup> and genetic parameters<sup>‡</sup> (± standard error) for annual productivity index (IP) and weaning weight (PD) estimated when applying a bivariate animal model (IP-PD).

Ítem	Brangus Negro	Raza Salers	Suizo Europeo
$\sigma^2_{aIP}$	160.28	187.13	277.23
$\sigma^2_{sIP}$	195.77	68.19	135.66
$\sigma^2_{aPD}$	101.53	88.57	134.93
$\sigma^2_{mPD}$	22.50	74.42	2.64
$\sigma^2_{pIP}$	2529.70	1524.07	2861.30
$\sigma^2_{pPD}$	657.19	390.288	565.31
$h^2_{aIP}$	0.06±0.006	0.12±0.020	0.09±0.012
$h^2_{aPD}$	0.15±0.011	0.23±0.020	0.23±0.019
$h^2_{mPD}$	0.03±0.008	0.19±0.010	0.004±0.005
$r_{aIP, aPD}$	0.92±0.037	0.17±0.020	0.97±0.047
$r_{aPD, mPD}$	-0.61±0.075	-0.56±0.010	-0.55±0.140
$C^2_{IP}$	0.00±0.010	0.00±0.010	0.00±0.020
$C^2_{PD}$	0.04±0.020	0.01±0.030	0.00±0.020

<sup>†</sup> $\sigma^2_a, \sigma^2_s, \sigma^2_m$  y  $\sigma^2_p$  = varianza del efecto genético aditivo directo, del semental, materno, y fenotípica. <sup>‡</sup>  $h^2_a$  y  $h^2_m$  = índice de herencia directo y materno;  $r_{a,a}$  = correlación entre efectos genéticos aditivos directos;  $r_{a,m}$  = correlación entre efectos genéticos aditivos directos y maternos;  $c^2$  = proporción de la varianza fenotípica atribuida a la varianza ambiental permanente. <sup>†</sup>  $\sigma^2_a, \sigma^2_s, \sigma^2_m$  and  $\sigma^2_p$  = variances of, the direct additive genetic effect, the sire, maternal, and phenotypic. <sup>‡</sup>  $h^2_a$  and  $h^2_m$  = direct and maternal heritability;  $r_{a,a}$  = correlation between direct additive genetic effects;  $r_{a,m}$  = correlation between direct and maternal additive genetic effects;  $c^2$  = proportion of the phenotypic variance attributed to the permanent environmental variance.

Oliveira (2007<sup>3</sup>) para bovinos Nelore (0.19 y 0.64, respectivamente). Las  $r_{a,a}$  del presente estudio y las estimadas por los autores citados sugieren que es posible el mejoramiento genético simultáneo en PD e IP.

**Índice de productividad anual e intervalo entre partos**

El Cuadro 5 contiene los componentes de varianza y parámetros genéticos estimados con el modelo bivariado IP - IEP. En comparación con las

with the univariate analyses, the estimates of  $h^2_a$  for PI increased from 0.03 to 0.07 (BN), 0.12 (SA), and 0.05 (SE), while for CI the estimates decreased, from 0.11 to 0.08 (BN), from 0.15 to 0.12 (SA) and from 0.08 to 0.07 (SE).

The  $r_{a,a}$  between CI and PI were favorable (-0.93, -0.93 and -0.90 in breeds BN, SA and SE, respectively). These  $r_{a,a}$  were similar (-0.82 and -0.90) to those reported for Nelore cattle by McManus *et al.* (2002) and Silveira *et al.* (2004), but different (0.33) in sign and magnitude to those reported by Oliveira (2007<sup>3</sup>).

**Cuadro 5.** Componentes de (co)varianza<sup>†</sup> y parámetros genéticos<sup>‡</sup> ( $\pm$  error estándar) para índice de productividad anual (IP) e intervalo entre partos (IEP) estimados por medio de un modelo animal bivariado (IP-IEP).

**Table 5.** Components of (co) variance<sup>†</sup> and genetic parameters<sup>‡</sup> ( $\pm$  standard error) for annual productivity index (IP) and calving interval (IEP) estimated by means of a bivariate animal model (IP-IEP).

Ítem	Raza		
	Brangus Negro	Salers	Suizo Europeo
$\sigma_{aIP}^2$	203.80	251.64	172.21
$\sigma_{sIP}^2$	41.04	12.75	45.22
$\sigma_{aIEP}^2$	4.50	1.95	3.29
$\sigma_{pIP}^2$	2787.90	2150.75	3080.80
$\sigma_{pIEP}^2$	51.20	16.38	49.16
$h_{aIP}^2$	0.07 $\pm$ 0.009	0.12 $\pm$ 0.034	0.05 $\pm$ 0.012
$h_{aIEP}^2$	0.08 $\pm$ 0.009	0.12 $\pm$ 0.033	0.07 $\pm$ 0.012
$r_{aIP, aIEP}$	-0.93 $\pm$ 0.019	-0.93 $\pm$ 0.036	-0.90 $\pm$ 0.043
$c_{IP}^2$	0.05 $\pm$ 0.015	0.01 $\pm$ 0.031	0.00 $\pm$ 0.038
$c_{IEP}^2$	0.01 $\pm$ 0.012	0.00 $\pm$ 0.031	0.01 $\pm$ 0.030

<sup>†</sup> $\sigma_{aIP}^2$ ,  $\sigma_{sIP}^2$  y  $\sigma_{pIP}^2$  = varianza del efecto genético aditivo directo, del semental y fenotípica. <sup>‡</sup> $h_a^2$  = índice de herencia directo;  $r_{a,a}$  = correlación entre efectos genéticos aditivos directos;  $c^2$  = proporción de la varianza fenotípica atribuida a la varianza ambiental permanente  $\diamond$  <sup>†</sup> $\sigma_{aIP}^2$ ,  $\sigma_{sIP}^2$  and  $\sigma_{pIP}^2$  = variances of, the direct additive genetic effect, the sire and phenotypic. <sup>‡</sup>  $h_a^2$  = direct heritability;  $r_{a,a}$  = correlation between direct additive genetic effects;  $c^2$  = proportion of the phenotypic variance attributed to the permanent environmental variance.

estimaciones obtenidas con los análisis univariados, las estimaciones del  $h_a^2$  para IP se incrementaron de 0.03 a 0.07 (BN), 0.12 (SA), y 0.05 (SE), mientras que para IEP las estimaciones se redujeron, de 0.11 a 0.08 (BN), de 0.15 a 0.12 (SA) y de 0.08 a 0.07 (SE).

Las  $r_{a,a}$  entre IEP e IP fueron favorables (-0.93, -0.93 y -0.90 en las razas BN, SA y SE, respectivamente). Estas  $r_{a,a}$  fueron similares (-0.82 y -0.90) a las reportadas para bovinos Nelore por McManus *et al.* (2002) y Silveira *et al.* (2004), pero diferentes (0.33) en signo y magnitud a los publicados por Oliveira (2007<sup>3</sup>).

### Índice de productividad anual y edad al primer parto

Los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos estimados con el modelo bivariado IP -EPP

### Annual productivity index and age at first calving

The components of (co) variance and genetic parameters estimated with the bivariate PI-AFC model are shown in Table 6. Contrary to what was obtained in the previous analyses, when comparing the bivariate analyses to the univariates, the estimate of  $h_a^2$  for PI showed no increase in the breeds studied, and even decreased from 0.03 to 0.02 for SA. For AFC, estimates of  $h_a^2$  increased in BN (from 0.01 to 0.03) and SE (from 0.01 to 0.15) when using the bivariate analysis, and they did not change for SA.

The  $r_{a,a}$  between PI and AFC were -0.59 (BN) -0.76 (SA) and -0.09 (SE). For breeds BN and SA they were similar to the value (-0.89) reported by Silveira *et al.* (2004). Likewise, Eler *et al.* (2014) estimated a genetic correlation between AFC and an annual cow productivity indicator of -0.57. These

constan en el Cuadro 6. Contrario a lo obtenido en los análisis anteriores, al comparar los análisis bivariados con respecto a los univariados, la estimación del  $h^2_a$  para IP no mostró incremento en las razas estudiadas, e incluso disminuyó de 0.03 a 0.02 para SA. Para EPP, las estimaciones del  $h^2_a$  se incrementaron en BN (de 0.01 a 0.03) y SE (de 0.01 a 0.15) al utilizar el análisis bivariado, y no cambiaron para SA.

Las  $r_{a,a}$  entre IP y EPP fueron -0.59 (BN) -0.76 (SA) y -0.09 (SE). Para las Razas BN y SA fueron similares al valor (-0.89) publicado por Silveira *et al.* (2004). Asimismo, Eler *et al.* (2014) estimaron una correlación genética entre EPP y un indicador de productividad anual de la vaca de -0.57. Estos resultados indican que la selección para mejorar el IP dará como resultado hembras más precoces al parto. Sin embargo, para la raza SE la magnitud es baja y, aunque la relación genética entre las características es favorable, la selección en una de las características generará poco o nulo efecto correlacionado en la otra.

results indicate that the selection made to improve PI will result in females calving earlier. However, for the SE breed the magnitude is low and, although the genetic relationship between the traits is favorable, the selection in one of the traits will generate little or no correlated effect on the other.

**Prediction of the selection response**

The expected responses in PI when applying direct or indirect selection through the other traits (WW, CI or AFC) are included in Table 7. The greatest genetic progress in PI for the three breeds (1.02, 0.26 and 1.74 kg cow<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, BN, SA and SE, respectively) resulted from the indirect selection for WW. Values obtained are possibly due perhaps to WW having a  $h^2_a$  greater than CI and AFC, and also WW is measured in both sexes. Generational interval is smaller compared to that of other traits and the correlation between PI and WW is favorable.

**Cuadro 6.** Componentes de varianza<sup>†</sup> y parámetros genéticos<sup>‡</sup> (± error estándar) para índice de productividad anual (IP) y edad al primer parto (EPP) estimados al utilizar un modelo animal bivariado (IP-EPP).

**Table 6.** Variance components<sup>†</sup> and genetic parameters<sup>‡</sup> (± standard error) for annual productivity index (IP) and age at first calving (EPP) estimated when using a bivariate animal model (IP-EPP).

Ítem	Raza		
	Brangus Negro	Salers	Suizo Europeo
$\sigma^2_{aIP}$	72.61	36.87	43.68
$\sigma^2_{sIP}$	198.10	80.74	36.91
$\sigma^2_{aEPP}$	0.15	0.00	0.45
$\sigma^2_{pIP}$	2538.80	1506.01	2758.50
$\sigma^2_{pEPP}$	5.39	0.23	3.05
$h^2_{aIP}$	0.03±0.008	0.02±0.021	0.01±0.007
$h^2_{aEPP}$	0.03±0.012	0.01±0.007	0.15±0.039
$r_{aIP, aEPP}$	-0.59±0.344	-0.76±0.463	-0.09±0.267
$c^2_{IP}$	0.03±0.020	0.05±0.026	0.00±0.056

<sup>†</sup> $\sigma^2_a$ ,  $\sigma^2_s$  y  $\sigma^2_p$  = varianza del efecto genético aditivo directo, del semental y fenotípica. <sup>‡</sup> $h^2_a$  = índice de herencia directo;  $r_{a,a}$  = correlación entre efectos genéticos aditivos directos;  $c^2$  = proporción de la varianza fenotípica atribuida a la varianza ambiental permanente ♦ <sup>†</sup> $\sigma^2_a$ ,  $\sigma^2_s$  and  $\sigma^2_p$  = variances of, the direct additive genetic effect, the sire and phenotypic. <sup>‡</sup>  $h^2_a$  = direct heritability;  $r_{a,a}$  = correlation between direct additive genetic effects;  $c^2$  = proportion of the phenotypic variance attributed to the permanent environmental variance.

### Predicción de la respuesta a la selección

Las respuestas esperadas en IP al aplicar selección directa o indirecta a través de las otras características (PD, IEP o EPP) se encuentran en el Cuadro 7. El mayor progreso genético en IP para las tres razas (1.02, 0.26 y 1.74 kg vaca<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, BN, SA y SE, respectivamente) fue el resultado de la selección indirecta para PD. Los valores obtenidos posiblemente se deban a que PD tiene un  $h^2_a$  mayor que IEP y EPP, y también a que se mide en ambos sexos, el intervalo generacional es más pequeño en comparación con el de las otras características, y la correlación entre IP y PD es favorable.

Con base en lo anterior, y con el objetivo de tener vacas con mayor precocidad y más productivas en términos de IP, es recomendable implementar un programa de mejora genética en el cual se practique

Based on the above, and with the aim to obtain cows with greater precocity and more productive in terms of PI, it is advisable to implement a genetic improvement program in which selection for WW is practiced; and in a second stage, selection for PI.

Gressler *et al.* (2005) and Boligon *et al.* (2008) published the genetic correlations between WW and AFC (-0.20 and -0.16, respectively) that suggest that selection for WW will have favorable effects on AFC. The estimate of favorable correlations between WW and CIP may be an additional benefit. McManus *et al.* (2002) and Rasali *et al.* (2005) published correlations between these traits of -0.05 and -0.38, respectively, which suggests that heavier heifers at weaning will have their first calve at an early age and, perhaps the ability to calve regularly. However, estimates of genetic correlations between AFC and CI have proven variable, from -0.69 to -0.93 (Frazier

**Cuadro 7.** Respuesta esperada en índice de productividad anual (IP) al practicar selección directa o indirecta a través de las características peso al destete (PD), intervalo entre partos (IEP) o edad al primer parto (EPP), con base en los resultados de análisis bivariados (IP y PD; IP e IEP; IP y EPP).

**Table 7.** Expected response in annual productivity index (IP) when practicing direct or indirect selection through the traits weaning weight (PD), calving interval (IEP) or age at first calving (EPP), based on bivariate analysis results (IP and PD; IP and IEP; IP and EPP).

Ítem	Característica seleccionada					
	IP	PD	IP	IEP	IP	EPP
Intensidad en machos	0.00	1.76	0.00	0.00	0.00	0.00
Intensidad en hembras	0.35	0.80	0.35	0.35	0.35	0.35
IG <sup>†</sup> machos	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00	5.00
IG hembras	8.00	6.00	8.00	7.50	8.00	6.50
Brangus Negro						
Índice de herencia	0.06	0.15	0.07	0.08	0.03	0.03
Correlación genética		0.92		-0.93		-0.59
$\sigma_p^{\ddagger}$	50.30	25.64	52.80	7.16	50.39	2.32
Respuesta, kg vaca <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	0.13	<b>1.02</b>	0.16	-0.17	0.07	-0.05
Salers						
Índice de herencia	0.12	0.23	0.12	0.12	0.02	0.01
Correlación genética		0.17		-0.93		-0.76
$\sigma_p$	39.04	19.76	46.38	4.05	38.81	0.48
Respuesta, kg vaca <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	0.20	0.26	0.24	-0.24	0.03	-0.02
Suizo Europeo						
Índice de herencia	0.09	0.23	0.05	0.07	0.03	0.15
Correlación genética		0.97		-0.90		-0.09
$\sigma_p$	53.49	23.78	55.50	7.01	52.52	1.75
Respuesta, kg vaca <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	0.21	1.74	0.12	-0.14	0.07	-0.02

<sup>†</sup>Intervalo generacional; <sup>‡</sup>Desviación estándar fenotípica  $\diamond$  <sup>†</sup>Generation interval; <sup>‡</sup>Phenotypic standard deviation.

selección para PD, y en una segunda etapa, selección para IP.

Gressler *et al.* (2005) y Boligon *et al.* (2008) publicaron las correlaciones genéticas entre PD y EPP (-0.20 y -0.16, respectivamente) que sugieren que la selección para PD traerá efectos favorables en EPP. La estimación de correlaciones favorables entre PD e IEP puede ser un beneficio adicional. McManus *et al.* (2002) y Rasali *et al.* (2005) publicaron correlaciones entre estas características de -0.05 y -0.38, respectivamente, lo que sugiere que las vaquillas más pesadas al destete tendrán su primer parto en edades tempranas y una habilidad probable de parir con regularidad. Sin embargo, las estimaciones de correlaciones genéticas entre EPP e IEP han sido variables, de -0.69 a -0.93 (Frazier *et al.*, 1999; Gressler *et al.*, 2005) o de 0.20 a 0.54 (Oliveira, 2007<sup>3</sup>; Magnabosco *et al.*, 2016).

En nuestro estudio, la correlación genética de PD con EPP (0.40, 0.95 y -0.02 para BN, SA y SE, respectivamente) fue desfavorable en BN y SA, mientras que en SE, favorable y de magnitud baja. Este hecho sugiere que el incremento en EPP de las vacas está asociado con PD altos de las crías en las razas BN y SA, pero no modifica el PD en la raza SE. De modo similar, la correlación entre PD e IEP (0.28, 0.29 y -0.02 para BN, SA y SE, respectivamente) fue desfavorable en BN y SA; mientras que en SE fue favorable y de magnitud baja. La correlación entre EPP e IEP (0.32, -0.22 y -0.09 para BN, SA y SE, respectivamente) fue desfavorable en SA y SE, mientras que en BN fue favorable.

## CONCLUSIONES

El uso de análisis bivariados mejoró la magnitud y precisión de los índices de herencia para las características estudiadas en las razas de este estudio.

Las correlaciones genéticas del índice de productividad anual de la vaca con las otras características fueron favorables, ya que al aumentar el índice de productividad se incrementa también el peso al destete, y se reducen el intervalo entre partos y la edad al primer parto.

La mejora genética del índice de productividad anual de las vacas se puede lograr con mayor eficiencia, mediante la selección directa para peso al destete en Brangus Negro, Salers y Suizo Europeo. Una segunda oportunidad de selección directa, para el

*et al.*, 1999; Gressler *et al.*, 2005) or from 0.20 to 0.54 (Oliveira, 2007<sup>3</sup>; Magnabosco *et al.*, 2016).

In our study, the genetic correlation of WW with AFC (0.40, 0.95 and -0.02 for BN, SA and SE, respectively) was unfavorable in BN and SA, while favorable and of low magnitude in SE. This fact suggests that the increase in AFC of cows is associated with high WW of the offspring in the BN and SA breeds, but does not modify the WW in SE. Similarly, the correlation between WW and CI (0.28, 0.29 and -0.02 for BN, SA and SE, respectively) was unfavorable in BN and SA; while in SE it was favorable and of low magnitude. The correlation between AFC and CI (0.32, -0.22 and -0.09 for BN, SA and SE, respectively) was unfavorable in SA and SE, while in BN it was favorable.

## CONCLUSIONS

The use of bivariate analyses improved the magnitude and accuracy of heritability estimates of the traits of breeds analyzed in this study.

The genetic correlations of the annual productivity index of the cows in relation to the other traits were favorable since an increase of the productivity index, also rises the weaning weight, and the calving interval and age at first calving are reduced.

The genetic improvement of the annual productivity index of cows can be achieved with greater efficiency by a direct selection of weaning weight in Brangus Negro, Salers and Suizo Europeo (Braunvieh). A second direct selection opportunity for the productivity index of these breeds will increase the annual productivity of cows.

—End of the English version—

-----\*-----

índice de productividad en estas razas, incrementará la productividad anual de las vacas.

## LITERATURA CITADA

Azevêdo, M. R. D. M., R. Filho M., R. N. Lôbo B., R. Lôbo B., A. A. A. Moura N., E. C. Filho P., e C. H. Malhado M. 2005. Produtividade acumulada (PAC) das matrizes em rebanhos Nelore do norte e nordeste do Brasil. Rev. Bras. Zootecn. 34: 54-59.

- Berry, D. P., and R. D. Evans. 2014. Genetics of reproductive performance in seasonal calving beef cows and its association with performance traits. *J. Anim. Sci.* 92: 1412-1422.
- Berry, D. P., E. Wall, and J. E. Pryce. 2014. Genetics and genomics of reproductive performance in dairy and beef cattle. *Animal* 8:105-121.
- BIF (Beef Improvement Federation). 2018. Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs. 9<sup>th</sup> edition. Beef Improvement Federation. North Carolina State University. Raleigh, NC. 183 p.
- Boligon, A., A., L. Albuquerque G., e P. R. Rorato N. 2008. Associações genéticas entre pesos e características reprodutivas em rebanhos da raça Nelore. *Rev. Bras. Zootecn.* 37: 56-601.
- Buzanskas, M. E., D. A. Grossi, F. Baldi, D. Barroso, L. O. C. Silva, R. A. A. Torres Júnior, D. P. Munari, and M. M. Alencar. 2010. Genetic associations between stayability and reproductive and growth traits in Canchim beef cattle. *Livest. Sci.* 132: 107-112.
- Buzanskas, M. E., P. S. Pires, T. C. S. Chud, P. A. Bernardes, L. D. Rola, R. P. Savegnago, R. B. Lôbo, and D. P. Munari. 2017. Parameter estimates for reproductive and carcass trait in Nelore beef cattle. *Theriogenology* 92: 204-209.
- Campello C., C., R. Martins Filho, e R. N. Lôbo B. 1999. Intervalo de partos e fertilidade real em vacas Nelore no estado do Maranhão. *Rev. Bras. Zootecn.* 28: 474-479.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez D., R. Ramírez V., and A. Ruíz F. 2003. Genetic evaluation of growth traits in Tropicar cattle: I. Model selection. *Agrociencia* 37: 323-335.
- d'Orey, B. R. A., D. A. Neuendorff, W. B. Smith, T. H. Jr. Welsh, and R. D. Randel. 2016. The influence of age at first calving on productivity of Brahman females. *J. Anim. Sci.* 94(Suppl. 1): 35.
- Duitama, C. O., L. González, D. Garcia, M. Farah, and R. da Fonseca. 2013. Productividad acumulada y su relación genética con características reproductivas en hembras Brahman. *Rev. MVZ Córdoba* 18: 3658-3664.
- Eler, J. D., L. D. Van Vleck, J. B. S. Ferraz, and R. B. Lôbo. 1995. Estimation of variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 73: 3253-3258.
- Eler, J. P., A. B. Bignardi, J. B. S. Ferraz, and M. L. Santana Jr. 2014. Genetic relationships among traits related to reproduction and growth of Nelore females. *Theriogenology* 82: 708-714.
- Falconer, D. S., and T. F. Mackay. 1996. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. 4<sup>a</sup> ed. Ed. ACRIBIA. Zaragoza, España. 469 p.
- Frazier, E. L., L. R. Sprott, J. O. Sanders, P. F. Dahm, J. R. Crouch, and J. W. Turner. 1999. Sire marbling score expected progeny difference and weaning weight maternal expected progeny difference associations with age at first calving and calving interval in Angus beef cattle. *J. Anim. Sci.* 77: 1322-1328.
- Gallegos-Ramírez, R., R. Ramírez-Valverde, R. Núñez-Domínguez, A. Ruíz-Flores, and A. Rodríguez-Almeida. 2011. Sire x environment interaction in the estimation of genetic correlation between direct and maternal effects for beef cattle. *Agrociencia* 45: 687-697.
- Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R., Welham, S. J. and Thompson, R. 2015. ASReml User Guide Release 4.1 Functional Specification, VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK. 358 p.
- Gressler, M., M. G., J. C. Pereira C., J. A. Bergmann G., V. Andrade J., M. Paulino F, e S. Gressler L. 2005. Aspectos genéticos do peso à desmama e de algumas características reprodutivas de fêmeas Nelore. *Arq. Bras. Med. Vet. Zoo.* 57: 533-538.
- Grossi, D. A., M. P. Berton, M. E. Buzanskas, T. C. S. Chud, N. V. Grupioni, C. C. Paro de Paz, R. B. Lôbo, and D. P. Munari. 2016. Genetic Analysis on accumulated productivity and calving intervals in Nelore cattle. *Trop. Anim. Health Prod.* 48: 207-210.
- Grossi, D. A., O. G. Frizzas, C. C. P. Paz, L. A. F. Bezerra, R. B. Lôbo, J. A. Oliveira, and D. P. Munari. 2008. Genetic associations between accumulated productivity, and reproductive and growth in Nelore cattle. *Livest. Sci.* 117: 139-146.
- Lôbo B., R. 1996. Programa de Melhoramento Genético da Raça Nelore. 3a. ed. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Brasil. 88 p.
- Magnabosco, C. U., F. B. Lopes, G. J. M. Rosa, and R. D. Sainz. 2016. Bayesian estimates of genetic parameters for reproductive traits in Nelore cows raised on pasture in tropical region. *Rev. Colomb. Cienc. Pecu.* 29: 119-129.
- Martínez-Velázquez, G., K. E. Gregory, G. L. Bennet, and L. D. Van Vleck. 2003. Genetic relationships between scrotal circumference and female reproductive traits. *J. Anim. Sci.* 81: 395-401.
- McManus, C., M. G. Saueressig, R. Falcão A., G. Serrano, K. R. Marcelino A., e G. R. Paludo. 2002. Componentes reprodutivos e produtivos no rebanho de corte da Embrapa cerrados. *Rev. Bras. Zootecn.* 31: 648-657.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 61: 495-522.
- Núñez-Domínguez, R., L. V. Cundiff, G. E. Dickerson, K. E. Gregory, and R. M. Koch. 1991. Lifetime production of beef heifers calving first at two versus three years of age. *J. Anim. Sci.* 69: 3467-3479.
- R. 2018. The R Project for Statistical Computing: A Language and Environment for Statistical Computing, R Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org> (Consulta: octubre 2017).
- Ramírez-Valverde, R., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2001. Comparison of threshold *vs* linear and animal *vs* sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 79: 333- 338.
- Rasali, D. P., G. H. Crow, J. N. B. Shrestha, A. D. Kennedy, and A. Brûlé-Babel. 2005. Multiple trait estimates of genetic parameters for juvenile growth and calving traits in Canadian Angus cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 85: 309-316.
- Razali, N. M., and Y. B. Wah. 2011. Power comparisons of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling tests. *J. Stat. Model. Anal.* 2: 21-33.
- Ríos U., A. 2008. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. *Téc. Pecu. Méx.* 46: 37-67.
- Roso, V. M., and F. S. Schenkel. 2006. AMC-A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary group. *In: Proceedings of the 8<sup>th</sup> World*

- Congress on Genetic Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, Brazil, August 13-18 Poster 27-26.
- Santana, M. L., J. P. Eler, A. B. Bignardi, and J. B. S. Ferraz. 2013. Genetic associations among average annual productivity, growth traits and stability: A parallel between Nelore and composite beef cattle. *J. Anim. Sci.* 91: 2566-2574.
- Schmidt, P. I., G. S. Campos, R. B. Lobo, F. R. P. Souza, C. C. Brauner, and A. A. Boligon. 2018. Genetic analysis of age at first calving, accumulated productivity, stayability and mature weight of Nelore females. *Theriogenology* 108: 81-87.
- Silveira C., J., C. McManus, A. Mascioli dos S., L. O. da Silva C., A. da Silveira C., J. A. Garcia S., e H. Louvandini. 2004. Fatores ambientais e parâmetros genéticos para características produtivas e reprodutivas em um rebanho Nelore no estado do Mato Grosso do Sul. *Rev. Bras. Zootecn.* 33: 1432-1444.
- Smith, B. A., J. S. Brinks, and G. V. Richardson. 1989. Estimation of genetic parameters among reproductive and growth traits in yearling heifers. *J. Anim. Sci.* 67: 2881-2885.
- Thompson, R., and K. Meyer. 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livest. Prod. Sci.* 15: 299-313.