

# MÉTODOS DE ESTIMAÇÃO DE VARIÂNCIAS E PARÂMETROS AFINS DE CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO EM BOVINOS<sup>1</sup>

ALFREDO RIBEIRO DE FREITAS<sup>2</sup> e ROLAND VENCOVSKY<sup>3</sup>

**RESUMO** – O método Iterativo Simples de Henderson (IHSM), o da Máxima Verossimilhança (ML) e o da Máxima Verossimilhança Restrita (REML), foram comparados quanto à estimativa de variâncias e covariâncias genéticas ( $g_{ii}$ ), residuais ( $r_{ii}$ ) e outros parâmetros genéticos na análise univariada do peso à desmama e aos doze meses, em bovinos. Os resultados das diversas análises foram comparados aos obtidos com os do método 3 de Henderson (H3), tradicionalmente utilizado para estimar parâmetros genéticos. IHSM, ML e REML convergiram com o mesmo número de iterações, porém o REML foi mais exigente computacionalmente. Todos os métodos proporcionaram resultados semelhantes para  $r_{ii}$ , porém o REML estimou valores maiores de  $g_{ii}$ , e, consequentemente, valores maiores para as herdabilidades e correlação genética em ambas as características. Comparado ao REML, os resultados mais próximos foram obtidos pelo ML, e os mais discordantes, pelo H3.

**Termos para indexação:** gado de corte, componentes de variância, métodos de Henderson.

## METHODS OF ESTIMATION OF VARIANCES AND RELATED PARAMETERS FOR GROWTH TRAITS IN CATTLE

**ABSTRACT** – The Iterative Henderson Simple Method (IHSM), Maximum Likelihood (ML) and Restricted Maximum Likelihood (REML) were evaluated, regarding genetic ( $g_{ii}$ ) and residual ( $r_{ii}$ ) variances and other genetic parameters estimates from univariate analysis of body weights at weaning and at 12 months of age in cattle. The results of several analysis were compared to those obtained by method 3 of Henderson (H3), traditionally used in the estimation of genetic parameters. IHSM, ML and REML converged with the same number of iterations, although REML demanded more computational time. All methods produced similar results for the residual (co) variances, but REML estimated higher values for  $g_{ii}$ , in both traits and, consequently higher values for heritabilities and genetic correlations. Compared to REML, ML was similar and H3 was the most divergent with respect to the genetic parameters estimation.

**Index terms:** beef cattle, variance components, Henderson methods.

## INTRODUÇÃO

O método tradicionalmente utilizado para estimar parâmetros genéticos no melhoramento animal é o método 3 de Henderson (1953), que utiliza quadrados mínimos por ajustamento de constantes, e que está disponível em "Software" em várias versões (Harvey 1985, por exemplo) para microcomputadores. Deficiências associadas

a este método, tais como o não controle de vícios das estimativas devidos à seleção e/ou descarte de animais, a impossibilidade de utilização do parentesco entre os animais envolvidos, e a probabilidade de mais de uma solução, limitam o seu uso.

Neste trabalho são estudados o método da Máxima Verossimilhança – ML (Hartley & Rao, 1967) e o método da Máxima Verossimilhança Restrita – REML (Patterson & Thompson 1971), que possuem propriedades desejáveis, principalmente quando as observações têm distribuição normal (Harville 1977) e, ainda, o Método Iterativo Simples de Henderson (IHSM) descrito por Henderson (1984), que usa pseudoesperanças, porém de fácil implementação e uso.

O objetivo do presente trabalho foi comparar entre si o método 3 de Henderson (H3), o ML, o

<sup>1</sup> Aceito para publicação em 21 de janeiro de 1993

Extraído da Dissertação do primeiro autor para obtenção do grau de Doutor em Agronomia. Dep. de Genética. ESALQ - USP.

<sup>2</sup> Eng.-Agr., Dr., EMBRAPA/Unidade de Execução de Pesquisa de Ámbito Estadual de São Carlos (UEPAE São Carlos), Caixa Postal 339, CEP 13560-970, São Carlos, SP.

<sup>3</sup> Eng.-Agr. Dr., Prof. Dep. de Genética., ESALQ/USP, Caixa Postal 9, CEP 13405-155, Piracicaba, SP.

REML e o IHSM, quanto aos aspectos computacionais, estimativas de variâncias e covariâncias e parâmetros afins na análise univariada do peso à desmama ( $Y_1$ ) e peso aos doze meses ( $Y_2$ ) de animais da raça Canchim, nascidos e criados na Fazenda Canchim, município de São Carlos, SP, de 1982 a 1988.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os dados utilizados neste trabalho foram obtidos de 526 fêmeas e 599 machos da raça Canchim, filhos de 52 touros, nascidos e desmamados no período de 1982 a 1988, na Fazenda Canchim, município de São Carlos, SP, base física do Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste, da EMBRAPA. Foram consideradas duas épocas de nascimento (época 1: maio a julho, e época 2: agosto a dezembro) e nove classes de idade da vaca ao parto, em anos, sendo  $\leq 4$  anos e  $\geq 11$  anos as extremas. As características analisadas foram  $Y_1$  e  $Y_2$ , ajustados linearmente para 240 e 365 dias, respectivamente, por meio das seguintes expressões:

$$\begin{aligned} Y_1 &= PN + (PD - PN)/I_1 * 240 \\ Y_2 &= Y_1 + (P_{12} - PD)/(I_2 - I_1) * 125 \end{aligned}$$

em que:

- PN = peso observado ao nascimento, em kg;
- PD = peso observado à desmama, em kg;
- $P_{12}$  = peso observado aos 12 meses, em kg;
- $I_1$  = idade à desmama, em dias;
- $I_2$  = idade à pesagem  $P_{12}$ , em dias.

### Métodos de análise

O modelo misto utilizado foi:

$$Y = Xb + Zu + \epsilon$$

em que:

- $Y$  = vetor de observações ( $n \times 1$ );
- $b$  = vetor de efeitos fixos desconhecidos ( $p \times 1$ ): sexo, época e ano;
- $X$  = matriz de valores conhecidos ( $n \times p$ ), que associa os elementos de  $b$  ao vetor de dados  $Y$ ;
- $u$  = vetor aleatório ( $q \times 1$ ), que inclui os valores genéticos a serem preditos: efeito de touros, suposto ter distribuição normal com média zero e variância  $1\sigma_s^2$ ;
- $Z$  = matriz de valores conhecidos ( $n \times q$ ), que associa os elementos de  $u$  ao vetor de dados  $Y$ ;
- $\epsilon$  = vetor aleatório ( $n \times 1$ ), suposto ter distribuição normal com média zero e variância  $1\sigma_e^2$ .

### Esperanças e variâncias

$$E \begin{bmatrix} Y \\ u \\ \epsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xb \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \text{Var} \begin{bmatrix} Y \\ u \\ \epsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} ZZ\sigma_s^2 + \sigma_e^2*I & 0 & 0 \\ 0 & ZZ\sigma_s^2 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_e^2*I \end{bmatrix} [2]$$

As estimativas  $\hat{b}$  e  $\hat{u}$  são obtidas das Equações de Modelos Mistos – EMM (Henderson 1973) –, onde  $C$  é a inversa generalizada da matriz de coeficientes (Searle 1971). Em termos matriciais,

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C_{21} & C_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix} [3]$$

em que:

$R^{-1} = 1/\sigma_e^2 * I$ ;  $G^{-1} = 1/\sigma_s^2 * I$ ;  $G$  é a matriz de covariância de  $u$ , e  $R$  a matriz de covariância dos resíduos;  $I$  é a matriz identidade de ordem  $n$ ;  $\sigma_s^2$  e  $\sigma_e^2$  as variâncias genética e residual, respectivamente. A contribuição do componente  $G^{-1}$  é devida à variância entre touros e, por hipótese, a variância entre progénies do mesmo touro é constante, sendo  $u_i$  e  $u_j$  mutuamente independentes.  $C_{11}$ ,  $C_{12}$  e  $C_{22}$  são submatrizes da inversa generalizada da matriz de coeficientes.

### Métodos de estimação de variâncias e covariâncias

#### Método 3

Originalmente proposto por Henderson (1953), o método 3 baseia-se em reduções de somas de quadrados do modelo completo, as quais são igualadas às suas esperanças para estimar os componentes como em uma análise de quadrados mínimos ortogonais. As estimativas de variâncias são obtidas por:

$$[1] \quad \hat{\sigma}_e^2 = \frac{Y'Y - R(b,u)}{n - r(b,u)}; \quad \hat{\sigma}_s^2 = \frac{R(u/b) - R(q-1)\sigma_e^2}{\text{tr}[Z'Z - Z'X(X'X)^{-1}X'Z]} [4]$$

- $Y'Y$  = soma de quadrado das observações;
- $R(b,u)$  = redução devida ao ajustamento do modelo completo;
- $r(b,u)$  = posto de  $(X : Z)$ ;
- $R(u/b)$  =  $R(b,u) - R(b)$

Sob a suposição de acasalamento ao acaso e tamanho amostral grande, tal que mudanças genéticas aleatórias são desprezíveis, o método 3 estima componentes de variâncias considerando-se os parâmetros de uma população-base (Dempfle et al. 1983). Entretanto, de acordo com Henderson (1975), ausência de solução única e variância grande associada ao erro de predição são duas deficiências deste método. As estimativas dos

parâmetros genéticos foram obtidas através dos procedimentos contidos no "User's Guide for LSMLMW" (Harvey 1985).

### IHSM

Este método foi inicialmente denominado de "Henderson Simple Method" - HSM; ultimamente, as formas quadráticas obtidas da solução deste têm sido usadas em procedimentos iterativos, e o método passou a ser chamado "Iterativo Henderson Simple Method" - IHSM (Henderson 1984). Utiliza pseudoesperança, pois por pressuposição, os valores iniciais da razão de variância ( $\sigma_e^2 / \sigma_s^2$ ) são iguais aos valores verdadeiros.

Inicialmente, absorvem-se os efeitos fixos, resultando no sistema:

$$[Z' M Z + \sigma_e^2 \tilde{G}_1] \hat{u} = Z' M Y; M = I - X(X'X)^{-1}X'$$

A solução aproximada  $\hat{u}$  obtém-se, substituindo-se a matriz de coeficientes por uma matriz diagonal D, da forma:

$$\text{Diag } [Z' M Z + \sigma_e^2 \tilde{G}_1] \hat{u} = Z' M Y; D\hat{u} = Z' M Y \text{ e } \hat{u} = D^{-1} Z' M Y \quad [5]$$

As estimativas de variâncias e covariâncias são obtidas considerando-se as pseudoesperanças abaixo:

$$E[\hat{u}' \hat{u}] = \text{tr}[D^{-1} Z' M Z Z' M Z D^{-1} \sigma_s^2 + D^{-1} Z' M Z D^{-1} \sigma_e^2] \quad [6]$$

$$E[Y' M Y] = \text{TR}[Z' M Z \sigma_s^2 + M \sigma_e^2]$$

O processo é iterativo, pois a matriz D é função de variâncias iniciais; entretanto, o procedimento é computacionalmente fácil, pois envolve somente os elementos da diagonal principal da matriz de coeficientes para a solução do vetor u. Uma pressuposição do método IHSM é que os elementos da diagonal principal são grandes relativamente aos elementos fora da diagonal.

### Métodos da ML e REML

As estimativas de variâncias genéticas e residuais por ML e REML foram obtidas através do procedimento "VARCOMP" do SAS (SAS 1985, p.817).

Os erros-padrão das estimativas de herdabilidade foram calculados considerando-se a matriz de informação de Fisher, e expansão, pela série de Taylor (Kendall & Stuart 1969).

As estimativas de covariâncias genéticas e residuais em todos os métodos foram obtidas considerando-se a relação  $\text{Cov}(Y_1, Y_2) = [\text{Var}(Y_1 + Y_2) - \text{Var}(Y_1) - \text{Var}(Y_2)]/2$ .

### Estimativas de outros parâmetros genéticos

Estimativas de coeficientes de herdabilidade, correlações genéticas, fenotípicas, ambiental e residual entre

as características foram obtidas através de fórmulas descritas em Becker (1975), considerando a correlação entre meios-irmãos paternos.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

As estimativas de componentes de variâncias entre touros e residuais estão na Tabela 1.

Tabela 1 - Estimativas de variâncias ( $\text{kg}^2$ ) entre touros ( $g_{ii}$ ) e residuais ( $r_{ii}$ ).

Estimativa	Método			
	H3	IHSM(7)	ML (7)	REML (7)*
$\hat{g}_{11}$	118,17	124,77	132,10	144,50
$\hat{g}_{12}^+$	100,40	104,98	122,81	134,66
$\hat{g}_{22}$	95,33	85,49	91,23	106,85
$\hat{r}_{11}$	594,80	597,09	585,28	595,99
$\hat{r}_{12}^+$	493,77	493,72	485,11	521,14
$\hat{r}_{22}$	886,35	903,98	877,64	892,32

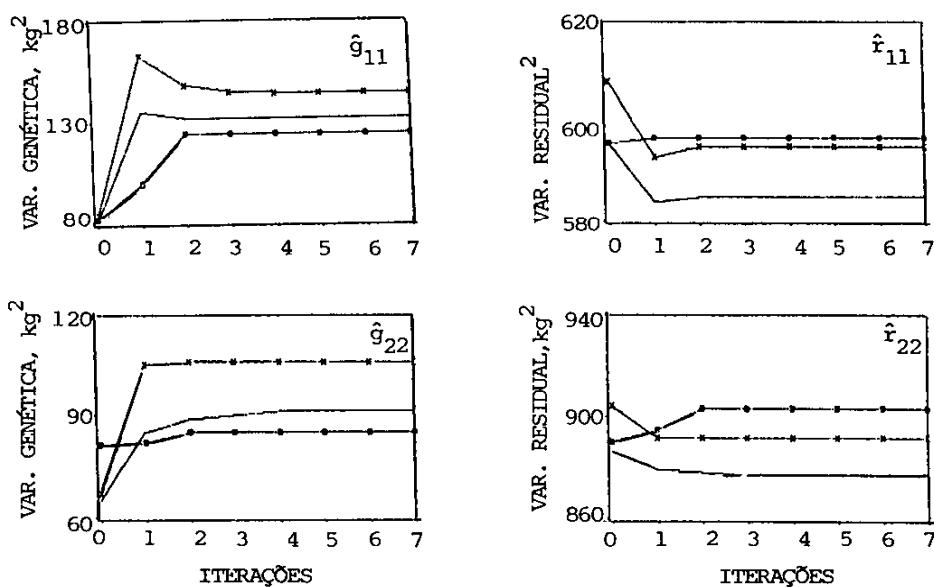
\*Número de iterações

$$+\text{Cov}(Y_1, Y_2) = [\text{Var}(Y_1 + Y_2) - \text{Var}(Y_1) - \text{Var}(Y_2)]/2.$$

O método da ML convergiu com sete e oito iterações para  $Y_1$ , e  $Y_2$ , respectivamente, enquanto que o REML convergiu com seis iterações para ambas as características, porém com apenas três iterações as estimativas de parâmetros genéticos tinham precisão de duas casas decimais.

A Fig. 1 ilustra o comportamento das estimativas de variâncias e covariâncias em cada iteração. Estes resultados, no entanto, devem ser analisados com cautela, pois de acordo com Rothschild et al. (1979), a natureza dos dados, a qualidade dos valores iniciais, o método de estimação e ainda o algoritmo usado, devem ser analisados conjuntamente.

Hemmerle & Hartley (1973), analisando uma amostra pequena de dados em um experimento factorial, verificaram que as estimativas para os efeitos fixos convergiram em dez iterações, e a dos componentes aleatórios, em treze. De acordo com pesquisas realizadas por Rothschild et al. (1979), na análise de dados de produção de leite na primeira e segunda lactações, cerca de 30 iterações por ML foram necessárias para estimar parâme-



I HSM = \*—\*  
 ML = ——  
 REML = \*—\*

**FIG. 1.** Estimativas de variâncias genéticas ( $\hat{g}_i$ ) e residuais ( $\hat{r}_i$ ) obtidas por I HSM, ML e REML, onde  $i = 1,2$  referem-se aos pesos à desmama e aos doze meses, respectivamente.

etros da população livres de vícios devidos à seleção.

A rapidez de convergência obtida no presente trabalho com ML e REML, no entanto, está de acordo com o esperado teoricamente para características univariadas, uma vez que foi usado o algoritmo de Newton-Rapshon, o qual permite localizar um valor maximizante dentro de poucas iterações, quando o valor inicial está na vizinhança do verdadeiro valor, ou seja, a verossimilhança por este método incrementa monotonicamente quando está próxima do máximo (Jennrich & Sampson 1976, Harville 1977).

Nas estimativas de componentes de variância genética e residual, para características do sêmen através de REML, cerca de 11 iterações foram necessárias (Taylor & Everett 1985), resultados se-

melhantes aos obtidos por Hemmerle & Hartley (1973), porém mais lento do que os obtidos aqui.

Mesmo que os métodos ML e REML converjam para estimativas dentro do espaço de parâmetros, um problema existente é saber se a estimativa obtida representa uma solução máxima global ou se é apenas máxima local (Henderson 1986, Groeneveld & Kovac 1990). Na verdade, apenas para a análise de variância com dados balanceados e ainda para estimativas dentro do espaço de parâmetros é que o máximo global pode ser garantido. No caso de dados desbalanceados, tem-se certa garantia de solução máxima global quando se usam diferentes valores iniciais e estes convergem para a mesma solução.

As estimativas de correlações estão na Tabela 2. As correlações fenotípicas, consideradas

de médios a altos, foram similares em todos os métodos, o que indica que há variação para a taxa de crescimento corporal da desmama aos doze meses de idade. Da mesma forma, as correlações residuais foram constantes, o que mostra que os efeitos residuais obtidos nas análises de variância variaram entre as características, porém a proporcionalidade se manteve entre os métodos. ML e REML proporcionaram correlações genéticas ligeiramente superiores a 1, mostrando que, mesmo que se tenham estimativas de variâncias positivas, é possível que parâmetros genéticos obtidos em função destas se situem fora do espaço de definição. Segundo Henderson (1986), apenas o uso do algoritmo EM ("Expectation-Maximization"), de Dempster et al. (1977) pode proporcionar estimativas dentro do espaço de definição.

Através das Tabelas 1 e 3, verifica-se que todos os métodos apresentaram estimativas de covariância e de herdabilidade menores que as obtidas por REML, para ambas as características. O método da REML apresentou estimativas de componentes de variâncias entre touros e de herdabilidade para  $Y_2$  mais consistentes com as obtidas por REML para  $Y_1$ , ao passo que o método 3 foi o mais consistente para  $Y_2$ . As estimativas dos componentes de variâncias residuais obtidas por ML para ambas as características foram viciadas para menos em cerca de 2,0% em relação às obtidas por ML. Corbeil & Searle (1976) e Harville

(1977) relataram a comparação dos quadrados médios residuais entre ML e REML e apresentaram propriedades gerais desses estimadores.

A Tabela 4 mostra as estimativas dos coeficientes de variação genético-aditivo, fenotípico, ambiental e residual, expressos em percentagem em relação à média da característica.

Em ambas as características, as estimativas obtidas através do método 3 foram inferiores às do REML. A diferença foi maior para o componente de variância entre touros. O método 3, conforme discussão de Henderson (1973) e Dempfle et al. (1983), produz estimativas não viciadas quando as esperanças são consideradas sob a suposição de que  $\text{Var}(u) = I_{g^2}$ , isto é, que os touros não sejam relacionados. Conforme Dempfle et al. (1983), o método 3 estima componentes de variâncias considerando-se os parâmetros de uma população-base, porém quando usado em população submetida à seleção, as estimativas obtidas são viciadas para menos. Em uma raça sintética de bovinos como é a Canchim, certamente na sua formação e consolidação, a seleção tem atuado de alguma forma, tendo consequência na precisão das estimativas.

Na presença de seleção (Dempfle et al. 1983, Henderson 1984, Carabaño et al. 1989) sobre as características de desenvolvimento, e, ainda, a não-inclusão da matriz de parentesco (Carabaño et al. 1989, Cue et al. 1990, Wood et al. 1991), há uma tendência de se obterem valores menores para os componentes de variâncias entre touros. Como os métodos da ML e da REML controlam e/ou minimizam vícios das estimativas decorrentes de seleção (Rothschild et al. 1979, Henderson 1986, Ouweltjes et al. 1988, Vanraden & Jung 1988), isto explica, em parte, os valores maiores obtidos para as variâncias genéticas e consequentemente das estimativas de  $h^2$  proporcionadas por estes métodos, sendo o da

TABELA 2 - Estimativas de correlações entre o peso à desmama e peso de doze meses de animais *Canchim*.

Correlação	H3	IHSM	ML	REML
Genética	0,95	1,01	1,12	1,08
Fenotípica	0,71	0,71	0,73	0,73
Ambiental	0,51	0,47	0,34	0,29
Residual	0,68	0,67	0,69	0,68

TABELA 3 - Estimativas de herdabilidade do peso à desmama ( $Y_1$ ) e aos doze meses ( $Y_2$ ) de animais *Canchim*

Características	H3	IHSM	ML	REML
$Y_1$	$0,66 \pm 0,13$	$0,69 \pm 0,16$	$0,74 \pm 0,16$	$0,78 \pm 0,18$
$Y_2$	$0,39 \pm 0,10$	$0,34 \pm 0,15$	$0,38 \pm 0,11$	$0,43 \pm 0,14$

**TABELA 4 - Estimativas de coeficientes de variação, %**

	H3	IHSM	ML	REML
Genético-aditiva(1)	11,14	11,76	12,10	12,65
Genético-aditiva(2)	9,59	9,08	9,38	10,15
Fenotípica (1)	14,06	14,14	14,10	14,32
Fenotípica (2)	15,38	15,44	15,28	15,52
Ambiental (1)	8,16	7,86	7,24	6,71
Ambiental (2)	12,03	12,49	12,07	11,74
Residual (1)	12,84	12,86	12,73	12,85
Residual (2)	14,62	14,76	14,54	14,67

a "1" refere-se a peso à desmama, e "2", a peso aos doze meses

REML mais indicado, visto que este considera os efeitos fixos associados ao modelo para estimar a variância residual, enquanto o ML não o faz.

Outro fator que pode influenciar as estimativas  $h^2$ , quando se considera a correlação entre meios-irmãos paternos, é que, sob a suposição de acasalamentos ao acaso e ausência de endogamia, o componente de variância entre touros pode superestimar a variância genética aditiva, dado o fato de ignorar os efeitos de dominância direcional. Segundo Tempelman & Burnside (1990), pouca atenção tem sido dada aos efeitos genéticos, os quais podem influenciar o desenvolvimento dos animais, principalmente em cruzamentos. Neste caso, a amostragem dos genótipos e a mudança genética aleatória podem provocar alterações consideráveis na variância genética e nos valores de  $h^2$ .

Finalmente, vale ressaltar que os componentes do ambiente estão constantemente interagindo entre si e modificando as fontes de variação ambiental. Como a herdabilidade é dependente da variância residual, quaisquer mudanças neste componente podem provocar alterações drásticas nos valores de  $h^2$ .

## CONCLUSÃO

Os métodos de estimação estudados proporcionaram resultados semelhantes quanto às variâncias residuais; porém, todos subestimaram as estimativas de variâncias genéticas e de herdabilidades, quando comparados ao REML. Estes resul-

tados, associados às excelentes propriedades do REML, sugerem a sua escolha para estimar parâmetros genéticos no melhoramento animal.

## REFERÊNCIAS

- BECKER, W. A. *Manual of quantitative genetics*. Washington: Students Book Corporation, 1975. 170p.
- CARABAÑO, M. J.; VAN VLECK, L. D.; WIGGANS, G. R.; ALENDA, R. Estimation of genetic parameters for milk and fat yields of dairy cattle in Spain and the United States. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.72, n.11, p.3013-3022, 1989.
- CORBEIL, R. R.; SEARLE, S. R. Restricted maximum likelihood (REML) estimation of variance components in the mixed model. *Technometrics*, Alexandria, v.18, n.1, p.31-38, 1976.
- CUE, R. I.; MONARDES, H. G.; HAYES, J. F. Relationships of calving ease with type traits. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.73, n.12, p.3586-3590, 1990.
- DEMPFLE, L.; HAGGER, C.; CHNEEBERGER, M. On the estimation of genetic parameters via variance components. *Genetic Selection*, Toulouse, v.15, n.3, p.425-444, 1983.
- DEMPSTER, A. P.; LAIRD, N. M.; RUBIN, D. B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of Royal Statistic Society, serie B*, London, v.39, p.1-38, 1977.
- GROENEVELD, E.; KOVAC, M. A note on multiple solutions in multivariate restricted maximum likelihood covariance component estimation. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.73, n.8, p.2221-2229, 1990.
- HARTLEY, H. O.; RAO, J. N. K. Maximum likelihood estimation for the mixed analysis of variance model. *Biometrika*, London, v.54, n.1/2, p.93-108, 1967.
- HARVEY, W. R. *User's guide for LSMLMW*; mixed model least-squares and maximum likelihood computer program. Columbus: Ohio State University, 1985. 55p.
- HARVILLE, D. A. Maximum likelihood approaches to variance component estimation and to related

- problems. *Journal of the American Statistical Association*, Washington, v.72, p.320-340, 1977.
- HEMMERLE, W. J.; HARTLEY, H. O. Computing maximum likelihood estimates for the mixed model A.O.V. model using the W transformations. *Technometrics*, Alexandria, v.15, n.4, p.819-831, 1973.
- HENDERSON, C. R. *Applications of linear models in animal breeding*. Ontário: University of Guelph, 1984. 462p.
- HENDERSON, C. R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, Washington, v.31, p.423-429, 1975.
- HENDERSON, C. R. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics*, Washington, v.4, n.2, p.226-252, 1953.
- HENDERSON, C. R. Recent developments in variance and covariance estimation. *Journal of Animal Science*, Champaign, v.63, n.1, p.208-216, 1986.
- HENDERSON, C. R. Sire evaluation and genetics trends. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF DR JAY LUSH, 1973, Champaign. *Proceedings...* Blacksburg: American Society of Animal Science, 1973. p.10-41.
- JENNICH, R. I.; SAMPSON, P. F. Newton-Raphson and related algorithms for maximum likelihood variance component estimation. *Technometrics*, Alexandria, v.18, n.1, p.11-17, 1976.
- KENDALL, M. G.; STUART, A. *The advanced theory of statistics*. London: Charles Griffing, 1969. v.1, 439p.
- OUWELTJES, W.; SCHAEFFER, L. R.; KENNEDY, B. W. Sensitivity of methods of variance component estimation to culling type of selection. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.71, n.3, p.773-779, 1988.
- PATTERSON, H. D.; THOMPSON, R. Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika*, London, v.58, p.545-554, 1971.
- ROTHSCHILD, M. F.; HENDERSON, C. R.; QUAAS, R. L. Effects of selection on variances and covariances of simulated first and second lactations. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.62, n.6, p.996-1002, 1979.
- SAS INSTITUTE. The varcomp procedure: operating systems: All. In: \_\_\_\_\_User's guide: statistics. 5. ed. Cary, 1985. Cap. 41, p.817-823.
- SEARLE, S. R. *Linear models*. New York: John Wiley, 1971. 532p.
- TAYLOR, J. F.; EVERETT, R. W. Estimation of variance components by the expectation-maximization algorithm for restricted maximum likelihood in a repeatability model for semen production. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.68, n.11, p.48-53, 1985.
- TEMPELMAN, R. J.; BURNSIDE, E. B. Additive and nonadditive genetic variation for production traits in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.62, n.6, p.996-1002, 1990.
- VANRADEN, P. M.; JUNG, Y. C. A general purpose approximation to REML: the tilde-hat approach. *Journal of Dairy Science*, Champaign, v.71, n.1, p.187-194, 1988.
- WOOD, C. M.; CHRISTIAN, L. L.; ROTHSCHILD, M. F. Use of an animal model situations of limited subclass numbers and high degrees of relationships. *Journal of Animal Science*, Champaign, v.64, n.4, p.1420-1427, 1991.