

ARTÍCULOS ORIGINALES



Influencia de la inclusión del efecto materno en la estimación de parámetros genéticos del peso al destete en un hato de ganado de carne

Revista
Colombiana de
Ciencias
Pecuarias

Influence of maternal effect in estimating genetic parameters for weaning weight in a beef cattle herd

Juan C Quintero^{1*}, MV, Zoot, Candidato a MS; Juan G Triana², Zoot; Jorge H Quijano³, Zoot, MS; Elkin Arboleda^{1,4}, Zoot.

¹Estudiante de Maestría en Ciencias Animales, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia;

²Profesional independiente, Medellín, Colombia;

³Profesor Departamento de Producción Animal, Universidad Nacional de Colombia, AA 1779, sede Medellín, Medellín, Colombia;

⁴Asesor profesional, Medellín, Colombia.

jkquintero@gmail.com

(Recibido: 7 diciembre, 2005; aceptado: 26 abril, 2007)

Resumen

En el presente trabajo se estimaron componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para la característica peso al destete en animales de las razas brahman y cebú comercial. El objetivo general fue estimar y comparar los parámetros genéticos incluyendo o no el efecto genético materno por medio del Modelo Animal, usando el programa MTDFREML. Se consideraron cinco modelos que incluyeron como efectos fijos el grupo genético materno, el número de partos y el grupo contemporáneo, y como aleatorios los efectos genéticos directos y maternos y los efectos del ambiente permanente materno, además del efecto del error residual. Los coeficientes de heredabilidad directa fueron de medios a bajos (h^2_d , 0.10 a 0.29) en todos los modelos. Los modelos que incluyeron el efecto genético materno presentaron valores de heredabilidad materna bajos (h^2_m , 0.07 a 0.17). Las correlaciones genéticas entre los efectos directo y materno fueron de baja magnitud y negativas (-0.18 y -0.29). Se compararon los modelos entre sí realizando la prueba de máxima verosimilitud (-2LogL) a través de la prueba de ji cuadrado, obteniéndose como resultado que el mejor modelo fue el número 5 ($Y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Z_3ep + e$), el cual tuvo en cuenta todos los efectos.

Palabras Clave: brahman, cebú comercial, efecto genético directo, efecto genético materno, parámetros genéticos, peso al destete.

Summary

The component of (co)variance and genetic parameters for weaning weight trait in animals of pure (Brahman) or crossbreed (Zebu cattle) breeds were estimated, with the aim to estimate and to compare the genetic parameters and genetic value with or without including the maternal genetic effects by mean of Animal model, using MTDFREML program. Five models were considered including 1) the maternal genetic group, 2) calving, and 3) contemporary group as fixed effects, 4) direct and maternal genetic effects and 5) maternal permanent environmental effects, as random effects, and finally the residual error effect. Direct heritability coefficients varied from median to low (h^2_d , 0.10 to 0.29) in all models. Models that

* Autor para el envío de la correspondencia y la solicitud de separatas. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia, AA 1226, Medellín, Colombia; E-mail: jkquintero@gmail.com.

included the maternal genetic effect presented the lowest values of maternal heritability (h^2_m , 0.07 to 0.17). The genetic correlations between direct and maternal effects were negative and with low magnitude (-0.18 and -0.29). The models were compared between each other using the Maximum Likelihood method (-2 log L) based on a X2 test, and it gave as result that the best model was the five one ($Y = Xb + Z_1a + Z_3m + Z_2ep + e$) which included all effects.

Key words: *brahman, direct genetic effects, genetic parameters, maternal genetic effects, weaning weight, zebu.*

Introducción

En el mejoramiento del ganado de carne, el peso al destete es una característica de gran importancia económica, que contribuye a la selección de machos y hembras a través de la estimación del valor de cría a esta edad. La característica peso al destete es muy compleja ya que tiene cuatro componentes: 1) efecto genético aditivo directo que es aportado para crecimiento el cual es dado por la mitad del valor genético aditivo del padre y la mitad del valor genético aditivo de la madre, 2) efecto genético materno el cual es expresado como un valor fenotípico de la madre (capacidad lechera) medido como una parte del componente del valor fenotípico de su hijo para el peso al destete, 3) efecto ambiental materno (ambiente permanente) y 4) efecto ambiental directo, el cual incluye factores tales como época de parto, año de parto, edad de la madre, edad al destete, entre otros (9, 17).

Generalmente cuando se hace selección para peso al destete, se ignora el efecto genético materno, lo cual puede dar lugar a confusión al momento de la selección. Se afirma (10) que la expresión de la habilidad materna en el desempeño de la cría es confundida con la expresión de los genes para crecimiento, recibidos de los padres.

Los efectos genéticos aditivos directos y los efectos genéticos maternos se han venido utilizando desde hace más de una década como “efectos directos” y “efectos maternos” o “Diferencia Esperada de Progenie Directa” y “Diferencia Esperada de Progenie Materna” y están relacionados con la utilización de la tecnología genético-estadística que se conoce en la práctica bajo el nombre de “Modelo Animal” (13).

Algunos autores (1, 3, 12) concuerdan con que la inclusión de los efectos maternos en los modelos para la estimación de parámetros genéticos, son

importantes para un mejor progreso genético basado en la selección. En una investigación realizada por Eler *et al* (6), se concluyó que debido a que existe una correlación entre el efecto genético directo y el efecto genético materno para todas las características analizadas, los métodos de selección que tengan en cuenta el efecto genético directo y materno, podrían resultar en una respuesta económica mayor que la selección basada sólo en el efecto genético directo.

El conocimiento de la influencia materna en los pesos predestete y posdestete y la correlación entre los efectos genéticos directo y materno son fundamentales para la estimación de heredabilidades no viciadas y en la construcción de índices de selección que tengan en consideración pesos pre y posdestete de los terneros (efecto directo) y habilidad materna de las madres (efecto genético materno), ya que existen evidencias de antagonismo genético entre estos dos efectos (10).

Otros investigadores (3, 7, 12) sugieren que para la evaluación genética de los animales se debe incluir el efecto materno y el ambiente permanente, o por lo menos uno de estos efectos en los modelos de análisis, así mismo se dice que éste debe hacer parte de los objetivos de selección en todas las fases del desarrollo. En características de crecimiento posdestete puede no ser necesaria para pesos a partir de 455 días de edad, pero puede tener alguna importancia a los 365 días de edad.

En futuras investigaciones se necesitará introducir el modelo de efectos maternos en ganado de carne. No hay un modelo animal equivalente al análisis que ignora solamente la covarianza madre-cría, pero es conceptualmente (aunque no necesariamente computacional) fácil para permitir una covarianza entre efectos ambientales maternos. Además, con el aumento en la disponibilidad de datos en transferencia de embriones y experimentos de

cruces, los registros de campo con modelos adicionales de covarianzas entre parientes nos podrían permitir entender los efectos genéticos directos y maternos con mayor exactitud (11).

El objetivo de este trabajo fue estudiar y comparar las estimaciones de los parámetros genéticos para la característica peso al destete, incluyendo o excluyendo el efecto genético materno y el ambiente permanente, para así observar la influencia que tiene el efecto genético materno en el peso al destete en un hato de ganado de carne para las razas brahman y cebú comercial.

Materiales y métodos

Los datos utilizados fueron tomados en la hacienda Florencia, propiedad de la empresa Echeverri Botero y Cía., ubicada en el municipio de San Onofre del Departamento de Sucre, cerca de la cabecera municipal por la vía que conduce a los corregimientos de Verrugas y El Rincón, a una altura de 55 m.s.n.m y una temperatura promedio de 32°C, con precipitación anual de 1100 mm, dentro de la clasificación de zona ecuatorial. Por coordenadas, 10° N, 9-10° S y en el punto de 75° 40' longitud Oeste de Greenwich. Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), 1969. Esta región corresponde a una zona de vida de bosque seco tropical (bs-T), donde se distinguen dos épocas climáticas al año, debidas a la influencia de los vientos alisios: una seca de diciembre hasta abril y otra húmeda de mayo a noviembre, entre julio y agosto se presenta un período de disminución de las lluvias llamado veranillo.

Para el estudio, se utilizó la base de datos de la hacienda Florencia para la característica peso al destete en animales (vacas, toros y sus respectivos hijos) de la raza brahman y cebú comercial. Esta información ha sido recolectada y sistematizada durante 14 años (1990-2003). Los datos recolectados para ambas razas fueron puestos en una misma base de datos, se analizaron juntos, con el fin de obtener una mayor cantidad de datos y que las estimaciones de los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para la característica peso al destete fueran más exactas. Fueron considerados como efectos fijos el número de partos de la vaca,

grupo contemporáneo (año de destete, la época de destete y el sexo de la cría) y grupo genético materno (brahman y cebú comercial), y como covariables se utilizó el peso al nacimiento y la edad al destete de la cría.

La distribución de la base de datos para el brahman y cebú comercial se presentan en la tabla 1, en total fueron 4285 datos.

Tabla 1. Distribución de la base de datos de los animales brahman y cebu comercial.

Animales/Características	Datos (n)
Padres	117
Madres	3830
Individuos	4285
Total de animales A^{-1} (Matriz inversa)	5452
No. animales endogámicos	7
Coefficiente de endogamia	10.7%
Grupo genético materno	
Brahman (1)	1126
Cebú comercial (2)	3159
Número de partos	
Primer parto	1000
Segundo parto	789
Tercer parto	652
Cuarto parto	595
Quinto parto	431
≥ Sexto parto	818

N= número de observaciones

Análisis estadístico

Toda la información recolectada se editó y archivó en el programa Microsoft Excel y para el análisis estadístico se utilizó el paquete estadístico Harvey para encontrar los efectos significativos que afectan las características peso al destete para el brahman y cebú comercial.

La estimación de los parámetros genéticos y los valores de cría se realizaron mediante modelos animales con la metodología de máxima probabilidad, utilizando un algoritmo libre de derivadas. Fue utilizado el programa computacional de máxima verosimilitud restringida, libre de derivadas aplicado a múltiples características (MTDFREML), desarrollado por Boldman *et al* (2).

Para observar la influencia que tiene el efecto materno y el ambiente permanente sobre la característica peso al destete, se tuvo como base en el Modelo 1, al cual se le realizaron algunas modificaciones, que se presentan a continuación:

$$Y = X\beta + Z_1a + e \quad \text{Modelo 1}$$

$$Y = X\beta + Z_1a + Z_2ep + e \quad \text{Modelo 2}$$

$$Y = X\beta + Z_1a + Z_3m + e \quad \text{Modelo 3}$$

$$Y = X\beta + Z_1a + Z_3m + Z_2ep + e \quad \text{Modelo 4}$$

$$\text{Con Cov } (Z_1a, Z_3m) = 0$$

$$Y = X\beta + Z_1a + Z_3m + Z_2ep + e \quad \text{Modelo 5}$$

$$\text{Con Cov } (Z_1a, Z_3m) \neq 0$$

Donde:

- Y = vector de observaciones de cada característica;
- X = matriz de incidencia de los efectos fijos;
- β = vector de efectos fijos;
- Z_1 = matriz de incidencia del efecto genético aditivo directo de cada animal;
- a = vector de efectos aleatorios genéticos aditivos directos;
- Z_3 = matriz de incidencia del efecto genético aditivo materno de cada animal;
- m = vector de efectos aleatorios genéticos aditivos maternos;
- Z_2 = matriz de incidencia del efecto de ambiente permanente de la vaca;
- p = vector de efectos aleatorios de ambiente permanente de la vaca;
- e = vector de efectos residuales.

La comparación entre los modelos se realizó utilizando la prueba de Razón de Máxima Verosimilitud, este procedimiento estadístico consiste en restar del valor de -2LogL del modelo con más parámetros (Modelos 4 y 5) el -2LogL correspondiente a los modelos con menos parámetros (Modelos 1, 2 y 3), esto se aplica cuando los modelos son jerárquicos. La diferencia fue comparada en una tabla de distribución Ji-cuadrado (X^2) con los grados de libertad iguales a la diferencia en el número de los parámetros estimados para los dos modelos que se compararon. El criterio de convergencia considerado

fue de 10-9. Se aceptaron para las estimaciones de parámetros un criterio de cinco rodadas para cada modelo, donde en la rodada inicial se usó estimativas de componentes de varianza basados en la literatura y en cada rodada siguiente se usó valores de la rodada anterior.

Para la estimación de la heredabilidad total, se utilizó la siguiente fórmula propuesta por Willham (17):

$$h_T^2 = (\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am}) / \sigma_p^2$$

Donde:

- h_T^2 = heredabilidad total.
- σ_a^2 = varianza genética aditiva directa.
- σ_m^2 = varianza genética aditiva materna.
- σ_{am} = covarianza genética entre efectos directo y materno.
- σ_p^2 = varianza fenotípica.

Resultados

En los resultados de los componentes de varianza (véase Tabla 2), se observó que todos los efectos fijos y las covariables tenidos en cuenta fueron altamente significativos ($p < 0.01$). La media para la característica peso al destete fue de 189.22 ± 26.77 Kg con un coeficiente de variación bajo, de 14.15%. Se presentó un coeficiente de determinación (R^2) del 37.5%, indicando que los efectos fijos y las covariables tenidas en cuenta explican en un 37.5% la característica peso al destete, este es un coeficiente medio, pero si se tiene en cuenta que esta es una característica afectada por múltiples factores, puede considerarse que es difícil alcanzar un R^2 de esta magnitud. En las covariables, se presentó una media de la Edad al destete de 252.5 ± 22.46 días y una media del Peso al nacimiento de 31.16 ± 4.53 Kg.

Tabla 2. Componente de varianza para peso al destete en las razas brahman y cebú comercial.

fuentes de variación	gl	suma de cuadrados	cuadrado medio	f	prob.
Grupo genético materno	1	101233.8265	101233.8265	141.26	0.0000**
Número de partos	5	43748.8424	8749.7648	12.21	0.0000**
Grupo contemporáneo	71	901416.4677	12696.0065	17.72	0.0000**
Regresión					
Peso al nacimiento	1	241833.5592	241833.5592	337.44	0.0000**
Edad al destete	1	247269.8482	247269.8482	345.03	0.0000**
Error	4205	3013566.3956	716.6626		
Total	4285	4818851.3815			

** Efecto altamente significativo ($p < 0.01$)

Los resultados de las estimaciones de los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos

para la característica peso al destete se presentan en la tabla 3.

Tabla 3. Estimaciones de los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos del peso al destete.

Variables	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3	Modelo 4	Modelo 5
σ_a^2	211.6	92.2	77.5	71.9	77.2
σ_m	-	-	120.6	52.6	65.2
σ_{ep}	-	92.8	-	48.9	47.3
σ_e	528.6	538.4	553.3	548.9	545.8
σ_p	740.2	723.4	723.5	722.2	722.5
σ_{am}	-	-	-27.8	0	-12.9
h_a^2	0.29	0.13	0.11	0.10	0.11
Error h_a^2	0.038	0.034	0.035	0.030	0.034
h_m^2	-	-	0.17	0.07	0.09
Error h_m^2	-	-	0.039	0.033	0.048
γ_{am}	-	-	-0.29	0	-0.18
Error γ_{am}	-	-	0.233	-	0.299
h_T^2	0.29	0.13	0.14	0.14	0.13
-2 Log L	32100.29	32057.51	32054.96	32051.36	32051.12

(σ_a^2) Varianza genética aditiva directa. (σ_m^2) Varianza genética materna. (σ_{ep}^2) Varianza ambiental permanente. (σ_e^2) Varianza ambiental temporal. (σ_p^2) Varianza fenotípica. (σ_{am}^2) Covarianza entre genética aditiva directa y materna. h_a^2 Heredabilidad directa. h_m^2 Heredabilidad materna.

Los resultados obtenidos de la comparación de modelos por medio de la prueba de Razón de Máxima Verosimilitud utilizando el -2 Log L de los modelos 1, 2, 3 y 5, se muestran en la tabla 4.

Tabla 4. Comparación del -2 Log L de los modelos 1, 2, 3 y 5.

Modelos	Diferencia del -2 Log L	Resultado Diferencia ^a
1 – 2	32100.29 – 32057.51	42.78*
2 – 5	32057.51 – 32051.12	6.39*
1 – 3	32100.29 – 32054.96	45.33*
3 – 5	32054.96 – 32051.12	3.84*

^a3.84 es el valor crítico de Ji-cuadrado para la comparación de los modelos 1, 2, 3 y 5 con 1 grado de libertad y con $\alpha = 0.05$.

*Significativo $p < 0.05$.

Discusión

En el análisis de los componentes de (co)varianza se puede observar que al no tener en cuenta el efecto materno y el ambiente permanente, se obtuvo una varianza directa (σ_a^2) mayor que al tener en cuenta dichos efectos. Para el modelo 1 se obtuvo una σ_a^2 de 211.6, siendo un valor mayor que el obtenido para los modelos 2, 3 y 5, por lo tanto los valores de h_a^2 para el modelo 1 fueron de 0.29 y para los modelos 2, 3 y 5 fue de 0.13, 0.11 y 0.11, respectivamente (véase Tabla 3).

En un comienzo se utilizó un modelo que contenía todos los efectos analizados, pero al calcular los parámetros genéticos se aplicó una (co)varianza igual a cero (modelo 4) con el fin de compararlo con el modelo 5, el cual es igual al modelo 4 pero con una (co)varianza diferente de cero. Se encontró que los valores de los parámetros encontrados para estos dos modelos eran muy similares, por lo que utilizar modelos similares al modelo 4 no es necesario, además se deja de estimar la correlación genética entre los efectos directo y materno, por tal motivo este modelo no se tuvo en cuenta en la comparación con los otros modelos.

Cuando el efecto del ambiente permanente fue incluido (modelo 2), el estimado del efecto genético directo (σ_a^2) disminuyó con relación al modelo 1, además la varianza del efecto del ambiente permanente (σ_{ep}^2) fue responsable del 13% de la variación total del peso al destete, por lo que parte de la σ_a^2 obtenida en el modelo 2 fue explicada por el efecto del ambiente permanente de la madre. La inclusión del ambiente permanente, reduce el valor de h_a^2 y por consiguiente la heredabilidad total (h_T^2) en un 55% aproximadamente. Para el modelo 3, que tuvo en cuenta el efecto genético materno en vez del efecto

ambiente permanente, la σ_a^2 fue menor, por lo tanto disminuyó la estimativa de h_a^2 en un 15% menor que la obtenida en el modelo 2. Analizando el modelo completo (modelo 5) donde se tuvo en cuenta todos los efectos, se obtuvo que la estimativa de σ_a^2 fue menor que en los modelos 1 y 2, además muy similar que la del modelo 3, siendo la estimativa de varianza materna (σ_m^2) y de heredabilidad materna (h_m^2) menor en un 47% que la obtenida para el modelo 3 (véase Tabla 3). Esto indica que el modelo 3, que no tiene en cuenta el efecto del ambiente permanente, sobreestimó el componente genético materno.

Dichos valores de h_a^2 y h_m^2 no concuerdan con los valores obtenidos por Mercadante & Lôbo (10) que presentaron valores de h_a^2 entre 0.25 y 0.48, y valores de h_m^2 de 0.13 y 0.25, en modelos similares a los evaluados. Los datos obtenidos en el modelo 5 de h_a^2 igual a 0.11 y h_m^2 igual a 0.09 no fueron similares a los resultados obtenidos por diferentes autores (1, 7, 12), algo que sí concuerda con la mayoría de los autores son los valores de h_a^2 mayores que los valores de h_m^2 .

El valor de h_T^2 fue mayor para el modelo 1, pero semejantes entre los modelos 2, 3 y 5, esto debido a que en el modelo 1 se sobreestimaron los valores de heredabilidad, ya que solo se tiene en cuenta la h_a^2 y por lo tanto al calcular la h_T^2 no se incluye la h_m^2 y la correlación entre efectos genéticos directo y materno (ram). Por otra parte, el valor de h_T^2 para el modelo 5 fue de 0.13, similar a los valores encontrados por otros autores (5, 14, 16). En general, se presentó una tendencia similar a los resultados de autores que compararon modelos entre sí (1, 11, 12) y los resultados que obtuvimos, basada en la disminución de los valores de heredabilidad a medida que los modelos iban siendo más completos, o sea que presentaban mayor número de componentes.

En cuanto a las correlaciones genéticas, se obtuvo valores de baja magnitud y negativas en todos los modelos en los que se calcularon (-0.18 y -0.29) similares a las encontradas por otros autores (4, 6, 15), indicando que hubo antagonismo genético entre el efecto genético directo y materno, pero no de gran magnitud y además poco confiable, ya que el error arrojado para la correlación fue muy alto (0.233 y 0.299, respectivamente).

Los modelos analizados se compararon por medio de la prueba de la Razón de Máxima Verosimilitud (-2 Log L), a través de la prueba de Ji-cuadrado, dando como resultado que el “mejor” modelo estudiado fue el número 5, y el modelo menos apropiado para este tipo de análisis fue el modelo número 1 (véase Tabla 5), por lo que es necesario la inclusión de los efectos que forman el modelo 5 en la estimación de parámetros y valores genéticos. Esta evaluación de los modelos concuerda con lo reportado por Meyer (11) y por Mercadante y Lôbo (10), quienes indicaron que el “mejor” modelo es el que incluye todos los efectos analizados.

En conclusión, los resultados obtenidos indican que la no inclusión de los efectos genéticos maternos y del ambiente permanente puede llegar a sobreestimar el componente del efecto genético directo y por consiguiente los parámetros genéticos y el valor genético de los animales para la característica peso al destete.

En los resultados de este trabajo se mostró un antagonismo de baja magnitud entre genes para crecimiento y habilidad materna, como lo muestran las correlaciones genéticas obtenidas. La selección de los animales se puede realizar en este hato con base en los valores genéticos, para un mayor efecto genético directo (características de crecimiento) o un mayor efecto genético materno (habilidad materna), conforme al objetivo del productor y a las deficiencias de los animales a ser seleccionados.

Para estimaciones futuras de parámetros genéticos y valores de cría para la característica peso al destete, se recomienda incluir el efecto genético materno y el ambiente permanente o por lo menos uno de ellos, con el fin de no sobreestimar los valores de los parámetros genéticos y valores de cría de los animales.

Agradecimientos

Agradecimientos a los profesores Mario Fernando Cerón, Universidad de Antioquia, Diana Bolívar, Universidad Nacional, Medellín; a la Empresa Echeverri Botero y Cía. y al Laboratorio de Mejoramiento Animal, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Colombia.

Referencias

1. Bittencourt TCC, Rocha JCMC, Lôbo RB, Bezerra LF. Estimación de componentes de (co)variâncias e predição de DEP's para características de crescimento pós-desmama de bovinos de raça nelore, usando diferentes modelos estatísticos. *Arq Bras Med Vet Zootec* 2002; 54:303-308.
2. Boldman KGA, Kriese LD, Van Vleck LP, Kachman SD. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variance and covariances. ARS, USDA, Washington, D.C. 1995.
3. Cabrera ME, Garnero A del V, Lôbo RB, Gunski RJ. Efecto de la incorporación de la covarianza genética directa-materna en el análisis de características de crecimiento en la raza nelore. *Livest Res Rural Develop* 2001; 13: (3).
4. Eler JP, Ferraz JBS, Golden BL, Pereira E. Influência da Interação touro x rebanho na estimação da correlação entre efeitos genéticos direto e materno em bovinos da raça nelore. *Rev Bras Zootec* 2000; 29: 1642-1648.
5. Eler JP, Lôbo RB, Duarte FA de M. Avaliação dos efeitos genéticos direto e materno em pesos de bovinos da raça Nelore criados no Estado de São Paulo. *Rev Sos Bras Zootec* 1989; 18:112-123.
6. Eler JP, Van Vleck LD, Ferraz JBS, Lôbo RB. Estimation of variants due to direct and maternal effects for growth traits of nelore cattle. *J Anim Sci* 1995; 73:3253-3258.
7. Fernandes HD, Ferreira GB. Estudo comparativo de sete diferentes modelos estatísticos para a característica ganho de peso em bovinos de corte. *Rev Bras Zootec* 2000; 29:1340-1348.
8. Filho KE, Ramos FG, Alves RGO, Silva LOC. Efeitos genéticos aditivos direto e materno sobre o peso à desmama em animais mestiços europeu zebu. *Rev Bras Zootec* 1999; 28:275-278.
9. Hohenboken WD, Brinks, JS. Relationships between direct and maternal effects on growth in herefords: II – partitioning of covariance between relatives. *J Anim Sci* 1971; 32:26-34.
10. Mercadante MEZ, Lôbo RB. Estimativas de (Co) variâncias e parâmetros genéticos dos efeitos direto e materno de características de crescimento de fêmeas de um rebanho nelore. *Rev Bras Zootec* 1997; 26:1124-1133.
11. Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of australian beef cattle. *Livest Prod Sci* 1992; 31:179-204.
12. Pimenta ECF, Martins GA, Sarmento JLR, Ribeiro MN, Filho RM. Estimativas de heredabilidade de efeitos direto e materno de características de crescimento de bovinos guzerá, no estado da paraíba. *Rev Bras Zootec* 2001; 30: 1220-1223.
13. Plasse D. Efectos genéticos directos y maternos. *Artículos Libres* 2002. Consultado el 10 de Julio de 2006 en: <http://www.pPCA.com.ve/vb/articulos/vb44p42.html>.
14. Salles P de A. Critérios de seleção para características de crescimento em machos da raça Nelore. dissertação (Mestrado em Ciências), Universidade de São Paulo, 1995. 65p.
15. Splan RK, Cundiff LV, Dikemans, van Vleck LD. Estimates of parameters between direct and maternal genetic effects for weaning weight and direct effects for carcass traits in crossbred cattle. *J Anim Sci* 2002; 80:3107-3111.
16. Tawah CL, Mbah DA, Rege JEO, Oumate H. Genetic evaluation of birth and weaning of gudali and two-breed synthetic wakwa beef cattle populations under selection in Cameroon: genetic and phenotypic parameters. *Anim Prod* 1993; 57:73-79.
17. Willham RL. The role of maternal effects in animal breeding: III. biometrical aspects of maternal effects in animals. *J Anim Sci* 1972; 35:1288-1293.