

Efectos genéticos directos y maternos del peso al destete en una población de ganado Cebú de Cuba

Direct and maternal genetic effects for weaning weight in a Zebu beef cattle population in Cuba

Alejandro Palacios-Espinosa^a, José Luis Espinoza-Villavicencio^a, Danilo Guerra-Iglesias^b,
Dianelys González-Peña Fundora^b, Rafael de Luna de la Peña^a

RESUMEN

El objetivo de este estudio fue estimar los parámetros genéticos para peso al destete en ganado Cebú. Se utilizaron datos de 20,151 terneros nacidos entre 1988 y 2006 en la provincia de Camagüey, Cuba. Se aplicaron seis modelos estadísticos que tuvieron como efecto fijo en común al grupo de contemporáneas (año-hato-época-sexo) y como covariables la edad al destete lineal y la edad de la madre al parto lineal y cuadrática. El efecto aleatorio del animal fue común a todos los modelos y se alternaron los efectos genético materno, del ambiente permanente y la covarianza genética entre los efectos directo y materno. De acuerdo con la prueba del logaritmo de la verosimilitud, el mejor modelo fue el que incluyó los efectos aleatorios del animal, maternos y del ambiente permanente, además, la covarianza entre los efectos directos y maternos. La heredabilidad de los efectos genéticos directo (0.06 a 0.34) y materno (0.06 a 0.19) varió entre los modelos. La correlación entre el efecto directo y materno varió entre -0.12 ± 0.13 y -0.19 ± 0.15 . El efecto materno ambiental determinó un 13 % de la variabilidad total. Se concluyó que la heredabilidad del peso al destete en el ganado Cebú de la población estudiada puede ser sobre estimada cuando el modelo animal no incluye los efectos maternos; y no obstante que los valores de heredabilidad encontrados fueron bajos para los efectos directos y maternos, la ausencia relativa de antagonismo genético entre ellos podría permitir un mejoramiento genético moderado por selección.

PALABRAS CLAVE: Ganado Cebú, Peso al destete, Parámetros genéticos, Efectos maternos.

ABSTRACT

Genetic parameters for weaning weight were estimated in a Zebu beef cattle population in Camagüey province, Cuba. Data for 20,151 calves born between 1988 and 2006 were used in six variants of the statistical animal model. Contemporary groups (year-herd-season-sex) were used as a common fixed effect, and a weaning age linear regression and dam age linear and quadratic regressions as covariables. Animal random effect was common to all models, and models 2 to 6 had different combinations of genetic maternal effects, maternal permanent environmental effect and covariance between direct and maternal genetic effects. A log likelihood test showed the best model to be that which included animal random effects, maternal effects, covariance between direct and maternal effects and permanent environment. Heritability for direct (0.06 to 0.34) and maternal genetic effects (0.06 to 0.19) varied between models. Correlation between direct and maternal genetic effects varied from -0.12 ± 0.13 to -0.19 ± 0.15 . The maternal permanent environmental effect explained 13 % of total variability. Heritability of weaning weight in the studied population can be overestimated when the animal model does not include maternal effects. The direct and maternal effects heritability values were low, but the relative absence of genetic antagonism between these effects indicates the possibility of moderate genetic improvement by selection.

KEY WORDS: Zebu cattle, Weaning weight, Genetic parameters, Maternal effects.

Recibido el 22 de abril de 2009. Aceptado para su publicación el 28 de julio de 2009.

^a Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carr. al Sur, km. 5.5, 23080. La Paz, BCS., México. Tel: (612)1238800, Ext 5010 y 5200. jvilla@uabcs.mx. Correspondencia al primer autor.

^b Centro de Investigaciones para el Mejoramiento Animal de la Ganadería Tropical, La Habana, Cuba.

INTRODUCCION

El peso al destete es uno de los caracteres más estudiados en ganado de carne^(1,2,3) y está altamente influido por los efectos maternos (genéticos y ambientales) que deben ser tenidos en cuenta de forma conjunta, especialmente cuando existe una relación antagonica entre ellos⁽⁴⁾. Es ampliamente reconocido que los efectos genéticos indirectos pueden jugar un papel importante en la determinación de la respuesta fenotípica a la selección⁽⁵⁾, en particular, la varianza genética materna, la cual se presenta cuando el fenotipo de un individuo es influenciado por el genotipo materno, independientemente de los efectos directos de los genes heredados⁽⁶⁾.

En algunas razas cebuinas y sus cruces, los parámetros genéticos estimados para los efectos genéticos directos y maternos evidencian en la mayoría de los casos la influencia materna en los caracteres hasta el destete, así como un antagonismo genético entre efecto genético materno y el genético directo⁽⁷⁾ y si no se tiene en cuenta el primero, se puede sobreestimar el valor genético de los animales^(8,9). En presencia de efectos maternos, la respuesta a la selección está determinada por la heredabilidad total (h^2_T), la cual puede ser estimada como $h^2_T = (V_A + 1.5Cov_{AM} + 0.5V_M)/V_P$ ⁽¹⁰⁾. En esta ecuación, es evidente que cuando se incrementa la varianza genética materna y la covarianza de los efectos genéticos directo y materno, aumenta la respuesta a la selección, mientras que los valores negativos en dicha covarianza tienen el efecto contrario⁽⁵⁾. La estimación del efecto materno sobre el peso al destete ha sido problemática, debido a que generalmente está confundido con el efecto genético directo. Con el incremento de la potencia de los equipos de cómputo, los modelos lineales empleados en la evaluación genética de los animales son cada día más complejos y el modelo animal ha sido hasta ahora el método más utilizado en la estimación de los efectos maternos en ganado de carne, basado principalmente en el modelo biométrico propuesto por Willham⁽¹¹⁾. Los modelos animal usados para analizar la influencia materna sobre el peso al destete de las crías generalmente

INTRODUCTION

Weaning weight is among the most studied traits in beef cattle^(1,2,3). It is heavily influenced by maternal effects (genetic and environmental) which must be considered conjointly, especially when their relationship is antagonistic⁽⁴⁾. Indirect genetic effects are well known to play a significant role in determining phenotypical response to selection⁽⁵⁾. This is particularly the case with maternal genetic variance, which occurs when an individual's phenotype experiences influence from the maternal genotype, independent of the direct effects of inherited genes⁽⁶⁾.

In some Zebu breeds and their crosses, most of the genetic parameters estimated for direct and maternal genetic effects manifest the maternal influence in traits to weaning, as well as a genetic antagonism between maternal genetic effect and direct genetic effect⁽⁷⁾. If maternal genetic effect is not duly considered, an animal's genetic value can be overestimated^(8,9). Selection response in the presence of maternal effects can be identified via total heritability (h^2_T), estimated as $h^2_T = (V_A + 1.5Cov_{AM} + 0.5V_M)/V_P$ ⁽¹⁰⁾. In this equation, increases in maternal genetic variance and covariance of the direct and maternal genetic effects causes increased selection response, whereas negative values in the covariance lead to decreased response⁽⁵⁾. Estimation of weaning weight has been problematic since it is generally confused with direct genetic effect. The advent of greater computing capacity has allowed application of ever more complex linear models for genetic evaluation. Even so, the animal model remains the most commonly applied method for estimating maternal effects in beef cattle, largely following the biometric model proposed by Willham⁽¹¹⁾. The animal models used to analyze maternal influence on weaning weight normally include direct and maternal effects, the covariance between them and a maternal permanent environmental effect⁽¹²⁾.

Given that the genetic parameters used in improvement plans are specific to each cattle population, the present study objective was to estimate these parameters for weaning weight in a

incluyen los efectos genéticos directo y materno, así como la covarianza entre ellos y un efecto del ambiente permanente de la madre⁽¹²⁾.

Considerando que los parámetros genéticos utilizados en los planes de mejoramiento son específicos para cada población de ganado bovino, el objetivo del presente trabajo fue estimar parámetros genéticos del peso al destete en una población de ganado Cebú cubano en la provincia de Camagüey, comparando seis variantes del modelo animal que incluían o no los efectos maternos y su relación genética con el efecto directo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó información de ganado Cebú de la República de Cuba, situada en la entrada del Golfo de México, entre los 20° a 23° N y 74° a 85° O. Según la clasificación de Köppen (modificada), en la mayor parte de Cuba el clima predominante es del tipo cálido tropical.

Hay dos estaciones claramente definidas, la seca (invierno) de noviembre a abril, y la lluviosa (verano) de mayo a octubre. La temperatura media anual es 25° C, la media en invierno es 20 °C y en verano 26 a 27 °C. Las temperaturas mínimas varían entre 1 y 8.5 °C en el occidente del país y entre 3 y 12.5 °C en la parte oriental; las temperaturas máximas registradas están entre 36 y 38 °C. La humedad relativa promedio es 80 %. La precipitación media anual es 1,200 mm, con alrededor de 30 % en el período invernal y 70 % en el verano, y son más abundantes en el occidente que en el oriente del país⁽¹³⁾.

El sistema de alimentación se basó principalmente en pastoreo sobre zacate estrella (*Cynodon nlemfuensis*), zacate Guinea (*Panicum máximum*) y sales minerales a libre demanda. En todos los hatos se utilizó la inseminación artificial después de la observación del estro natural durante todo el año. Los animales recibieron la vacuna contra leptospira, la vacuna recombinante contra la garrapata *Boophilus microplus* cada tres meses a partir del mes de nacido, septicemia hemorrágica y carbunco.

Zebu breed population in Camagüey province, Cuba, by comparing six variants of the animal model encompassing different combinations of maternal and non-maternal effects and their genetic relation to the direct effect.

MATERIALS AND METHODS

The data analyzed were collected from a Zebu cattle population in Camagüey province, Cuba (20°-23° N; 74°-85° W). The modified Köppen classification categorizes most of Cuba as having a tropical warm type climate. Two seasons predominate: a dry season (winter) from November to April; and a rainy season (summer) from May to October. Average annual temperature is 25 °C, with a winter mean of 20 °C and a summer mean of 26 to 27 °C. Minimum temperatures range from 1 to 8.5 °C in the island's west to 3 to 12.5 °C in its east, while maximum temperatures are 36 and 38 °C, respectively. Average relative humidity is 80 %. Mean annual rainfall is 1,200 mm, with approximately 30 % of this total falling during the winter and 70 % during the summer; rainfall is generally greater in the west than in the east⁽¹³⁾.

Feeding in the studied population is based mainly on grazing of star grass (*Cynodon nlemfuensis*) and Guinea grass (*Panicum máximum*) supplemented with mineral salts *ad libitum*. Breeding in all herds was done by artificial insemination after identification of natural annual estrus patterns. All animals were vaccinated against leptospirosis, hemorrhagic septicemia and carbuncle, and received the recombinant vaccine against the tick *Boophilus microplus* every three months beginning at one month of age.

An initial weaning weight sample was taken of 22,405 calves born between 1988 and 2006 in the Rescate de Sanguily Genetic Company located in Camagüey province. Data were provided by the National Livestock Control Center (Centro Nacional de Control Pecuario - CENCOP). Contemporaneous groups (herd-year-birth trimester-calf sex) with less than five observations were eliminated from the database as were individuals with missing data for dam, birthdate, dam age, herd, age or weaning

Se tomó una muestra inicial del peso al destete de 22,405 terneros que nacieron entre los años 1988 y 2006 en la Empresa Genética ‘Rescate de Sanguily’ de la provincia Camaguey, ubicada en la parte central de Cuba. Los datos fueron proporcionados por el Centro Nacional de Control Pecuario (CENCOP). En la edición de los datos se eliminaron aquellos grupos de contemporáneas (hato-año-trimestre de nacimiento-sexo de la cría) con menos de cinco observaciones. Se eliminaron los individuos con madre desconocida y todos aquellos a los que les faltara la información relacionada con la fecha de nacimiento, edad de la madre, hato, edad y peso al destete. La estructura de la base de datos utilizada se presenta en el Cuadro 1. Como puede observarse, la muestra quedó conformada por un total de 20,151 registros de peso al destete y 24,627 individuos en el pedigrí. Los terneros, cuya edad promedio fue de 202 días, fueron hijos de 245 padres y 6,247 madres entre 25 y 206 meses de edad que pertenecientes a 1,616 grupos de contemporáneas.

Los datos fueron analizados mediante el programa ASReml⁽¹⁴⁾ aplicando seis modelos matemáticos. Como efectos fijos comunes a todos los modelos se consideraron el grupo de contemporáneos, la edad al destete del ternero como covariable lineal y la edad de la madre como covariable lineal y cuadrática.

El Modelo 1 incluyó el efecto genético directo como único efecto aleatorio.

El Modelo 2 incluyó el efecto genético directo, más el efecto del ambiente permanente atribuido a la madre y no correlacionado con los otros efectos en el modelo.

El Modelo 3 incluyó los efectos genéticos directo y materno, asumiendo una covarianza igual a cero entre ellos.

El Modelo 4 incluyó los efectos genéticos directo y materno, así como la covarianza entre ellos.

El modelo 5 incluyó el efecto genético directo, el efecto genético materno y el efecto del ambiente

weight. The final database contained a total of 20,151 weaning weight records and 24,627 individuals with pedigree (Table 1). Average calf age was 202 d, they were the progeny of 245 bulls and 6,247 dams between 25 and 206 mo of age, and belonged to 1,616 contemporaneous groups.

All data were analyzed with the ASReml program⁽¹⁴⁾ applying six mathematical models. In all the models, contemporaneous groups were used as common fixed effects, calf age at weaning as a linear covariable and dam age as a linear and quadratic covariable.

Model 1 included the direct genetic effect as the only random effect.

Model 2 included the direct genetic effect as well as the maternal permanent environmental effect, not correlated to other model effects.

Model 3 included the direct and maternal genetic effects, assuming a covariance equal to zero between them.

Model 4 included the direct and maternal genetic effects, with covariance between them.

Model 5 included the direct and maternal genetic effects, and the maternal permanent environmental effect, assuming a covariance equal to zero between the genetic effects.

Model 6 included the direct and maternal genetic effects, and the maternal permanent environmental effect, with covariance between the genetic effects.

Model matrix notation is:

$$\text{Model 1: } y = Xb + Z_a a + e$$

$$\text{Model 2: } y = Xb + Z_a a + Z_c c + e$$

$$\text{Model 3: } y = Xb + Z_a a + Z_m m + e \dots \dots \dots \text{ with cov}(a, m) = 0$$

$$\text{Model 4: } y = Xb + Z_a a + Z_m m + e \dots \dots \dots \text{ with cov}(a, m) \neq 0$$

$$\text{Model 5: } y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e \dots \dots \dots \text{ with cov}(a, m) = 0$$

$$\text{Model 6: } y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e \dots \dots \dots \text{ with cov}(a, m) \neq 0$$

Where y is the weaning weight observations vector;

permanente de la madre, asumiendo una covarianza igual a cero entre los efectos directo y materno.

El modelo 6 incluyó el efecto genético directo, el efecto genético materno, el efecto del ambiente permanente de la madre y la covarianza entre los efectos directo y materno.

La notación matricial de los modelos es la siguiente:

Modelo 1: $y = Xb + Z_a a + e$

Modelo 2: $y = Xb + Z_a a + Z_c c + e$

Modelo 3: $y = Xb + Z_a a + Z_m m + e$ con $\text{cov}(a, m) = 0$

Modelo 4: $y = Xb + Z_a a + Z_m m + e$ con $\text{cov}(a, m) \neq 0$

Modelo 5: $y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e$ con $\text{cov}(a, m) = 0$

Modelo 6: $y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e$ con $\text{cov}(a, m) \neq 0$

Donde y es el vector de las observaciones del peso al destete, b es el vector de los efectos fijos que incluye el grupo de contemporáneas y la regresión del peso al destete en la edad de la cría lineal y la regresión del peso al destete en la edad de la madre lineal y cuadrática, a es el vector de los efectos aleatorios genéticos directos, m es el vector de los efectos aleatorios genéticos maternos, c es el vector de los efectos aleatorios del ambiente permanente, e es el vector de los efectos aleatorios residuales y $X, Z_d, Z_m, y Z_c$ son las matrices de incidencia que relacionan las observaciones con los efectos fijos, genéticos directos, genéticos maternos y del ambiente permanente, respectivamente.

El primero y segundo momento de los componentes aleatorios para el Modelo 6 que incluye todos los efectos son:

$$[a'm'c'e'y'] \sim N \{[0'0'0'0' (Xb)']', \Sigma\}$$

$$\Sigma = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 & AZ'_a\sigma_a^2 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 & AZ'_m\sigma_m^2 \\ 0 & 0 & I_n\sigma_c^2 & 0 & Z'_c\sigma_c^2 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 & I_N\sigma_e^2 \\ Z_a A\sigma_a^2 & Z_m A\sigma_m^2 & Z_c\sigma_c^2 & I_N\sigma_e^2 & V \end{bmatrix}$$

b is the fixed effects vector, including contemporaneous groups, the weaning weight in calf age linear regression, and the weaning weight in dam age linear and quadratic regressions; a is the random direct genetic effects vector; m is the maternal genetic effects vector; c is the random permanent environmental effects; e is the residual random effects; and X, Z_d, Z_m and Z_c are the incidence matrices relating the observations with the fixed, direct genetic, maternal genetic and permanent environmental effects, respectively.

In Model 6, the random components' first and second moments include all the effects:

$$[a'm'c'e'y'] \sim N \{[0'0'0'0' (Xb)']', S\}$$

$$\Sigma = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 & AZ'_a\sigma_a^2 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 & AZ'_m\sigma_m^2 \\ 0 & 0 & I_n\sigma_c^2 & 0 & Z'_c\sigma_c^2 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 & I_N\sigma_e^2 \\ Z_a A\sigma_a^2 & Z_m A\sigma_m^2 & Z_c\sigma_c^2 & I_N\sigma_e^2 & V \end{bmatrix}$$

Where A is the matrix of additive relationships between all individuals in the pedigree; I is matrix identity; n is the number of dams; N is total number of observations; σ_a^2 is the additive genetic variance of the direct effects; σ_m^2 is the additive genetic variance of the maternal effects; σ_{am} is the additive genetic covariance between the direct and maternal effects; σ_c^2 is the permanent environmental effects variance; σ_e^2 is the error variance; and $V = Z_a AZ'_a\sigma_a^2 + Z_m AZ'_m\sigma_m^2 + (Z_a AZ'_m + Z_m AZ'_a)\sigma_{am} + Z_c Z'_c\sigma_c^2 + I\sigma_e^2$

Heritabilities for the direct genetic effects (h_a^2), maternal genetic effects (h_m^2) and genetic correlation between direct and maternal effects (r_{am}) were estimated using the following equations:

$$h_a^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}, h_m^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma_p^2} \text{ and } r_{am} = \frac{\sigma_{am}}{\sigma_a\sigma_m} \text{ where } \sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_c^2 + \sigma_{am}^2 + \sigma_e^2$$

The log likelihood test was applied to identify the most appropriate model(15):

Donde A es la matriz de relaciones aditivas entre todos los individuos en el pedigrí, I es la matriz identidad, n es el número de madres, N es el número total de observaciones, σ_a^2 es la varianza genética aditiva de los efectos directos, σ_m^2 es la varianza genética aditiva de los efectos maternos, σ_{am} es la covarianza genética aditiva entre los efectos directos y los efectos maternos, σ_c^2 es la varianza de los efectos del ambiente permanente y σ_e^2 es la varianza del error y $V = Z_aAZ'_a\sigma_a^2 + Z_mAZ'_m\sigma_m^2 + (Z_aAZ'_m + Z_mAZ'_a)\sigma_{am} + Z_cZ'_c\sigma_c^2 + I\sigma_e^2$

Las heredabilidades para los efectos genéticos directos (h_a^2), efectos genéticos maternos (h_m^2) y la correlación genética entre los efectos directos y maternos (r_{am}) se estimaron con las siguientes ecuaciones:

$$h_a^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}, \quad h_m^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma_p^2} \quad \text{y} \quad r_{am} = \frac{\sigma_{am}}{\sigma_a\sigma_m} \quad \text{donde} \quad \sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_c^2 + \sigma_{am} + \sigma_e^2$$

Para determinar el modelo más apropiado se utilizó la prueba del logaritmo de la verosimilitud (15):

$$\chi^2 = -2(\log L_r - \log L_c)$$

Donde $\log L_r$ y $\log L_c$ son los logaritmos de la verosimilitud para el modelo reducido y completo, respectivamente. En esta prueba, la distribución Ji-cuadrada tiene grados de libertad igual al número de parámetros en el modelo completo menos el número de parámetros en el modelo reducido.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La edad promedio al destete de los terneros fue de 202 días y un peso de 158.5 ± 28.0 kg, (escala de 70 a 260 kg), con un coeficiente de variación de 17.6 %.

Los componentes de varianza y el logaritmo de la verosimilitud ($\log L$) son presentados en el Cuadro 2. De acuerdo a la prueba del logaritmo de la verosimilitud los mejores modelos fueron aquéllos que incluyeron los efectos genéticos directos, los efectos genéticos maternos y los efectos del ambiente permanente (5 y 6) resultando estos

$$\chi^2 = -2(\log L_r - \log L_c)$$

Where $\log L_r$ is the log likelihood for the reduced model and L_c is the log likelihood for the complete model. In this test, the χ^2 distribution contains degrees of freedom equal to the number of parameters in the complete model minus the number of parameters in the reduced model.

RESULTS AND DISCUSSION

Average calf age at weaning was 202 d and average weight was 158.5 ± 28.0 kg (70 to 260 kg range), with a 17.6 % variation coefficient.

The log likelihood ($\log L$) test showed the best models to be 5 and 6, because they included direct genetic effects, maternal genetic effects and permanent environmental effects (Table 1). These models were not different ($P > 0.05$), although Model 6 did include covariance between direct and maternal genetic effects and was therefore numerically superior to Model 5. Models 3 and 4 were also did not differ ($P > 0.05$), and had similar estimated variance components. Model 1, which considered only the animal random effect, had the worst fit and the highest direct effects additive genetic variance component value; it was over four

Cuadro 1. Estructura de la base de datos utilizada para la estimación de los componentes de varianza y parámetros genéticos

Table 1. Structure of database used to estimate variance components and genetic parameters

Animals	Number
Before data editing	21235
After data editing	20151
Males	9806
Females	10345
Sires	245
Dams	6247
In pedigree	24627
Sires with data	10
Dams with data	3314

Cuadro 2. Componentes de varianza del peso al destete para los seis modelos utilizados

Table 2. Weaning weight variance components in the six models

Component	Model					
	1	2	3	4	5	6
σ_a^2	177.3	40.4	27.7	29.2	28.3	31.2
σ_m^2	-	-	90.8	96.5	26.8	30.4
σ_{am}	-	-	0	-6.2	0	-6.0
σ_c^2	-	85.9	-	-	64.3	65.4
σ_e^2	347.3	361.6	384.1	383.1	367.7	366.0
σ_p^2	524.6	487.9	502.6	502.5	487.1	487.0
Log L	-67801.8	-67585.3	-67612.8	-67612.5	-67548.3	-67547.5

σ_a^2 = additive genetic variance; σ_m^2 = maternal genetic variance; σ_{am} = genetic covariance between direct and maternal effects; σ_c^2 = variance of permanent environmental effects; σ_e^2 = residual variance; σ_p^2 = phenotypic variance; Log L = log likelihood.

similares entre sí ($P > 0.05$). Sin embargo, el Modelo 6 que contempló además la covarianza entre los efectos directos y maternos, resultó numéricamente mejor que el Modelo 5. Los Modelos 3 y 4 resultaron similares entre ellos ($P > 0.05$) y los componentes de varianza estimados por ambos son similares. El Modelo 1, en el que solamente se tuvo en cuenta el efecto aleatorio del animal, fue el que tuvo el ajuste más bajo y como se observa en el Cuadro 2, el componente de varianza genética aditiva para los efectos directos registró el valor más alto, superando en más de cuatro veces los valores obtenidos con los modelos que incluyeron los efectos maternos. Lo anterior coincide con otro estudio, en el cual se señala una sobreestimación de los componentes de co(varianza) para el peso cuando no se incluyen los efectos maternos en el modelo animal utilizado⁽¹⁶⁾. En los modelos 2, 3, 4, 5 y 6 del presente trabajo, la suma de los componentes de la varianza sin incluir al error, presenta valores similares. La diferencia básica que existe entre los Modelos 3 y 4 con relación al 5 y 6 es que al incluir el efecto del ambiente permanente a los dos últimos, determinó una reducción en la varianza del error.

En el Cuadro 3 se presentan los parámetros genéticos estimados con los seis modelos aplicados y como se observa, la heredabilidad del efecto

times higher than in the models including maternal effects (Table 2). This coincides with a study in which weight co(variance) components were overestimated when maternal effects were not included in the animal model⁽¹⁶⁾. The sum of the variance components (not including error) was similar in models 2, 3, 4, 5 and 6. Inclusion of the permanent environmental effect in models 5 and 6 reduced the error variance, and was the essential difference between these models and models 3 and 4.

The genetic parameters estimated in the six models showed heritability of the direct effect to vary by 0.34 ± 0.02 in Model 1 (only animal random effect), and by 0.06 ± 0.01 in models 3, 4, 5 and 6, which included the maternal genetic effect (Table 3). This range coincides with that reported for beef cattle in tropical countries⁽¹⁷⁾, although the lowest estimated value is lower than reported for Hereford cattle (0.18) when using an animal model including the random effects of direct and maternal genotype, maternal permanent environment and residual environment, and the fixed effects of year and sex⁽¹⁾. Even higher values (0.38) have been reported for beef cattle in Australia when applying a mixed, multitrait model including maternal effect⁽¹⁸⁾. In a review of 337 studies published between 1940 and 2006, Ríos⁽¹⁹⁾ reported an average, unweighted weaning weight for direct

directo osciló entre 0.34 ± 0.02 en el modelo que solamente tuvo en cuenta el efecto aleatorio del animal (Modelo 1) y 0.06 ± 0.01 en los modelos 3, 4, 5 y 6 que incluyeron el efecto genético materno. Esta escala de valores coincide con lo reportado para ganado de carne en países tropicales⁽¹⁷⁾ pero el estimado más bajo es inferior al valor reportado en ganado Hereford (0.18) cuando se utilizó un modelo animal que incluyó los efectos aleatorios del genotipo directo y materno, el ambiente permanente materno, el ambiente residual y los efectos fijos de año x sexo⁽¹⁾. Valores más altos aún (0.38) han sido reportados en ganado bovino para carne en Australia cuando se aplicó un modelo mixto multicarácter que incluyó el efecto materno⁽¹⁸⁾. Ríos⁽¹⁹⁾, utilizando 337 trabajos publicados entre los años 1,940 y 2,006 reporta para el peso al destete un valor promedio no ponderado para la heredabilidad directa de 0.27 en varias razas y de 0.26 para ganado Brahman y Nelore. La mayor heredabilidad encontrada en el Modelo 1 en el presente trabajo se debe posiblemente a una sobreestimación del componente aditivo (Cuadro 2) debido a que no incluye el efecto genético materno, por lo que debería de asumirse una heredabilidad baja para el efecto directo del peso al destete en esta población de ganado Cebú cubano. Resultados similares fueron reportados por otros autores⁽²⁰⁾.

Los valores de heredabilidad para el efecto materno (Cuadro 3) fueron menores (0.06 ± 0.01) cuando se estimaron con los Modelos 5 y 6 que cuando se

heritability of 0.27 in a number of breeds, and 0.26 in the Brahman and Nelore breeds.

The greater heritability produced in Model 1 is probably due to an overestimation of the additive component (Table 2) caused by the absence of maternal genetic effect. Given this result, a low heritability should be assumed for the weaning weight direct effect in this Zebu cattle population. Similar results have been reported by other authors⁽²⁰⁾.

Maternal effects heritability values (Table 3) were lowest when estimated with models 5 and 6 (0.06 ± 0.01) than when estimated with models 3 (0.18 ± 0.01) and 4 (0.19 ± 0.02). This discrepancy is probably due to the absence of the maternal permanent environmental effect, and overestimation of the maternal genetic effect due to confusion with the maternal permanent environment effect in models 3 and 4. A maternal effect heritability similar to that estimated with model 6 (0.06) has been reported for Limousin and Gelbvieh cattle⁽²¹⁾ using an animal model with the same effects, while even lower values (0.02) have been reported for beef cattle in Australia⁽¹⁸⁾. In other studies using the same random effects as in model 6, maternal effect heritability values were 0.18⁽¹⁾ and 0.20⁽¹⁶⁾, while Ríos⁽¹⁹⁾ reported a value of 0.17. These values are higher than observed in the present study in the models with the best fit (5 and 6). Maternal effect heritability is generally lower than that estimated for the direct effect^(19,22), however, in

Cuadro 3. Parámetros genéticos del peso al destete para los seis modelos utilizados

Table 3. Weaning weight genetic parameters for the six models

Component	Model					
	1	2	3	4	5	6
h_a^2	0.34 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01
h_m^2	-	-	0.18 ± 0.01	0.19 ± 0.02	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01
r_{dm}	-	-	-	-0.12 ± 0.13	-	-0.19 ± 0.15
c^2	-	0.18 ± 0.01	-	-	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01

h_a^2 = direct effects heritability; h_m^2 = maternal effects heritability; r_{dm} = genetic correlation between direct and maternal effects; c^2 = permanent environmental effects.

aplicaron los Modelos 3 (0.18 ± 0.01) y 4 (0.19 ± 0.02). Esta diferencia probablemente se debe a que en los últimos no fue incluido el efecto del ambiente permanente de la madre, y el efecto genético materno está sobreestimado debido a su confusión con el efecto del ambiente materno. Una heredabilidad del efecto materno similar (0.08) a la obtenida con el Modelo 6 fue estimada en ganado Limousin y Gelbvieh⁽²¹⁾ con un modelo animal que incluyó los mismos efectos. Valores inferiores aún (0.02) han sido reportados en ganado de carne de Australia⁽¹⁸⁾. Sin embargo, en otros estudios que incluyeron los mismos efectos aleatorios que en el Modelo 6 del presente trabajo, la heredabilidad del efecto materno fue de $0.18^{(1)}$ y de $0.20^{(16)}$. En la revisión realizada por Ríos⁽¹⁹⁾, se reporta un valor promedio no ponderado de 0.17 para la heredabilidad del efecto materno. Dicho valor es superior al encontrado en el presente trabajo con los modelos de mejor ajuste (5 y 6). De manera general, la heredabilidad del efecto materno resulta inferior que la estimada para el efecto directo^(19,22). En el presente trabajo, los modelos de mejor ajuste estimaron un valor de heredabilidad igual (0.06 ± 0.01) para ambos efectos genéticos (directo y materno).

Respecto al efecto del ambiente permanente, en el presente trabajo se estimó un valor de 0.13 ± 0.01 con los modelos 5 y 6. Este valor es similar a la media no ponderada (0.14) referida en varias razas de bovinos para carne⁽¹⁹⁾ en ganado Brahman de Venezuela⁽²³⁾ pero ligeramente superior al publicado por Mercadante y Lobo⁽¹⁷⁾ en un hato Nelore en Brasil (0.10). El efecto del ambiente permanente explica entre el 2 y el 29 % de la varianza del peso al destete en las diferentes poblaciones de bovinos para carne⁽²²⁾.

La correlación genética entre los efectos genéticos directo y materno fue de -0.12 ± 0.13 en el modelo 4 y de -0.19 ± 0.15 en el Modelo 6 (Cuadro 3). Si se observan los valores de los componentes de varianza y el logaritmo de la verosimilitud en el Cuadro 2 se puede ver que la inclusión de la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno no determinó cambios significativos en el modelo (3 vs 4 y 5 vs 6), lo que pone en evidencia

the present study models 5 and 6 estimated equal heritability values for both direct and maternal genetic effects.

In models 5 and 6, the estimated value for permanent environment (0.13 ± 0.01) was similar to the unweighted mean (0.14) for different beef cattle breeds⁽¹⁹⁾ and for Brahman cattle in Venezuela⁽²³⁾, but slightly higher than reported for a Nelore herd in Brazil (0.10)⁽¹⁷⁾. The effect of permanent environment explains from 2 to 29 % of the variance in weaning weight of different beef cattle populations⁽²²⁾.

The genetic correlation between direct and maternal genetic effects in Model 4 was 0.12 ± 0.13 and that in Model 6 was -0.19 ± 0.15 (Table 3). The variance components and log likelihood values indicate that inclusion of the covariance between direct and maternal genetic effects caused no significant changes between models (i.e. 3 vs 4, and 5 vs 6)(Table 2), highlighting the minimal importance of this covariance in the studied population. Genetic correlations with values near those estimated with Model 6 have been reported for Hereford (-0.22)⁽¹⁾, Limousin (-0.17) and Gelbvieh cattle -0.25)⁽²¹⁾ using models including the same random effects.

Most reported correlations between direct and maternal genetic effects for weaning weight in beef cattle are antagonistic and high^(19,24). This negative correlation has been attributed to a negative environmental covariance between the dam and her descendents, which is assumed to be equal to zero in the Willham model⁽¹¹⁾. This environmental variance between mothers and daughters has been called the fatty udder syndrome; that is, mothers with a superior maternal capacity can overfeed their daughters, inhibiting proper development of mammary tissue in the daughter with consequent below-average maternal capacity⁽²⁵⁾. It is also likely that the negative covariance between the direct and maternal genetic effects could occur for genes with antagonistic pleiotropic effects on cow maternal behavior and calf behavior⁽²⁶⁾.

Genetic antagonism between the direct and maternal genetic effects influences long-term selection

la poca importancia de dicha covarianza, al menos en el caso particular de esta población. Correlaciones genéticas con valores cercanos a los estimados con el Modelo 6 fueron reportadas en ganado Hereford (-0.22)⁽¹⁾ y en Limousin y Gelbvieh (-0.17 a -0.25)⁽²¹⁾ cuando se utilizaron modelos que incluyeron los mismos efectos aleatorios.

La mayoría de los reportes en la literatura presentan correlaciones antagónicas y altas entre los efectos genéticos directo y materno para el peso al destete del ganado bovino para carne^(19,24). Esta correlación genética negativa ha sido atribuida a una covarianza ambiental negativa entre madre y descendientes, que se asume igual a cero en el modelo de Willham⁽¹¹⁾. Esta covarianza ambiental entre madres e hijas ha sido llamada el síndrome de las ubres grasas y plantea que las madres con una habilidad materna superior pueden sobrealimentar a sus hijas, consecuentemente, el desarrollo de tejido mamario en ésta se inhibe de tal manera que su propia habilidad materna se expresa por debajo del promedio⁽²⁵⁾. Es probable también que la covarianza negativa de los efectos genéticos directos y maternos pudiera presentarse para genes que tienen efectos pleiotrópicos antagónicos sobre el comportamiento materno de las vacas y el comportamiento de sus terneros⁽²⁶⁾.

Los resultados obtenidos por Van Vleck *et al*⁽²⁷⁾ pusieron de manifiesto que el antagonismo genético entre los efectos genéticos directo y materno afecta la eficiencia de la selección a largo plazo. Sin embargo, a pesar de los bajos valores de heredabilidad encontrados en el presente estudio para los efectos genéticos directo y materno, la ausencia aparente de un antagonismo genético entre estos rasgos podría permitir una respuesta a la selección moderada en esta población.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

Se concluye que la heredabilidad del peso al destete en el ganado Cebú de la población estudiada puede ser sobreestimada cuando el modelo animal no incluye los efectos maternos y aún cuando los valores de heredabilidad encontrados fueron bajos

efficiency. Although the heritability values observed in the present study for direct and maternal genetic effects were low, the apparent absence of genetic antagonism between these parameters indicates the possibility of a moderate selection response in this population.

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

Hereditability of weaning weight in the studied Zebu cattle population can be overestimated when the animal model does not include maternal effects. Even though the heritability values for direct and maternal effects were low, absence of genetic antagonism between these parameters indicates the possibility of moderate genetic improvement through selection.

End of english version

para los efectos directos y maternos, la ausencia relativa de antagonismo genético entre ellos podría permitir un mejoramiento genético moderado por selección.

LITERATURA CITADA

1. Dodenhoff J, Van Vleck LD, Kachman SD, Koch RM. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. *J Anim Sci* 1998;76(10):2521-2527.
2. Dodenhoff J, Van Vleck LD, Wilson DE. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. *J Anim Sci* 1999;77(12):3176-3184.
3. Bijma P. Estimating maternal genetic effects in livestock. *J Anim Sci* 2006;84(4):800-806.
4. Bertrand JK, Benyshek LL. Variance and covariance estimates for maternally influenced beef growth traits. *J Anim Sci* 1987;64(3):728-734.
5. Wolf JB, Brodie III ED, Cheverud JM, Moore AJ, Wade MJ. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends in Ecology & Evolution* 1998;13(2):64-69.
6. Mousseau TA, Fox CW. Maternal effects as adaptations. Oxford: Oxford University Press; 1998.
7. Lee C, Pollak EJ. Genetic antagonism between body weight and milk production in beef cattle. *J Anim Sci* 2002;80(2):316-321.

EFFECTOS GENÉTICOS DIRECTOS Y MATERNOS DEL PESO AL DESTETE

8. Ribeiro PMT, Ferraz JBS, Eler JP. Parámetros genéticos e nivel de endogamia em bovinos da raza Santa Gertrudis no Brasil. *Arq Bras Med Vet Zootec* 2000;52(6):641-646.
9. Ferraz FBP, Ramos AA, Da Silva CLO, De Sousa JC, De Alencar MM. Tendência genética dos efeitos direto e materno sobre os pesos a desmama e pos-desmama de bovinos de raza Tabapua no Brazil. *Rev Braz Zootec* 2002;31(2):635-640.
10. Willham RL. The role of maternal effects in animal breeding. III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J Anim Sci* 1972;35(6):1288-1293.
11. Willham RL. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics* 1963;19(1):18-27.
12. Robinson DL. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. *Livest Prod Sci* 1996;45(1):1-11.
13. IMRC. Instituto Meteorológico de la República de Cuba [en línea]. <http://www.met.inf.cu/asp/genesis.asp?TB0=PLANTILLAS&TB1=INICIAL>. Consultado 4 de octubre de 2006.
14. Gilmour AR, Cullis BR, Welham SJ, Thompson R. *ASREML Reference manual*. Australia: NSW, Agriculture Biometric. 2000.
15. Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest Prod Sci* 1992;31(3-4):179-204.
16. Mourão GB, Ferraz JBS, Eler JP, Balieiro JCC, Bueno RS, Mattos EC, Figueiredo LGG. Genetic parameters for growth traits of a Brazilian *Bos taurus* x *Bos indicus* beef composite. *Genet Mol Res* 2007;6(4):1190-1200.
17. Mercadante MEZ, Lobo RB, de los Reyes A. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebuinos de carne. *Arch Latinoam Prod Anim* 1995;3(1):45-89.
18. Montaldo HH, Kinghorn BP. Efectos genéticos aditivos y no aditivos, directos y maternos para caracteres de crecimiento en una población multirracial de bovinos productores de carne. *Arch Med Vet* 2003;35(2):243-248.
19. Ríos A. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. Revisión. *Tec Pecu Mex* 2008;46(1):37-67.
20. Ríos Utrera A, Martínez Velázquez G, Tsuruta S, Bertrand JK, Vega Murillo VE, Montaña Bermúdez M. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Tec Pecu Mex* 2007;45(2):121-130.
21. Iwaisaki H, Tsuruta S, Misztal I, Bertrand JK. Estimation of correlation between maternal permanent environmental effects of related dams in beef cattle. *J Anim Sci* 2005;83(3):537-542.
22. Quintanilla R, Piedrafita J. Efectos maternos en el peso al destete del ganado vacuno de carne: Una revisión. *ITEA* 2000;96(1):7-39.
23. Plasse D, Verde O, Fossi H, Romero R, Hoogesteijn R, Bastidas P, Bastardo J. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a pedigree Brahman herd under selection for three decades. *J Anim Breed Genet* 2002;119(3):141-153.
24. Mercadante MEZ, Lobo RB. Estimativas de (co)variancias e parámetros genéticos dos efeitos direto e materno de características de crescimento de fêmeas de un rebanho Nelore. *R Bras Zootec* 1997;26(6):1124-1133.
25. Totusek R, Stephens OF, Kropp JR, Holloway SW, Knosi JW, Whiteman JV. Milk production of range cows. *Okla Agric Ext Sta. Misc Pub* 85. 1971.
26. Wilson AJ, Réale D. Ontogeny of additive and maternal genetic effects: lessons from domestic mammals. *Am Nat* 2006;167(1):E23-E38.
27. Van Vleck LD, St. Louis D, Miller JJ. Expected phenotypic response in weaning weight of beef calves from selection for direct and maternal genetic effects. *J Anim Sci* 1977;44(3):360-367.

