

INFLUÊNCIAS MATERNAS SOBRE O CRESCIMENTO ATÉ UM ANO DE IDADE EM BOVINOS GUZERÁ.

I. COMPONENTES CAUSAIS DE VARIÂNCIA E COVARIÂNCIA¹

MARIA CRISTINA MEDEIROS MAZZA², CARMEN SILVA PEREIRA³
e CLEUSA GRAÇA FONSECA⁴

RESUMO - Foram analisados dados de 635 bezerros da fazenda Canoas, em Minas Gerais. Estimaram-se os componentes de variância e covariância dos efeitos genéticos diretos e maternos através de análises de famílias de meios-irmãos paternos e maternos e regressão mãe-filho e pai-filho. As variâncias dos efeitos maternos (σ_{Am}^2) representaram 7,36, 81,34 e 15,75% da variância fenotípica total para os pesos ao nascer, aos 205 e 365 dias de idade, respectivamente. A covariância entre os efeitos aditivos diretos e maternos (σ_{AoAm}) apresentou valores negativos para os pesos aos 205 (-35,63% da variância total) e 365 dias (-6,42% da variância total), indicando a existência de antagonismo entre estes efeitos. Os resultados mostram a importância de se dar maior atenção à idade adequada para a prática da seleção em bovino de corte.

Termos para indexação: gado de corte, Zebu, características de desempenho, melhoramento animal, efeito materno.

MATERNAL INFLUENCES FROM BIRTH TO YEARLING IN GUZERÁ CATTLE I. GENETIC CAUSAL COMPONENTS OF VARIANCE AND COVARIANCE

ABSTRACT - Data from 635 Guzerá calves collected at the Canoas Farm (State of Minas Gerais, Brazil) were analysed. The components of variance and covariance were estimated by intraclass correlation of paternal and maternal half-sibs, offspring-dam and offspring-sire pairs. The variance of maternal effects (σ_{Am}^2) were 7.36, 81.34 and 15.76% of total phenotypic variance for birth, weaning and yearling weight, respectively. The estimated negative covariance of additive direct and maternal effects (σ_{AoAm}) for weaning and yearling weights indicated genetic antagonisms between these effects. The results showed the importance in establishing the adequate age for selection practice in beef cattle.

Index terms: beef cattle, Zebu, performance traits, animal breeding, maternal effect.

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento ponderal é um critério de seleção importante em gado de corte, não

só pela facilidade na quantificação, mas também por sua evidente relação com a eficiência ou economia da produção (Koch et al. 1963). As características de desempenho até a desmama têm sido amplamente adotadas como critério de seleção, principalmente em locais onde as fases de recria e terminação ocorrem exclusivamente no pasto (Barlow 1978); as medidas reais e a ênfase sobre cada uma delas dependem dos sistemas de produção nos quais se pretende utilizar os animais selecionados. Além disto, por sofrerem influências dos efeitos genéticos maternos e pela possibilidade da existência de antagonismo genético entre efeitos diretos e maternos, cuidados especiais devem ser considerados na interpretação dos parâmetros genéticos estimados.

¹ Aceito para publicação em 11 de abril de 1990

Extraído da dissertação apresentada pela primeira autora, como um dos requisitos ao grau de Mestre em Zootecnia, área de concentração Melhoramento Animal - UFMG, Belo Horizonte, MG.

² Zoota., M.Sc., EMBRAPA/Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal (CPAP), Caixa Postal 109, CEP 79300 Corumbá, MS.

³ Enga. - Agra., Ph.D., Dep. de Zoot. da Esc. Vet. - UFMG, Caixa Postal 567, CEP 31270 Belo Horizonte, MG.

⁴ Biol., M.Sc., Profa., Dep. de Zoot. da Esc. Vet. - UFMG, Belo Horizonte, MG.

A influência do ambiente materno ocorre nos períodos intra-uterino e pós-natal, principalmente do nascimento até a desmama, quando os efeitos da amamentação são mais evidentes (Koch & Clark 1955c, Willham 1963, 1972, 1980, Baker 1980, Robison 1981); tais efeitos geralmente declinam após a desmama (Koch & Clark 1955abc); entretanto, ainda podem ser importantes, em gado de corte até um ano de idade (Mavrogenis et al. 1978) ou até a maturidade (Vesely & Robison 1971).

As variações dos efeitos do ambiente materno sobre a cria podem ser devidas a diferenças permanentes entre as mães, como variações físicas no tamanho, capacidade de fornecer nutrientes para o desenvolvimento da cria, diferenças funcionais permanentes que afetam o crescimento pré e pós-natal, ou a fatores temporários que modificam a característica materna em um determinado período (Koch 1972).

A evidência da existência e da magnitude das influências maternas geralmente provém, em gado de corte, de experimentos que medem componentes conhecidos de seus efeitos maternos, tais como: produção de leite de vacas, cruzamentos recíprocos, amamentação cruzada entre tipos genéticos, e comparação das correlações observadas com as esperadas, para vários tipos de parentes (Koch & Clark 1955b, Willham 1963, Koch 1972).

As covariâncias entre os efeitos genéticos diretos e maternos de modo geral alcançam valores negativos, com estimativas variando de zero a -432 kg^2 para o peso à desmama (Everett & Magee 1965, Deese & Koger 1967, Hohenboken & Brinks 1971, Vesely & Robison 1971) e a -650 kg^2 para o peso aos 365 dias (Mavrogenis et al. 1978).

A covariância negativa entre os efeitos genéticos diretos e maternos revela a existência de um antagonismo entre as características relacionadas com os efeitos diretos e aquelas com os efeitos maternos (Koch & Clark 1955c, Deese & Koger 1967, Hohenboken & Brinks 1971), o que indica a necessidade de reavaliação dos procedimentos de seleção para

maximizar o crescimento pré-desmama, sem que haja uma perda no valor gênico para a capacidade de produção de leite.

O objetivo deste estudo foi avaliar a magnitude das influências maternas, e suas relações com os efeitos diretos sobre as características de crescimento até um ano de idade, em bovinos da raça Guzerá, através de decomposição teórica das variâncias e covariâncias observadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Os dados utilizados neste estudo referem-se aos pesos ao nascer, aos 205 e 365 dias de idade de 635 bezerras – 380 machos e 255 fêmeas – nascidos no período de 1971 a 1981, filhos de 26 touros e 194 vacas registrados e controlados da raça Guzerá, pertencentes à fazenda Canoas, município de Curvelo, MG.

Curvelo está situada a uma altitude média de 633 m acima do nível do mar, a $18^{\circ}45'40''$ de latitude sul e $44^{\circ}24'46''$ de longitude oeste de Greenwich. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é tropical, subtipo AW. A temperatura, com média anual de $24,2^{\circ}\text{C}$, e a distribuição das chuvas caracterizam dois períodos distintos: seco, de abril a setembro, com temperatura média de $23,3^{\circ}\text{C}$ e precipitação média anual de 32,5 mm, e chuvoso, de outubro a março, com temperatura média de $25,1^{\circ}\text{C}$ e precipitação média mensal de 188,7 mm.

As pastagens eram constituídas principalmente de capim-gordura (*Melinis minutiflora*, Pal. de Beauv.) e capim-jaraguá (*Hyparrhenia rufa*, (Ness) Stapf.). O solo é ácido, com pH entre 4,0 e 6,0, fertilidade regular e topografia de planalto.

A alimentação do rebanho, na estação chuvosa, consistiu exclusivamente de pasto e mistura mineral à vontade, com suplementação na seca. Foram realizadas, sistematicamente, vermifugação e vacinação contra febre aftosa e carbúnculo sintomático. Os bezerras foram pesados a cada dois meses e desmamados entre 7 a 7,5 meses de idade. Na escolha de novilhos(as) que permaneceriam no rebanho foram consideradas as características raciais, a conformação e o peso à desmama.

Os pesos aos 205 e 365 dias de idade foram estimados através do método de interpolação linear. As idades da mãe ao parto foram agrupadas em classes, a partir de dois anos e meio; as vacas com mais de

doze anos e meio foram incluídas em uma única classe e foram eliminados os animais nascidos em novembro e dezembro, por apresentarem baixa frequência; filhos de touros ou vacas com menos de duas progênes foram excluídos.

Os pesos ao nascer, aos 205 e aos 365 dias de idade, foram analisados pelo método dos quadrados mínimos com números desiguais nas subclasses, descrito por Harvey (1975), com o auxílio do computador Burroughs, modelo 6700, do Centro de Computação da Universidade Federal de Minas Gerais.

Estimaram-se os componentes de variância e covariância genética através de análises de famílias de meio-irmãos paternos, meio-irmãos maternos, regressão mãe-filho e regressão pai-filho.

Os pesos ao nascer, aos 205 e aos 365 dias de idade foram submetidos às análises de variâncias segundo os modelos:

1. Famílias de meio-irmãos paternos

$$Y_{ijklm} = \mu + T_i + M_j + A_k + I_l + e_{ijklm}$$

2. Famílias de meio-irmãos maternos

$$Y_{ijkl} = \mu + D_i + M_j + A_k + e_{ijkl}$$

3. Regressão do descendente sobre a mãe

$$Cov_{OD} = \frac{SPD(ZY)}{V - T}$$

4. Regressão do descendente sobre o pai

$$Cov_{OS} = \frac{\frac{\sum XY - \frac{\sum X \sum Y}{N}}{N - 1}}$$

onde: Y_{ijklm} = pesos nas idades estudadas; μ - média da população; T_i e D_i - efeitos aleatórios de touro e de vacas; M_j , A_k e I_l - efeitos fixos do mês e ano de nascimento e da idade da vaca ao parto; e_{ijklm} - erro experimental; Cov_{OD} e Cov_{OS} - covariância entre filho-vaca e filho-touro; $SPD(ZY)$ - soma de produtos; V e T - números totais de vacas e de touros; X , Y e Z - pesos do touro, da progênie e da vaca, respectivamente.

Com as constantes obtidas na análise de meio-irmãos paternos, os pesos, nas diferentes idades, foram corrigidos segundo a idade da vaca ao parto,

antes de serem submetidos às análises de meios-irmãos maternos e regressões. Nestas últimas, o ajuste incluiu ainda o sexo, mês e ano de nascimento.

A avaliação das relações maternas e diretas requer o conhecimento de sete componentes causais: variância genética aditiva e dos desvios de dominância dos efeitos diretos (σ^2_{Ao} e σ^2_{Do}), variância genética aditiva e dos desvios de dominância dos efeitos maternos (σ^2_{Am} e σ^2_{Dm}), covariância entre efeitos genéticos aditivos maternos e diretos (σ_{AoAm}), covariância entre os efeitos de dominância maternos e diretos (σ_{DoDm}) e variância ambiente (σ^2_e) (Kempthorne 1955, citado por Hohenboken & Brinks 1971). Hill Junior (1965), citado por Hohenboken & Brinks (1971) e Deese & Koger (1967) consideraram a variância resultante dos efeitos do ambiente materno permanente (σ^2_{Ep}) separada das diferenças genéticas maternas (σ^2_{Am}).

Os componentes causais foram estimados com base nas esperanças teóricas dos componentes de observação (Tabela 1). Assumiu-se valor zero para as variâncias atribuídas aos desvios de dominância dos efeitos diretos e dos maternos (σ^2_{Do} e σ^2_{Dm}), para a covariância entre os desvios de dominância diretos e maternos (σ_{DoDm}) e para os efeitos epistáticos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os pesos médios observados e os respectivos desvios padrões foram de 27,35 ± 3,04 kg ao nascimento, 158,72 ± 19,45 kg aos 205 dias e 214,81 ± 31,75 kg aos 365 dias de idade.

As análises de variância revelaram que todos os fatores ambientes considerados nos modelos tiveram efeitos significativos sobre as três características estudadas, com exceção do mês de nascimento sobre o peso ao nascer, e idade da vaca ao parto sobre os pesos ao nascer e aos 365 dias. Sexo foi a fonte de variação mais importante para pesos ao nascimento e aos 365 dias, enquanto o ano de nascimento foi o fator que mais influenciou o peso aos 205 dias. Este último reflete, entre outras, as variações climáticas e conseqüentemente o nível alimentar dos animais em regime de pastejo.

O componente de variância de touros (σ^2_S) apresentou um valor de 0,32 para o peso ao nascer; as estimativas das covariâncias entre pai e filho (CovOS), mãe e descendente (CovOD) e da variância entre meio-irmãos maternos (σ^2_d) foram de 0,78, 1,63 e 1,55, respectivamente (Tabela 2). Koch & Clark (1955ab) sugeriram que a covariância entre pai e filho é influenciada pelo ambiente materno da avó paterna, e as outras duas sofrem influências ainda maiores do ambiente materno. A variação atribuída aos efeitos aditivos

dos genes (σ^2_{Ao}) representou 15,5% da variação fenotípica total (σ^2_p), enquanto as variações atribuídas aos efeitos genéticos do ambiente materno (σ^2_{Am}) e às diferenças ambientes permanentes (σ^2_{Ep}) entre as mães representaram somente 7,36 e 0,88% da variância fenotípica total (σ^2_p), respectivamente (Tabela 3), o que indica que, ao nascer, as diferenças entre os pesos dos bezerros foram causadas principalmente pela ação dos seus genes.

Quanto ao peso aos 205 dias, o valor da σ^2_S (16,67 kg²) foi superior ao da CovOS (7,81 kg²); este último foi muito inferior ao da CovOD (19,09 kg²). A σ^2_d teve valor muito elevado (65,0 kg²), se comparado com os anteriormente mencionados. Tudo isto resultou, como se pode ver na Tabela 3, numa estimativa de σ^2_{Am} , 226,77 kg² ou 81,34% da σ^2_p , que excedeu a σ^2_{Ao} e, expressa como percentagem da σ^2_p , superou os valores mencionados na literatura (Deese & Koger 1967). No entanto, Vesely & Robinson (1971) encontraram valores inferiores de σ^2_{Am} comparada com σ^2_{Ao} .

A σ^2_{Am} de 109,14 kg², ou 15,76% da σ^2_p (Tabela 3), revela que o peso aos 365 dias é uma característica influenciada pelo ambiente materno, o que concorda com os resultados de Mavrogenis et al. (1978). Esta influência, porém, já não é tão acentuada como ocorre no peso à desmama. De forma análoga ao peso ao nascer, a σ^2_{Ao} , com valor de 173,79 kg², ou 25,09% da σ^2_p , volta a ocupar uma posição superior a σ^2_{Am} . A σ^2_{Ep} apresenta valor negativo de -3,90 kg ou 0,56% da σ^2_p , semelhante aos encontrados por Hill Júnior (1965), citado por Hohenboken & Brinks (1971), Deese & Koger (1967) e Hohenboken & Brinks (1971).

A covariância entre os efeitos genéticos diretos e maternos (σ_{AoAm}) para peso ao nascer foi positiva (Tabela 3), com um valor de 0,54 kg ou 6,41% da σ^2_p , ao contrário do observado por Vesely e Robinson (1971). Para peso à desmama encontrou-se valor elevado, mas negativo, de -102,11 kg, ou 36,63% da σ^2_p , para a σ_{AoAm} . Valores negativos desta covariância para peso à desmama são fre-

TABELA 1. Esperanças teóricas dos componentes de observação.

Componentes de observação	σ^2_{Ao}	σ^2_{Am}	σ_{AoAm}	σ_{DoDm}	σ^2_{Ep}	σ^2_e
σ^2_s	1/4	0	0	0	0	0
σ^2_d	1/4	1	1	0	1	0
σ^2_w	3/4	0	0	0	0	1
CovOD	1/2	1/2	5/4	1	0	0
CovOS	1/2	0	1/4	0	0	0
σ^2_p	1	1	1	0	1	1

σ^2_p - variância fenotípica; σ^2_s , σ^2_d e σ^2_w - variância atribuída às diferenças entre touros, vacas e indivíduos, respectivamente; CovOD - covariância entre o peso do bezerro e o peso da mãe; CovOS - covariância entre o peso do bezerro e o peso do pai; σ^2_{Ao} - variância atribuída aos efeitos genéticos aditivos diretos; σ^2_{Am} - variância atribuída aos efeitos genéticos aditivos maternos; σ_{AoAm} - covariância entre os efeitos genéticos diretos e maternos; σ_{DoDm} - covariância entre os desvios de dominância diretos e maternos; σ^2_{Ep} - variância atribuída às diferenças permanentes entre as vacas; σ^2_e - variância atribuída às diferenças ambientes.

TABELA 2. Componentes de variância e covariância dos pesos ao nascimento, 205 e 365 dias de idade.

Componentes de observação	Pesos		
	Ao nascimento	205 dias	365 dias
σ^2_s	0,32	16,67	43,45
CovOS	0,78	7,81	75,78
CovOD	1,63	19,09	85,88
σ^2_d	1,55	65,00	104,22
σ^2_w	6,83	213,79	588,38

TABELA 3. Estimativa dos componentes causais dos pesos ao nascimento, 205 e 365 dias de idade.

Componentes causais	Pesos					
	Ao nascimento		205 dias		365 dias	
	kg ²	% σ^2_p	kg ²	% σ^2_p	kg ²	% σ^2_p
σ^2_{Ao}	1,30	15,50	66,68	23,92	173,79	25,09
σ^2_{Am}	0,62	7,36	226,77	81,34	109,14	15,76
σ^2_{Ep}	0,07	0,88	-76,33	-27,38	-3,90	-0,56
σ_{AoAm}	0,54	6,41	-102,11	-36,63	-44,47	-6,42
σ^2_e	5,86	69,85	163,77	58,75	458,04	66,13
σ^2_p	8,39		278,78		692,61	

qüentes na literatura (Everett & Magee 1965, Hohenboken & Brinks 1971 e Vesely & Robison 1971). Para o peso a um ano, a σ_{AoAm} , com valor negativo de -44,47 kg, mostra-se menos acentuada do que no peso à desmama, representando -6,42% da σ^2_p , o que está de acordo com os relatados (-7,7 a -9,1%) por Hohenboken & Brinks (1971).

Nota-se, portanto, que a σ_{AoAm} , para o peso ao nascer é positiva, mas torna-se negativa para os pesos aos 205 e 365 dias de idade (Tabela 3). Estes resultados sugerem a existência de antagonismo genético entre os efeitos diretos e maternos para os pesos à desmama e a um ano de idade.

Ahlschwede & Robison (1971) observaram associações positivas entre os efeitos genéticos diretos e os maternos, nas quatro primeiras semanas de vida, em suínos, e que esta relação tornava-se negativa após este período, em decorrência da interação com certos fatores ambientais. Da mesma forma, alguns estudos com gado de corte mostraram covariâncias positivas aos 90 a 120 dias de idade (Hill Junior 1965, citado por Hohenboken & Brinks 1971), o que sugere que a seleção para efeitos maternos poderia ser baseada no peso aos 90 dias ou nas estimativas diretas da produção de leite, enquanto a seleção para crescimento seria baseada em observações feitas no período pós-desmama (Robison 1981).

Tais estratégias de seleção necessitam, ainda, de maiores esclarecimentos na extensão das influências maternas sobre características ponderais pré e pós-desmama, pois não se pode desconsiderar os resultados de covariância negativa para o peso ao nascer, encontrados na literatura, como os de Vesely & Robison (1971). Nobre et al. (1988), estudando as tendências genéticas para o crescimento até um ano de idade, em animais de raça Nelore, também observaram a existência de antagonismo genético entre os efeitos diretos e maternos para os pesos ao nascer e à desmama, e para os pesos à desmama e a um ano de idade.

Van Vleck et al. (1977) ressaltou a importância do termo covariância na resposta à seleção. Com uma covariância negativa elevada, entre os efeitos genéticos diretos e maternos, e o componente de variância genética materna maior do que a variância genética direta, o autor sugeriu que a seleção para peso à desmama de machos pelo valor genético direto e das fêmeas pelo valor genético materno forneceria uma resposta esperada maior na progênie, após a primeira geração, do que a seleção de fêmeas pelo valor genético direto.

Diante destas evidências, a seleção baseada em pesos pré e pós-desmama, com o objetivo de melhorar o potencial de crescimento e de produção de leite, poderia requerer a adoção da metodologia de índices de seleção, levando

em consideração os componentes genéticos diretos e maternos (Hazel 1943, Van Vleck 1970, 1976, Mendonza & Slinger 1985).

CONCLUSÕES

1. Os efeitos do ambiente materno, responsáveis por 81,34% da variância fenotípica total, constituem a principal causa de variação do peso aos 205 dias. Os pesos ao nascimento e aos 365 dias de idade também são influenciados pelo ambiente materno, porém em menor proporção.

2. Os procedimentos de seleção, portanto, tenderão a ser mais eficientes quando realizados em idades mais avançadas, após o primeiro ano de vida, quando se espera que os efeitos maternos não sejam tão acentuados.

REFERÊNCIAS

- AHLSCHWEDE, W.L. & ROBISON, O.W. Prenatal and postnatal influences on growth and backfat in swine. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 32(1):10-16, 1971.
- BAKER, R.L. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle; a review. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.*, Wellington, 40:285-303, 1980.
- BARLOW, R. Biological ramifications of selection for preweaning grown in cattle: a review. *Anim. Breeding Abstr.*, Farnham Royal, 46(9):469-94, 1978.
- DEESE, R.E. & KOGER, M. Maternal effects on preweaning growth rate in cattle. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 26:250-3, 1967.
- EVERETT, R.W. & MAGEE, W.T. Maternal ability and genetic ability of birth weight and gestation length. *J. Dairy Sci.*, Champaign, 48(7):957-61, 1965.
- HARVEY, W.R. *Least-square analysis of data with unequal sub-class numbers*. Washington, Department of Agriculture, 1975.
- HAZEL, L.N. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, Austin, 28:467-8, 1943.
- HOHENBOKEN, W.D. & BRINKS, J.S. Relationships between direct and maternal effects on growth in Herefords. II. Partitioning of covariance between relatives. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 32(1):26-34, 1971.
- KOCH, R.M. The role of maternal effects in animal breeding. VI. Maternal effects in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 35(6):1316-23, 1972.
- KOCH, R.M. & CLARK, R.T. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. I. Correlation among paternal and maternal half-sibs. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 14(3):774-85, 1955a.
- KOCH, R.M. & CLARK, R.T. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. II. Correlations between offspring and dam and offspring and sire. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 14(3):787-91, 1955b.
- KOCH, R.M. & CLARK, R.T. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. III. Evaluating maternal environment. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 14(4):979-96, 1955c.
- KOCH, R.M.; SWINGER, L.A.; CHAMBERS, D.; GREGORY, K.E. Efficiency of feed use in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 22:486-94, 1963.
- MAVROGENIS, A.P.; DILLARD, E.U.; ROBISON, O.W. Genetic analysis of postweaning performance of Hereford bulls. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 47(5):1004-13, 1978.
- MENDONZA, B.G. & SLANDER, W.D. Restricted selection indexes: genetic responses involving maternal effect for weaning and other growth traits in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, Champaign, 60(2):413-26, 1985.
- NOBRE, P.R.C.; EUCLIDES FILHO, K.; ROSA, A. do N. Componentes materno e direto das tendências genéticas para pesos em gado Nelore. *R. Soc. Bras. Zootec.*, Viçosa, 17(1):1-16, 1988.
- ROBISON, O.W. The influences of maternal effects on the efficiency of selection: a review. *Liv. Prod. Sci.*, Amsterdam, 8(2):121-39, 1981.

- VAN VLECK, L.D. Index selection for direct and maternal genetic components of economic traits. *Biometrics*, Washington, **26**(3): 477-83, 1970.
- VAN VLECK, L.D. Selection for direct, maternal, and grandmaternal genetic components of economic traits. *Biometrics*, Washington, **32**(1):173-81, 1976.
- VAN VLECK, L.D.; LOUIS, D.S.; MILLER, J.I. Expected phenotypic response in weaning weight on beef calves from selection for direct and maternal genetic effects. *J. Anim. Sci.*, Champaign, **44**(3):360-7, 1977.
- VESELY, J.A. & ROBISON, O.W. Genetic and maternal effects on preweaning growth and type score in beef calves. *J. Anim. Sci.*, Champaign, **32**(5):825-31, 1971.
- WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics*, Washington, **19**(1):18-27, 1963.
- WILLHAM, R.L. Problems in estimating maternal effects. *Liv. Prod. Sci.*, Amsterdam, **7**(5):405-18, 1980.
- WILLHAM, R.L. The role of maternal effects in animal breeding. III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J. Anim. Sci.*, Champaign, **35**(6):1288-93, 1972.