

# ESTIMACION DE PARAMETROS GENETICOS PARA ALGUNAS CARACTERISTICAS DE CONFORMACION DE UBRE Y PUNTOS FINALES EN GANADO HOLSTEIN DE REGISTRO EN MEXICO <sup>a</sup>

Isabel Pérez Navarrete<sup>b</sup>  
Felipe de J. Ruiz López<sup>c</sup>

## RESUMEN

Pérez N I, Ruiz I. F de J. *Téc. Pecu. Méx.* Vol 36 No. 1 1998, 25-34. Se estimaron parámetros genéticos para características de ubre (inserción anterior de ubre, ligamento medio suspensorio, profundidad y textura de ubre, posición de pezones anteriores) y puntos finales de ganado Holstein de registro, utilizando registros de 4780 vacas calificadas en México durante los años de 1994 y 1995. Se compararon diferentes modelos estadísticos en función de la inclusión de las covariables edad a la calificación y/o edad al parto y la inclusión del hato y la ronda de calificación como efectos fijos individuales y combinados. Se estimaron las heredabilidades y correlaciones genéticas utilizando un modelo animal con la metodología de máxima verosimilitud restringida libre de derivadas para proceder a calcular la respuesta correlacionada a la selección sobre puntos finales. El modelo que se ajustó mejor a los datos fue aquel que incluyó al efecto de hato-ronda combinado y a la covariable edad a la calificación en sus formas lineal y cuadrática, además de los efectos de número y tercio de la lactancia. Las heredabilidades para las características de ubre resultaron bajas (.05 a .16) al igual que puntos finales (.13). No fue posible calcular la heredabilidad para profundidad de ubre debido a la poca variabilidad de las calificaciones para esta variable. Las características de ubre estuvieron positivamente correlacionadas con puntos finales (correlación fenotípica > .47 y correlación genética > .83). Al seleccionar sobre puntos finales se obtuvieron mejoras moderadas en los rasgos de ubre (.09 a .36 puntos/generación). Estos resultados implican que las características de ubre de ganado Holstein de registro en México deben ser empleadas en programas de selección y que se requiere de desarrollar índices de selección combinados para la población de México.

**PALABRAS CLAVE:** Ganado Holstein, Características de ubre, Modelo animal, Parámetros genéticos.

## INTRODUCCION

En México se cuenta con información sobre características de conformación de ganado Holstein; sin embargo, aún no se ha podido someter a análisis para la estimación de parámetros y valores genéticos y por ende, no se han podido llevar a cabo programas de mejoramiento consistentes y efectivos para estas características.

Los países que han estudiado la importancia económica de las características de conformación, han señalado que la ubre y pezones son las que se encuentran más estrechamente asociadas con la longevidad (1,2,3,4,5,6). Se ha concluido que seleccionando las características de ubre junto con la producción de leche, se puede disminuir el desecho involuntario o incrementar los días de vida productiva, con la consiguiente mejora en productividad (4,7,8,9). Una mayor longevidad da por resultado una reducción en los costos por reemplazo y un incremento del porcentaje de vacas maduras con mayores potenciales de producción (6,10). Por otro lado, se

a Recibido para su publicación el 9 de junio de 1997.

b Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro.

c Centro Nacional de Investigación en Fisiología y Mejoramiento Animal INIFAP - SAGAR

Favor de dirigir la correspondencia a: Felipe de J. Ruiz López

Apartado Postal 2-29 C.P. 76020 Querétaro Qro.

Correo Electrónico: fjr1@servidor.unam.mx

estima que en México el promedio de vida productiva de vacas lecheras es de poco más de dos años, y el intervalo entre partos de aproximadamente 13 meses, lo cual está por debajo de su potencial biológico y presenta un potencial de mejora importante (11).

Las evaluaciones genéticas de características de conformación de ganado lechero son llevadas a cabo por los criadores con la finalidad de incrementar la permanencia de las vacas en el hato (2,12), y para usarlas como apoyo en decisiones de apareamiento (7,13); además permite proporcionar una mayor información para toros con progenie en más de un hato y para vacas con hijas en diferentes hatos (14). Las organizaciones de inseminación artificial y las asociaciones de criadores, rutinariamente calculan las evaluaciones de sementales para características lineales de tipo, independientemente de las características de producción (15).

Para evaluar los rasgos de conformación, es indispensable seleccionar un modelo estadístico apropiado que sea simple y eficiente (16). La obtención de MPLI (mejor predictor lineal insesgado) bajo el modelo animal (MA) es considerado como el método más eficaz en las evaluaciones de animales. Mediante MPLI se ajustan tanto efectos fijos como aleatorios del modelo (17). Con el modelo animal, las evaluaciones genéticas tienden a ser más precisas, debido a que el MA tiene la ventaja de poder incluir registros múltiples por vaca, y a diferencia del modelo semental, evalúa todos los animales simultáneamente, incluyendo a las hembras (16); el MA es utilizado para predicción de valores genéticos, estimación de respuesta a la

selección y estimación de parámetros genéticos (e.j. heredabilidad) en poblaciones seleccionadas.

La realización del presente trabajo tuvo como objetivo estimar los parámetros genéticos de las características de puntos finales y de conformación de ubre (inserción de ubre anterior, posición de pezones anteriores, ligamento medio suspensorio, profundidad y textura de la ubre), que permitan desarrollar un modelo estadístico para la evaluación de éstas en ganado Holstein en México.

## MATERIALES Y METODOS

Se utilizó la información de 4780 vacas de registro calificadas en México, hijas de sementales mexicanos, estadounidenses y canadienses; la información fue obtenida de los registros de la Asociación Holstein de México, recopilada en 4 rondas de calificación de los años 1994 y 1995. Esta calificación fue realizada en una escala de 1 a 9 para características individuales y de 60 a 100 para puntos finales. La información que se incluyó en el análisis fue el número del hato, las fechas de nacimiento, de parto y ronda de calificación, el número de lactancias, y las calificaciones de las características de ubre: inserción anterior de ubre (IAU), posición de pezones anteriores (PPA), ligamento medio suspensorio (LMS), profundidad (PU) y textura de la ubre (TU) y de puntos finales (PF). Con base en la información anterior, se calculó el tercio de la lactancia, la edad al parto y la edad a la calificación. Las vacas se clasificaron en grupos de edad de primera, segunda y tercera o más lactancias. Para asegurar un número adecuado de registros en cada nivel de efecto

fijo (hato, ronda, lactancia y tercio de la lactancia), las vacas que nacieron en 1976 o antes, aquellas que tuvieron su primer parto en 1980 o antes; las que contaban con más de 20 meses en producción al momento de calificarlas, y vacas con menos de 20 meses de edad al parto fueron excluidas del análisis. Con la finalidad de no sesgar el análisis por recalificación, se eliminaron segundas y posteriores calificaciones por vaca. Para incrementar la probabilidad de convergencia en la estimación de parámetros, se seleccionaron vacas hijas de sementales con 10 o más hijas y registros provenientes de hatos que tuvieron 5 ó más vacas calificadas en una ronda, resultando un archivo con información de 2083 vacas, hijas de 92 sementales con observaciones en 46 hatos.

Para determinar el modelo estadístico a utilizar en la estimación de componentes de varianza se compararon modelos en dos modalidades: a) con los efectos de hato (H)

y de ronda (R) en forma separada y b) con el efecto combinado hato-ronda (HR); es decir, considerando sólo a los efectos principales o considerando la interacción entre los mismos. Cada modalidad a su vez, pudo incluir las formas lineal y cuadrática de la covariable edad a la calificación (c) o la covariable edad al parto (p) o ambas, lo que resultó en la comparación de seis modelos diferentes. Se consideraron como efectos fijos a hato, ronda, lactancia (L) y tercio de la lactancia (T).

La comparación de los modelos se hizo calculando el valor de la verosimilitud asociada a cada modelo y se eligió aquel modelo que maximizara el valor de la misma.

Con base en los resultados obtenidos al comparar los modelos anteriormente descritos, se utilizó el siguiente modelo para la estimación de los componentes de varianza:

$$y_{ijkl} = (HR)_i + L_j + T_k + \beta_1 c_l + \beta_2 c_l^2 + a_l + e_{ijkl} \quad (1)$$

donde:

- $y_{ijkl}$  = observación del animal l, en el hato-ronda i, en lactancia j y en el tercio de la lactancia k.
- $(HR)_i$  = efecto fijo de la interacción del hato por ronda i
- $L_j$  = efecto fijo de la lactancia j
- $T_k$  = efecto fijo del tercio de lactancia k
- $\beta_1 c_l, \beta_2 c_l^2$  = efecto de los coeficientes de regresión de la covariable edad a la calificación en meses en sus formas lineal y cuadrática
- $a_l$  = efecto aleatorio del animal l
- $e_{ijkl}$  = error residual de la observación ijkl

Los efectos aleatorios  $a_l$  y  $e_{ijkl}$  se supusieron independientemente distribuidos con media cero y varianzas  $\sigma^2_a$  y  $\sigma^2_e$ , respectivamente. El efecto fijo  $(HR)_i$  contó con 92 niveles en

el análisis,  $L_j$  y  $T_k$  con 3 niveles. Fueron analizados 3697 animales en total, al incluir animales con calificación y progenitores que proporcionaban relaciones entre ellos.

Se utilizó máxima verosimilitud restringida libre de derivadas (18) para estimar los componentes de (co)varianza empleando el programa MTDFREML (Múltiple Trait Derivative-Free Restricted Maximum Likelihood) del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América (19,20,21). Las correlaciones genéticas y heredabilidades obtenidas se utilizaron para predecir la respuesta correlacionada para cada característica de ubre, al utilizar diferentes intensidades de selección sobre PF y se calculó por medio de la siguiente ecuación:

$$RC_y = i h_x h_y r_g \sigma_{fy} \quad (2)$$

Donde:  $i$  es la intensidad de selección;  $h_x$  es la raíz cuadrada de la heredabilidad de PF (característica  $x$ );  $h_y$  es la raíz cuadrada de la heredabilidad de cada característica de ubre (característica  $y$ );  $r_g$  es la correlación genética entre la característica  $x$  y la característica  $y$ ; y  $\sigma_{fy}$  es la desviación estándar fenotípica de la característica de ubre. La respuesta de la característica seleccionada directamente (PF) es equivalente al promedio del valor genético de los individuos seleccionados (22).

## RESULTADOS

Las medias y desviaciones estándar para la información original y la seleccionada se presentan en el Cuadro 1.

Al analizar los diferentes modelos para estimar los componentes de varianza para la característica de PF, se observó que el

modelo que maximizó la función de verosimilitud fue aquel que incluyó la interacción hato por ronda y a la covariable edad a la calificación en sus formas lineal y cuadrática (Cuadro 2), por lo que se utilizó este modelo al analizar las variables de conformación de ubre. Los valores de los coeficientes de regresión estimados para edad a la clasificación fueron 0.1432 y -0.49 (10)<sup>-04</sup> para los efectos lineal y cuadrático, respectivamente.

Las características de ubre resultaron en general poco heredables (Cuadro 3), siendo la inserción de ubre anterior la más heredable .16 y textura de ubre la menos heredable .05; para profundidad de ubre no fue posible calcular componentes de varianza, debido a la poca variabilidad existente (Gráfica 1) y por lo tanto no se consideró en los siguientes análisis.

Las correlaciones genéticas se encontraron entre .72 a .98 y las fenotípicas de .36 a .63 (Cuadro 4). Las características de ubre en general estuvieron positivamente correlacionadas con PF (correlación fenotípica >.47 y correlación genética >.83). Las correlaciones genéticas más altas se encontraron entre LMS y TU .96 y entre LMS y PPA .98; mientras que las correlaciones fenotípicas más altas se encontraron entre PF y IAU .63 y entre PF y LMS .62.

La Gráfica 2 muestra las respuestas correlacionadas de las características de ubre al seleccionar para puntos finales con diferentes intensidades de selección. La selección para puntos finales resultó con incrementos generacionales de .09 a .36 puntos.

PARAMETROS GENETICOS CONFORMACION UBRE GANADO HOLSTEIN EN MEXICO

**Cuadro 1. Medias y desviaciones estándar para características de conformación de ubre y puntos finales.**

Característica <sup>a</sup>	Completos (4780 obs.)		Seleccionados (2083 obs.)	
	Media	Desviación Estándar	Media	Desviación Estándar
IAU	6.18	1.34	6.00	1.28
PPA	6.06	1.78	5.86	1.76
LMS	6.75	1.38	6.58	1.35
PU	5.02	0.65	5.04	0.70
TU	7.06	1.32	6.92	1.37
PF	81.40	4.36	80.90	3.71

<sup>a</sup> IAU= Inserción anterior de ubre; PPA= Posición de pezones anteriores; LMS= Ligamento medio suspensorio; PU= Profundidad de ubre; TU= Textura de ubre; PF= Puntos Finales.

**Cuadro 2. Varianzas genéticas aditivas ( $\sigma^2_a$ ) y residuales ( $\sigma^2_r$ ), heredabilidades ( $h^2$ ) y valores de la función de verosimilitud para diferentes modelos de la característica de puntos finales.**

Estructura del modelo					
Efectos de	Covariables incluidas	$\sigma^2_a$	$\sigma^2_r$	$h^2$	$-2[\log(l)]^a$
Hato					
y Ronda					
Separados	Edad al parto	1.09	7.83	.12	7091.4
Separados	Edad a la calificación	1.10	7.78	.12	7083.9
Separados	Edad al parto y a la calificación	1.12	7.74	.13	7094.7
Juntos	Edad al parto	1.05	7.52	.12	6533.0
Juntos	Edad a la calificación	1.07	7.46	.13	6521.7
Juntos	Edad al parto y a la calificación	1.08	7.44	.13	6533.9

<sup>a</sup> menos 2 veces el logaritmo de la función de verosimilitud.

**Cuadro 3. Heredabilidades estimadas para características de conformación de ubre y puntos finales.**

Característica <sup>a</sup>	País de estudio		
	México	Canadá <sup>b</sup>	Estados Unidos <sup>c</sup>
IAU	.16	.18	.22
PPA	.13	.21	.23
LMS	.12	.13	.13
TU	.05	.10	
PF	.13	.16	.30

a IAU= Inserción anterior de ubre; PPA= Posición de pezones anteriores; LMS= Ligamento medio suspensorio; TU= Textura de ubre; PF= Puntos Finales.

b Klassen et al., 1992.

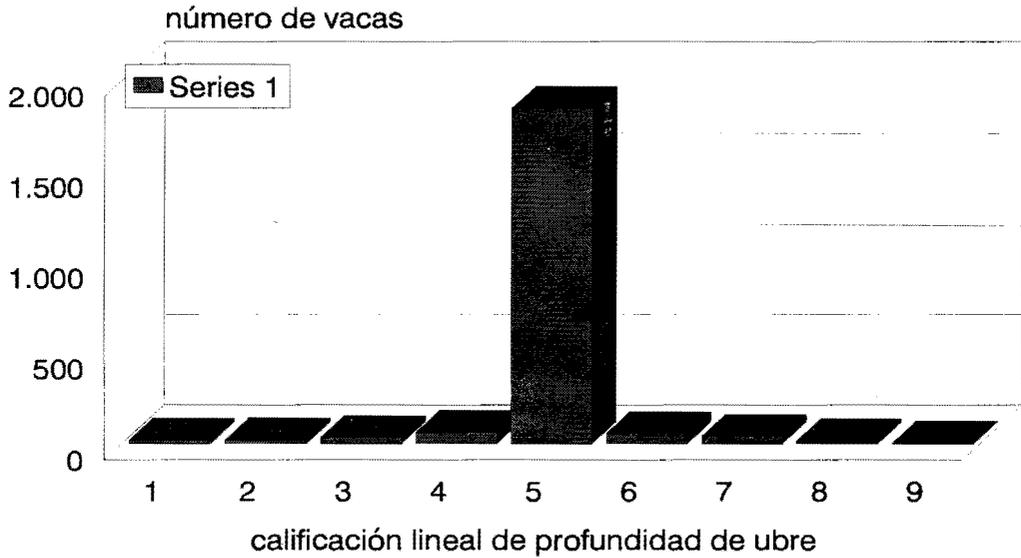
c Short y Lawlor, 1992.

**Cuadro 4. correlaciones genéticas (abajo de la diagonal) y fenotípicas (arriba de la diagonal) entre las características de conformación de ubre y puntos finales.**

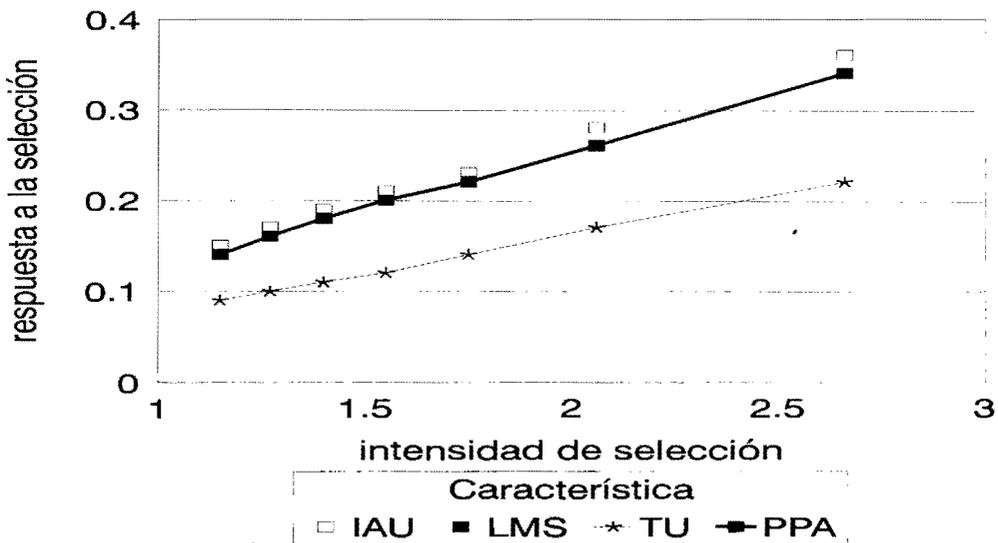
Característica	1	2	3	4	5
1 IAU		.43	.39	.39	.63
2 PPA	.85		.52	.36	.47
3 LMS	.72	.98		.54	.62
4 TU	.72	.80	.96		.47
5 PF	.84	.83	.84	.87	

a IAU= Inserción anterior de ubre; PPA= Posición de pezones anteriores; LMS= Ligamento medio suspensorio; TU= Textura de ubre; PF= Puntos Finales.

GRAFICA 1. CALIFICACION LINEAL DE PROFUNDIDAD DE UBRE.



GRAFICA 2. RESPUESTA CORRELACIONADA A LA SELECCION SOBRE PUNTOS FINALES <sup>a</sup>.



<sup>a</sup> IAU = Inserción anterior de ubre; LMS = Ligamento medio suspensorio; TU = Textura de ubre; PPA = Posición anterior de pezones.

## DISCUSION

La diferencia en el valor de las verosimilitudes de los modelos que incluyeron los efectos de hato y de ronda como efectos principales y los que incluyeron a la interacción (Cuadro 2), nos indican que el efecto que la ronda tiene sobre la clasificación no es independiente del hato en la que ésta se realiza y estuvo asociada a reducciones de aproximadamente 4% en las estimaciones de la varianza del error. Al mismo tiempo, la inclusión de edad al parto como alternativa o como complemento a edad a la clasificación presentó solo cambios marginales en el valor de la verosimilitud.

Las heredabilidades de IAU, LMS y PF son similares a las publicadas para la población Holstein del Canadá (10). Sin embargo, son inferiores a las estimadas para la población Holstein de Estados Unidos (4,16), donde se publicaron heredabilidades superiores a .20 para éstas características.

En nuestro trabajo, TU fue la característica menos heredable, lo que coincide con lo descrito para la población canadiense (10) aunque el valor de heredabilidad para esta característica se encontró aun por abajo de lo que el estudio citado informó. En ganado de registro de Estados Unidos, TU no es considerada como una característica importante de conformación, y por esta razón no se presenta en trabajos de estimación de parámetros.

Las similitudes con la población canadiense probablemente se deban a que ambas poblaciones están llevando escalas semejantes de calificación; sin embargo, las heredabilidades superiores encontradas en

ganado de registro de Estados Unidos nos muestran que: a) la proporción de la varianza total observada representada por la varianza genética, es menor en las poblaciones canadiense y mexicana, o b) la escala de calificación afecta la estimación de éstos parámetros. Es necesario seguir estudiando estos dos aspectos, ya que el intercambio de material genético entre los tres países es constante y hay que mejorar los sistemas de calificación utilizados para disminuir la variación no genética.

Las correlaciones genéticas y fenotípicas estimadas en vacas de registro en México, fueron en general similares a las correlaciones que se estimaron en las poblaciones de Canadá y Estados Unidos. La correlación genética más alta se encontró entre LMS y PPA, lo que coincide con lo que se ha informado para las otras poblaciones (4,10). La IAU estuvo fuertemente correlacionada fenotípicamente con puntos finales y fue similar a lo obtenido en la población de Estados Unidos (4,16), aunque en la población canadiense la correlación fenotípica más alta se encontró entre LMS y PPA (10).

Las correlaciones genéticas más bajas se estimaron entre IAU y TU, lo que coincide con lo informado para la población canadiense (10), y entre IAU y LMS, lo que a su vez concuerda con lo que presentado para la población de los Estados Unidos (4). En contraposición a lo encontrado en las poblaciones de referencia (4,10), la correlación fenotípica más baja se estimó entre LMS y PPA, ya que los citados autores mencionan a correlación entre IAU y LMS como la correlación más baja.

Todas las características de ubre estuvieron

positivamente correlacionadas con PF. Esta fuerte asociación se puede deber a que las características de ubre conforman el componente más importante de PF (40%) (4,10), lo que además se ha informado en otras razas como la Suizo Pardo (6). Estos mismos autores concluyen que las características de ubre son un buen criterio en la selección indirecta de una vida productiva larga, razón por la cual, la ubre debe recibir mayor énfasis que todas las demás características de conformación, por ser de mayor importancia económica.

Los resultados aquí obtenidos refuerzan la necesidad de contar con un índice combinado de producción y tipo para México, ya que las diferencias encontradas en las estimaciones de heredabilidades y correlaciones genéticas, hacen difícil la aplicación de índices extranjeros en nuestros sistemas de selección.

Al examinar las respuestas correlacionadas predichas a la selección sobre PF se encontró que TU responderá pobremente a esta selección, debido al bajo valor estimado de heredabilidad. Es de esperarse que las otras características respondan favorablemente a la selección sobre PF, mejorando entre .14 y .36 puntos en la primera generación seleccionada.

Si se siguen mejorando los sistemas de evaluación y de estimación de parámetros genéticos para características de conformación, en un futuro se podrán diseñar programas de mejoramiento genético, que permitan identificar animales genéticamente superiores en conformación funcional. Es importante que todas las vacas de registro en México entren en el sistema de calificación de ganado durante su

primera lactancia, para que se puedan estimar parámetros genéticos más precisos, que nos permitan predecir mejor la respuesta esperada a los programas de selección de sementales y vacas.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores reconocen la participación del M.C. Mauricio Valencia y del M.V.Z. José Moro en la discusión de los resultados del trabajo. Este trabajo fue parcialmente financiado por la Asociación Holstein de México y por el proyecto Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología bajo el proyecto K00222B.

## ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS FOR SOME UDDER CONFORMATION TRAITS AND FINAL SCORE OF MEXICAN HOLSTEIN REGISTERED CATTLE

### SUMMARY

Pérez N I, Ruiz L F de J. Téc. Pecu. Méx. Vol 36 No. 1 1998. 25-34. Genetic parameters for udder conformation traits (front udder insertion, median suspensory ligament, udder depth and texture and front teat placement) and final score were estimated for registered Holstein cattle using 4780 classifications performed in Mexico from 1994 to 1995. Different statistical models were compared based on the inclusion of age at classification and/or age at parturition as covariates, and the fixed effects of herd and classification round alone or combined. Heritabilities and genetic correlations were estimated using an animal model and derivative-free restricted maximum likelihood and then the correlated response to selection on final score was calculated. The model that best fitted the data was the one that included herd-round combined and age at classification as a covariate in its linear and quadratic forms in addition to the effects of lactation number and stage of lactation. Heritabilities for udder traits were low (.05 to .16) as was the one for final score (.13). Due to the lack of variation in udder depth, it was not possible to estimate its heritability. Udder traits were positively correlated with final score (phenotypic correlation > .47; genetic correlation > .83). If selection was based on final score, moderate improvement of udder traits would be

expected (.09 to .36 points in first generation). These results imply that udder traits of Mexican Holstein cattle should be employed in selection programs and selection indices have to be developed for the Mexican Holstein cattle population.

**KEY WORDS:** Holstein cattle, Udder conformation traits, Animal model, Genetic parameters.

## REFERENCIAS

1. Rogers G W, McDaniel B T, Dentine M R, Johnson L P. Relationships Among Survival Rates, Predicted Differences for yield and Linear Type Traits. *J. Dairy Sci.* 1988; 71:214.
2. Brotherstone S, Hill W G. Dairy herd life in relation to linear traits and production. 1.- Phenotypic and genetic analyses in pedigree type classified herds. *Anim. Prod.* 1991; 53: 279.
3. Rogers G W, Cooper J B, Barton E P. Relationships among survival and linear type traits in Jerseys. *J. Dairy Sci.* 1991; 74:286.
4. Short T H, Lawlor T J. Genetic Parameters of conformation Traits, Milk Yield, and Herd Life in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 1992; 75:1987.
5. Bagnato A. Herdlife in the Italian Holstein Friesian. *Interbull Meeting, Aarhus, Denmark.* 1993.
6. Vukasovic N, Moll J, Künzi N. Genetic Relationships among longevity, milk production, and type traits in Swiss Brown cattle. *Livestock Production Sci.* 1995; 41:11.
7. Foster W W, Freeman A E, Berger P J, Kuck A. Association of Type Traits Scored Linearly with Production and Herdlife of Holstein. *J. Dairy Sci.* 1989; 72:2651.
8. Rogers G W, McDaniel B T, Dentine M R, Funk D A. Genetic correlations between survival and linear type traits measured in first lactation. *J. Dairy Sci.* 1989; 72:523.
9. Harris B L, Freeman A E, Metzger E. Analysis of herd life in Guernsey dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 1992; 75:2008.
10. Klassen D J, Monardes H G, Jairath L, Cue R I, Hayes J F. Genetic Correlations Between Lifetime Production and Linearized Type in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 1992; 75:2272.
11. Ruiz L F, Oltenacu P A, Blake R W. Efecto del nivel de producción de leche sobre la duración de vida productiva de ganado Holstein de registro en México. *Téc. Pecu. Méx.* 1994; 32 No 3:105.
12. Cassell B G, Pearson R E, Stael J, Hiemstra S. Relationships between sire evaluations for linear type traits and lifetime relative net income from grade or registered daughters. *J. Dairy Sci.* 1990; 73:198.
13. Diers H. European and world-wide harmonisation of linear type classification. Definition of traits and estimation of breeding values. *Proc. Interbull Meeting, Aarhus, Denmark.* 1993; 20:2.
14. Wiggans G R, Van Raden P M. Animal Model Evaluation Within Herd Linked to National Evaluations. *J. Dairy Sci.* 1990; 73:1956.
15. Boldman K G, Freeman A E, Harris B L, Kuck A L. Prediction of sire transmitting abilities for longevity from transmitting abilities for linear type traits. *J. Dairy Sci.* 1992; 75:552.
16. Misztal I, Lawlor T J, Short T H. Implementation of Single-and Multiple-Trait Animal Models for Genetic Evaluation of Holstein Type Traits. *J. Dairy Sci.* 1993; 76:1421.
17. Henderson C R. Theoretical Basis and Computational Methods for a Number of Different Animal Models. *Proceeding of the Animal Model Workshop. J. Dairy Sci.* 1988; 71:1.
18. Meyer K. Estimating variances and covariances for multivariate animal models by restricted maximum likelihood. *Genet. Sel. Evol.* 1991; 23:67.
19. Boldman K G, Kriese L A, Van Vleck L D, Kachman S D. A manual for Use of MTDFREML. A set of Programs To Obtain Estimates of Variaces and Covariances [DRAFT] U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service. 1993.
20. Meyer K. DFREML. A set of programs to estimate variance components under individual animal model. *J. Dairy Sci.* 1988; 71 (suppl. 2):33.
21. Meyer K. Restricted maximum likelihood to estimate variance components for animal models with several random effects using a derivative-free algorithm. *Genet. Sel. Evol.* 1989; 21:317.
22. Falconer D S. Introduction to Quantitative Genetics. Third Edition. Longman Scientific Technical. 1989. London, Engl.