

Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano

Estimates of genetic parameters for growth traits of Mexican Charolais cattle

Ángel Ríos Utrera^a, Guillermo Martínez Velázquez^b, Shogo Tsuruta^c, J. K. Bertrand^c,
Vicente Eliezer Vega Murillo^d, Moisés Montaña Bermúdez^e

RESUMEN

Registros de becerros Charolais, proporcionados por la Charolais Herd Book de México y generados en un periodo de ocho años (1997-2005), se analizaron para estimar parámetros genéticos y fenotípicos para peso al nacer ($n=39,821$), peso al destete ajustado a 205 días ($n=39,556$) y ganancia posdestete ($n=21,831$). Estimadores de componentes de (co)varianza se obtuvieron usando Máxima Verosimilitud Restringida con el algoritmo Esperanza-Maximización y modelos animal para una sola característica. Los efectos del ambiente materno permanente no fueron importantes para peso al nacimiento y ganancia posdestete, por lo que no se incluyeron en el modelo final. Los estimadores de heredabilidad directa fueron 0.22, 0.33 y 0.45 para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y ganancia posdestete, respectivamente. Los estimadores de heredabilidad para el efecto genético materno fueron 0.16, 0.17 y 0.14. Los estimadores de heredabilidad total y de correlación genética entre efectos directos y maternos fueron 0.12 y -0.65, 0.16 y -0.72, y 0.20 y -0.84 para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y ganancia posdestete, respectivamente. Para peso al destete ajustado a 205 días, el estimador de la varianza del ambiente materno permanente (28.93 kg^2) explicó un 4 % del estimador de la varianza fenotípica (765.43 kg^2). La respuesta esperada a la selección para una sola característica de crecimiento de ganado Charolais mexicano, podría ser menor debido a las altas y negativas correlaciones entre efectos genéticos directos y maternos.

PALABRAS CLAVE: Características de crecimiento, Charolais mexicano, Correlación genética, Heredabilidad directa, Heredabilidad materna, Heredabilidad total.

ABSTRACT

Charolais calf records provided by the Mexican Charolais Breeders Association for an eight year period (1997-2005) were analyzed to estimate genetic and phenotypic parameters for birth weight ($n=39,821$), weaning weight adjusted to 205 d ($n=39,556$), and postweaning gain ($n=21,831$). Estimates of (co)variance components were obtained by REML with an EM algorithm and single-trait animal models. Maternal permanent environmental effects were unimportant for birth weight and postweaning gain and were not included in the final model. Estimates of direct heritability were 0.22, 0.33, and 0.45 for birth weight, adjusted weaning weight and postweaning gain, respectively. Estimates for the corresponding maternal component were 0.16, 0.17, and 0.14. Estimates of total heritability and direct-maternal genetic correlation were 0.12 and -0.65, 0.16 and -0.72, and 0.20 and -0.84 for birth weight, adjusted weaning weight and postweaning gain, respectively. For adjusted weaning weight, the estimated maternal permanent environmental variance (28.93 kg^2) accounted for 4 % of the estimated total phenotypic variance (765.43 kg^2). Expected response to single-trait selection for growth traits of Mexican Charolais cattle would be lessened due to highly negative direct-maternal genetic correlations.

KEY WORDS: Mexican Charolais, Direct heritability, Direct-maternal genetic correlation, Growth traits, Maternal heritability, Total heritability.

Recibido el 18 de abril de 2006 y aceptado para su publicación el 16 de noviembre de 2006.

^a Campo Experimental La Posta, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) km 22.5 Carretera Veracruz-Córdoba, 94277, Municipio de Medellín de Bravo, Veracruz. Teléfono: 01 (229) 934-7738. arioso@hotmail.com. Correspondencia al primer autor.

^b Campo Experimental el Verdineño, INIFAP.

^c Animal and Dairy Science Department, The University of Georgia, Athens.

^d Campo Experimental Las Margaritas, INIFAP.

^e CENID Fisiología y Mejoramiento Animal, INIFAP.

La Charolais Herd Book de México financió la estancia del primer autor en la Universidad de Georgia, Athens, Estados Unidos, durante los análisis de la información.

INTRODUCCIÓN

Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de diferentes razas bovinas para producción de carne en condiciones mexicanas de producción son escasos en la literatura. Los primeros estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado para producción de carne criado en México (Brahman en condiciones tropicales), fueron reportados hace casi 40 años por Berruecos y Robison⁽¹⁾. Estos investigadores usaron el método de la correlación entre medios hermanos paternos para obtener sus estimadores. Estimadores más recientes fueron estimados para características de crecimiento de poblaciones mexicanas de Simmental y Simbrah, usando modelos animal^(2,3). Sin embargo, estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado bovino Charolais en condiciones de manejo y ambiente mexicanos no han sido reportados. Por el contrario, se han realizado numerosos estudios en otros países, principalmente en los Estados Unidos, Australia y Canadá, a partir de los cuales, algunos investigadores⁽⁴⁾ han concluido que hay evidencia de diferencias raciales en efectos genéticos directos y maternos, así como también en efectos del ambiente materno permanente.

Para formular programas de mejoramiento genético óptimos y evaluar el progreso genético de programas en marcha, es necesario contar con estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento. Además, teniendo en cuenta que los parámetros genéticos son específicos para cada población de ganado bovino, el propósito del presente estudio fue obtener estimadores de parámetros genéticos usando información de campo de características de crecimiento de ganado Charolais criado en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la información. Datos de campo de peso al nacimiento (n= 39,821), peso al destete (n= 39,556) y ganancia posdestete (n= 21,831), así como de pedigrí, generados de 1997 a 2005, fueron proporcionados por la Charolais Herd Book de

INTRODUCTION

Estimates of genetic parameters for growth characteristics of different beef breeds of cattle under Mexican production conditions are lacking in the literature. First estimates of genetic parameters for growth characteristics of beef cattle raised in Mexico (Brahman under tropical conditions) were reported almost 40 years ago by Berruecos and Robison⁽¹⁾. Those researchers applied the paternal half-sib correlation method to obtain their estimates. More recently, estimates were reported^(2,3) for growth characteristics of Mexican Simmental and Simbrah populations using animal models. For growth characteristics of Charolais cattle under Mexican environment and management, however, estimates of genetic parameters have not been reported. On the other hand, numerous studies related to the estimation of genetic parameters for growth traits of beef cattle have been carried out in other countries, mainly in the United States, Australia and Canada. From those studies several researchers⁽⁴⁾ have concluded that there is evidence for breed differences in the importance of direct and maternal genetic effects as well as maternal permanent environmental effects.

To formulate optimum breeding programs and to evaluate the genetic progress of ongoing programs is necessary to have estimates of genetic parameters for growth characteristics. Furthermore, considering that genetic parameters are specific for each cattle population, the purpose of the present research was to obtain genetic parameter estimates based on field data of growth characteristics of Charolais cattle reared in Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Description of data. Field data for birth weight (n= 39,821), weaning weight (n= 39,556), and postweaning gain (n= 21,831) as well as pedigree information were supplied by the Mexican Charolais Breeders Association for the period from 1997 to 2005. All weaning weight records were adjusted to a 205-d basis ($\{[\text{weaning weight} - \text{birth weight}] / \text{weaning age}\} \times 205 + \text{birth weight}$) and postweaning gain was computed as 160-d adjusted gain ($\{[\text{yearling weight} - \text{weaning weight}] / \text{number of days between}$

México. Todos los registros de peso al destete fueron ajustados a 205 ($\{[\text{peso al destete} - \text{peso al nacer}] / \text{edad al destete}\} \times 205 + \text{peso al nacer}$), y los de ganancia posdestete a 160 días de edad ($\{[\text{peso al año} - \text{peso al destete}] / \text{número de días entre pesajes}\} \times 160$) de acuerdo con los lineamientos para programas uniformes de mejoramiento del ganado bovino para producción de carne⁽⁵⁾.

Análisis estadísticos. La información de cada característica de crecimiento fue analizada independientemente. Los modelos animal para analizar peso al nacimiento y ganancia posdestete incluyeron grupo contemporáneo y edad de la vaca como efectos fijos. Los grupos contemporáneos fueron construidos usando registros de hato, año, estación y sexo del becerro. Con base en una investigación previa⁽⁶⁾ conducida en la Universidad de Georgia con ganado Charolais, la edad de la vaca (en días) fue clasificada en 10 categorías: de 620 a 860; 861 a 1,096; 1,097 a 1,431; 1,432 a 1,796; 1,797 a 2,160; 2,161 a 2,525; 2,526 a 2,890; 2,891 a 3,256; 3,257 a 3,621; y mayor a 3,621 días de edad. Los efectos aleatorios ajustados en los modelos fueron genético aditivo directo y genético aditivo materno. Análisis previos indicaron que los efectos del ambiente materno permanente no fueron importantes para peso al nacimiento y ganancia posdestete. Por lo tanto, estos efectos no fueron incluidos en el modelo final para analizar dichas características. Para peso al destete ajustado a 205 días, el modelo animal para una sola característica incluyó los mismos efectos fijos y aleatorios que los modelos animal para peso al nacimiento y ganancia posdestete, mas el efecto del ambiente materno permanente. En notación matricial el modelo mixto puede ser escrito de la siguiente forma:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{m} + \mathbf{W}_1\mathbf{p} + \mathbf{e},$$

donde \mathbf{y} es el vector de registros de peso al destete ajustado a 205 días, $\boldsymbol{\beta}$ es un vector de efectos fijos (edad de la vaca y grupo contemporáneo), \mathbf{a} es un vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, \mathbf{m} es un vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos maternos, \mathbf{p} es un vector desconocido de efectos aleatorios del ambiente materno permanente, \mathbf{e} es un vector

weights} x 160), according to the guidelines for uniform beef improvement programs⁽⁵⁾.

Statistical analysis. Data for each growth characteristic were analyzed independently. The animal models to analyze birth weight and postweaning gain included contemporary group and age of dam as fixed effects. Contemporary groups were constructed using herd, year, season, and sex of calf information. Based on a previous research⁽⁶⁾ conducted at the University of Georgia with Charolais cattle, age of dam (in days) was classified into 10 categories: from 620 to 860; 861 to 1,096; 1,097 to 1,431; 1,432 to 1,796; 1,797 to 2,160; 2,161 to 2,525; 2,526 to 2,890; 2,891 to 3,256; 3,257 to 3,621; and greater than 3,621 d of age. Random genetic effects fitted in the models were direct and maternal. Preceding analyses indicated that maternal permanent environmental effects were unimportant for birth weight and postweaning gain, so such effects were not included in the final model. For weaning weight adjusted to 205 d, the single-trait animal model included the same fixed and random effects as for the animal models for birth weight and postweaning gain, plus permanent environmental effects of dams. In matrix notation, the mixed model can be written as follows:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{m} + \mathbf{W}_1\mathbf{p} + \mathbf{e},$$

where \mathbf{y} is the vector of weaning weight records adjusted to 205 days, $\boldsymbol{\beta}$ is a vector of fixed effects (age of dam and contemporary group), \mathbf{a} is an unknown vector of random direct additive genetic effects, \mathbf{m} is an unknown vector of random maternal additive genetic effects, \mathbf{p} is an unknown vector of random maternal permanent environmental effects, \mathbf{e} is an unknown vector of random temporary environmental effects, and \mathbf{X} , \mathbf{Z}_1 , \mathbf{Z}_2 , and \mathbf{W}_1 are known incidence matrices relating records to $\boldsymbol{\beta}$, \mathbf{a} , \mathbf{m} , and \mathbf{p} , respectively. The (co)variance matrix for random effects in the model was:

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{N_d}\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix},$$

desconocido de efectos aleatorios del ambiente temporal y \mathbf{X} , \mathbf{Z}_1 , \mathbf{Z}_2 y \mathbf{W}_1 son matrices conocidas de incidencia que relacionan los registros con $\boldsymbol{\beta}$, \mathbf{a} , \mathbf{m} y \mathbf{p} , respectivamente. La matriz de (co)varianzas para los efectos aleatorios del modelo animal para peso al destete ajustado a 205 días fue:

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{N_d}\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix},$$

donde A es la matriz de Wright de parentescos aditivos entre todos los animales en el pedigrí, σ_a^2 es la varianza genética aditiva directa, σ_m^2 es la varianza genética aditiva materna, σ_{am} es la covarianza entre efectos genéticos directos y maternos, σ_p^2 es la varianza del ambiente materno permanente, σ_e^2 es la varianza del ambiente temporal, I_{N_d} es una matriz identidad de tamaño igual al número de madres e I_N es una matriz identidad de tamaño igual al número total de observaciones. Para peso al nacimiento y ganancia posdestete, el modelo mixto final no incluyó $\mathbf{W}_1\mathbf{p}$, mientras que la estructura de (co)varianzas no incluyó $\mathbf{V}[\mathbf{p}]$. De la información total del pedigrí, sólo se usaron los ancestros de las tres primeras generaciones. Los componentes de (co)varianza fueron estimados mediante Máxima Verosimilitud Restringida usando el programa REMLF90, el cual usa un algoritmo acelerado de esperanza-maximización⁽⁷⁾. El criterio de convergencia fue $1e^{-10}$.

Estimadores de parámetros genéticos. Los estimadores de heredabilidad directa, heredabilidad materna, correlación genética entre efectos directos y maternos, y varianza del ambiente materno permanente como proporción de la varianza fenotípica total (σ_t^2) fueron derivados a partir de los estimadores de los componentes de (co)varianza. La heredabilidad total es una medida de la fracción del diferencial de selección, que se lograría si la selección estuviese basada en el valor fenotípico de la descendencia. Los estimadores de heredabilidad total (h_t^2) fueron calculados con la ecuación

where A is the matrix of Wright's additive numerator relationships among all animals in the pedigree, σ_a^2 is the direct additive genetic variance, σ_m^2 is the maternal additive genetic variance, σ_{am} is the direct-maternal genetic covariance, σ_p^2 is the maternal permanent environmental variance, σ_e^2 is the temporary environmental variance, and I_{N_d} and I_N are identity matrices with orders the number of dams and the number of observations, respectively. For birth weight and postweaning gain, the final mixed model did not include $\mathbf{W}_1\mathbf{p}$, and the (co)variance structure did not include $\mathbf{V}[\mathbf{p}]$. Ancestors were traced back three generations. Variance and covariance components were estimated by Restricted Maximum Likelihood using the REMLF90 program, which uses an accelerated expectation-maximization algorithm⁽⁷⁾. Convergence criterion was set to $1e^{-10}$.

Estimates of genetic parameters. Estimates of direct heritability, maternal heritability, total heritability, genetic correlation between direct and maternal genetic effects, and maternal permanent environmental variance as a proportion of total phenotypic variance (σ_t^2) were derived from estimates of variance and covariance components. Total heritability is a measure of the fraction of the selection differential that would be realized if selection was based on the phenotypic value of the offspring. Estimates of total heritability (h_t^2) were calculated with the equation proposed by Willham⁽⁸⁾: $h_t^2 = (\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am})/\sigma_t^2$.

RESULTS AND DISCUSSION

Table 1 summarizes estimates of the different causal (co)variance components together with estimates of heritability, genetic correlation, and variance due to maternal permanent environmental effects as a proportion of total phenotypic variance for the characteristics studied.

Birth weight. Direct heritability for birth weight was estimated to be low (0.22) in our study. Meyer⁽⁴⁾ obtained a similarly low estimate (0.21) for Charolais cattle in Australia. Working with the same beef breed in France, other researchers^(9,10)

propuesta por Willham⁽⁸⁾: $h_t^2 = (\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am})/\sigma_t^2$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 1 se presentan los estimadores de los diferentes componentes causales de (co)varianza junto con los estimadores de heredabilidad, correlación genética y varianza debida a efectos del ambiente materno permanente como proporción de la varianza fenotípica para todas las características estudiadas.

Peso al nacimiento. La heredabilidad directa estimada para peso al nacimiento fue baja en nuestro estudio (0.22). Meyer⁽⁴⁾ obtuvo un estimador similarmente bajo (0.21) para ganado Charolais en Australia. Trabajando en Francia con esta misma raza para producción de carne, otros investigadores^(9,10) encontraron estimadores de heredabilidad directa para peso al nacimiento un poco más grandes (0.35 y 0.33). En contraste con los presentes resultados, mayores estimadores de heredabilidad directa han sido reportados⁽¹¹⁻¹⁵⁾ con análisis de información de ganado Charolais criado en Canadá, Alemania, Brasil, Estados Unidos de América y Suecia, respectivamente. La heredabilidad para efectos maternos (0.16) estimada en el presente estudio es igual a la estimada por Grotheer *et al.*⁽¹²⁾, y comparable a y dentro del rango de estimadores (0.11 a 0.18) reportados en otros trabajos^(10,11,13,14,15). El estimador de la correlación genética entre efectos directos y maternos para peso al nacimiento fue -0.65, el cual es menor que los estimadores mencionados^(10,12,14,15) para la raza Charolais en otros países, pero comparable al estimador (-0.57) obtenido por Fernandes *et al.*⁽¹³⁾. Se ha argumentado que una covarianza negativa entre efectos genéticos directos y maternos para peso al nacimiento sugiere un antagonismo genético entre el potencial de crecimiento prenatal de la vaquilla y la calidad subsiguiente de su ambiente intrauterino⁽¹¹⁾. La heredabilidad total estimada para peso al nacimiento fue baja, siendo menor a 0.15, y en desacuerdo con los estimadores de heredabilidad total de 0.35, 0.39 y 0.42 obtenidos por otros investigadores^(11,13,15) para la misma característica.

reported slightly greater estimates of direct heritability (0.35 and 0.33) for birth weight. In greater contrast to the present result, larger estimates of direct heritability have been reported by others⁽¹¹⁻¹⁵⁾ who analyzed information of Charolais cattle reared in Canada, Germany, Brazil, United States of America, and Sweden, respectively. The estimated heritability for maternal effects (0.16) obtained in the present study is equal to the estimate found by Grotheer *et al.*⁽¹²⁾, and comparable to and within the range of estimates (0.11 to 0.18) reported in other studies^(10,11,13,14,15).

Cuadro 1. Estimadores de parámetros genéticos para peso al nacimiento, peso al destete ajustado a 205 días y ganancia posdestete (kg)

Table 1. Estimates of genetic parameters for birth weight (BW), weaning weight adjusted to 205 days (AWW) and postweaning gain (PWG) (kg)

Estimate	Growth trait		
	BW	AWW	PWG
σ_a^2	3.420	252.1	450.6
σ_m^2	2.448	130.1	144.7
$\sigma_{a,m}$	-1.879	-130.7	-214.4
σ_p^2	-	28.93	-
σ_t^2	15.479	765.43	1001.7
h_a^2	0.22	0.33	0.45
h_m^2	0.16	0.17	0.14
h_t^2	0.12	0.16	0.20
$r_{a,m}$	-0.65	-0.72	-0.84
c^2	-	0.04	-

σ_a^2 = direct genetic variance; σ_m^2 = maternal genetic variance; $\sigma_{a,m}$ = direct-maternal genetic covariance; σ_p^2 = maternal permanent environmental variance; σ_t^2 = total phenotypic variance; h_a^2 = direct heritability; h_m^2 = maternal heritability; $r_{a,m}$ = direct-maternal genetic correlation; c^2 = maternal permanent environmental variance as a proportion of phenotypic variance.

Peso al destete ajustado a 205 días. El estimador de heredabilidad directa para peso al destete ajustado a 205 días (0.33) fue un poco mayor que el estimador correspondiente para peso al nacimiento. El estudio de Laloë *et al*⁽⁹⁾, en contraste, indicó que los efectos genéticos directos para peso al nacimiento y para peso al destete fueron igualmente heredables. La contribución de los efectos genéticos directos vs los efectos genéticos maternos para determinar el peso al destete es variable en la literatura. En contraste a la presente investigación, se ha estimado⁽¹⁶⁾ que la herencia de efectos genéticos directos y la herencia de efectos genéticos maternos son iguales en magnitud para peso ajustado a 200 días en ganado Charolais. Los estimadores de heredabilidad directa reportados en el presente estudio para peso al destete son muy similares a los reportados anteriormente para ganado Charolais francés⁽⁹⁾, estadounidense⁽¹⁷⁾ e irlandés⁽¹⁸⁾. En contraste, otros investigadores^(4,10,16) han obtenido estimadores mucho menores (0.12, 0.13 y 0.18).

La heredabilidad materna estimada para peso al destete ajustado a 205 días fue 0.17. Estimadores similares han sido reportados para ganado Charolais estadounidense (0.18, 0.15)^(16,17), francés (0.16)⁽¹⁹⁾ y neozelandés (0.18)⁽¹⁴⁾. En desacuerdo, Meyer⁽⁴⁾ reportó un estimador de heredabilidad materna para peso al destete cercano a cero (0.04). El estimador de la correlación genética entre efectos directos y maternos para peso al destete ajustado a 205 días fue -0.72, el cual es comparable al estimador (-0.68) obtenido por Donoghue y Bertrand⁽¹⁴⁾ para Charolais australiano, pero mucho menor a otros estimadores publicados en la literatura^(10,12,16,17,19) con valores de -0.41, -0.54, -0.32, -0.47 y -0.40.

Al igual que el estimador de heredabilidad total para peso al nacimiento, el estimador de heredabilidad total para peso al destete ajustado a 205 días fue bajo (0.16), el cual es comparable al estimador de 0.18 obtenido por otros investigadores⁽¹⁶⁾. Duangjinda *et al*⁽¹⁷⁾ y Fouilloux *et al*⁽¹⁹⁾ también obtuvieron estimadores bajos de heredabilidad total, aunque sus estimadores (0.26 y 0.21) fueron un poco mayores que el estimador obtenido en nuestro estudio. La varianza estimada del ambiente materno

The estimate of the genetic correlation between direct and maternal genetic effects for birth weight was -0.65, which is smaller than estimates reported^(10,12,14,15) for the Charolais breed in other countries, but comparable to the one (-0.57) in Fernandes *et al*⁽¹³⁾. It has been argued that a negative covariance between direct and maternal effects for birth weight suggests a genetic antagonism between a heifer's prenatal growth potential and subsequent quality of her intrauterine environment⁽¹¹⁾. Total heritability for birth weight was estimated to be low, being less than 0.15, and in disagreement with estimates of total heritability of 0.35, 0.39 and 0.42 obtained by other researchers^(11,13,15) for the same trait.

Weaning weight adjusted to 205 days. The estimate of direct heritability for adjusted weaning weight (0.33) was slightly greater than the corresponding estimate for birth weight. The research of Laloë *et al*⁽⁹⁾, in contrast, indicated that direct effects for birth weight and weaning weight were equally heritable. The contribution of direct vs maternal genetic effects to determine weight at weaning is variable in the literature. In contrast to the present investigation, it has been found⁽¹⁶⁾ that the inheritance of direct genetic effects and the inheritance of maternal genetic effects are equal in magnitude for 200-d weight in Charolais cattle. Estimates of direct heritability reported in the present study for weaning weight are very similar to corresponding estimates reported previously for French⁽⁹⁾, American⁽¹⁷⁾ and Irish⁽¹⁸⁾ Charolais cattle. In contrast, other researchers^(4,10,16) have obtained much smaller estimates (0.12, 0.13 and 0.18).

The estimated maternal heritability for adjusted weaning weight was 0.17. Similar estimates have been reported for American (0.18, 0.15)^(16,17), French (0.16)⁽¹⁹⁾ and New Zealand (0.18)⁽¹⁴⁾ Charolais cattle. In disagreement, Meyer⁽⁴⁾ reported a near-zero estimate (0.04) of maternal heritability for weaning weight. The estimate of the direct-maternal genetic correlation for adjusted weaning weight was -0.72, which is comparable to the estimate (-0.68) obtained by Donoghue and Bertrand⁽¹⁴⁾ for Australian Charolais, but much

permanente para peso al destete ajustado a 205 días explicó 4 % del estimador de la varianza fenotípica y fue mucho menor que el estimador de heredabilidad materna. Para ganado Charolais estadounidense, canadiense y neozelandés, Donoghue y Bertrand⁽¹⁴⁾, en contraste, encontraron que el estimador de la varianza del ambiente materno permanente como proporción del estimador de la varianza fenotípica fue tan grande como el estimador de heredabilidad materna (0.14 vs 0.14, 0.14 vs 0.15, y 0.17 vs 0.18, respectivamente). Boldman *et al*⁽¹⁶⁾ encontraron que el estimador de la varianza del ambiente materno permanente como proporción del estimador de la varianza fenotípica (0.19) fue básicamente de la misma magnitud que los estimadores de heredabilidad directa y materna para peso al destete ajustado a 200 días. También en oposición, se ha encontrado⁽⁴⁾ que el estimador de la varianza del ambiente materno permanente como proporción del estimador de la varianza fenotípica fue mayor que el estimador de la heredabilidad materna (0.23 vs 0.04).

Ganancia posdestete. El estimador de la heredabilidad directa para ganancia posdestete fue moderado, de 0.45, el cual es dos veces mayor que el valor de 0.22 reportado por Meyer⁽⁴⁾. Recientemente, un valor mucho menor (0.14) de heredabilidad directa fue obtenido con ganado Charolais australiano⁽¹⁴⁾. Otros investigadores⁽²⁰⁾, usando información de ganado Hereford del Centro de Investigación en Carne Animal (MARC) Roman L. Hruska de los Estados Unidos de América, mencionaron que los efectos directos para ganancia posdestete fueron altamente heredables (0.67). Un estimador bajo de heredabilidad materna (0.14) para ganancia posdestete fue obtenido en nuestro estudio, mientras que los efectos genéticos directos y maternos para la misma característica estuvieron altamente correlacionados (-0.84).

Estimadores de heredabilidad materna y de correlación genética entre efectos directos y maternos para ganancia posdestete de hatos Charolais son escasos en la literatura científica. Ajustando diferentes modelos animal, Meyer⁽⁴⁾ encontró que los efectos maternos (genético y ambiental permanente) para ganancia posdestete no

smaller than other estimates published in the literature^(10,12,16,17,19) with values of -0.41, -0.54, -0.32, -0.47 and -0.40.

As with estimate of total heritability for birth weight, estimate of total heritability for weaning weight adjusted to 205 d was low (0.16), which is comparable to the estimate of 0.18 obtained by others⁽¹⁶⁾. Duangjinda *et al*⁽¹⁷⁾ and Fouilloux *et al*⁽¹⁹⁾ also obtained low estimates of total heritability, although their estimates (0.26 and 0.21) were slightly greater than the estimate from our analysis. The estimated maternal permanent environmental variance for adjusted weaning weight accounted for 4 % of the estimate of phenotypic variance and was much smaller than the estimate of maternal heritability. For American, Canadian and New Zealand Charolais cattle, Donoghue and Bertrand⁽¹⁴⁾, in contrast, reported that the estimate of maternal permanent environmental variance as a proportion of the estimate of phenotypic variance was as large as the estimate of maternal heritability (0.14 vs 0.14, 0.14 vs 0.15, and 0.17 vs 0.18, respectively). Boldman *et al*⁽¹⁶⁾ found that the estimate of maternal permanent environmental variance as a proportion of the estimate of phenotypic variance (0.19) was basically of the same magnitude than estimates of direct and maternal heritability for 200-d weight. Also in opposition, Meyer⁽⁴⁾ reported that the estimate of the ratio between the maternal permanent environmental variance over the phenotypic variance was much greater than the estimate of maternal heritability (0.23 vs 0.04).

Postweaning gain. The estimate of direct heritability for postweaning gain was moderate, being 0.45, which is two fold greater than the value of 0.22 reported by Meyer⁽⁴⁾. Recently, a quite smaller value (0.14) of direct heritability was obtained for Australian Charolais cattle⁽¹⁴⁾. Other researchers⁽²⁰⁾, using Hereford information from the Roman L. Hruska U.S. Meat Animal Research Center, reported that direct effects for postweaning gain were highly heritable (0.67). A low estimate of maternal heritability (0.14) was obtained in our study for postweaning gain, while direct and maternal genetic effects for the same trait were estimated to be strongly correlated (-0.84).

fueron importantes, especulando ausencia de efectos residuales sobre esta característica en Charolais. Para ganado Simmental, se han reportado⁽²¹⁾ bajos estimadores de heredabilidad materna (0.26) y de correlación genética entre efectos directos y maternos (-0.28), los cuales son mayores que los estimadores correspondientes del presente estudio. Un estimador de heredabilidad total de 0.20 fue obtenido para ganancia posdestete. El estimador de heredabilidad total obtenido en el presente trabajo fue bajo debido al fuerte antagonismo genético entre los efectos directos y maternos para ganancia posdestete. Al respecto, en un estudio⁽²⁰⁾ donde se utilizó muestreo Gibbs y un modelo animal, se estimó una heredabilidad materna muy similar a la del presente estudio, pero una correlación genética menos negativa entre efectos directos y maternos.

Para cada característica de crecimiento, las diferencias entre los estimadores de los parámetros genéticos del presente estudio y aquéllos publicados en la literatura científica pueden ser debidas a diferencias en errores de medición, número de observaciones, métodos de estimación, intensidad aplicada de selección, raza (solamente para ganancia posdestete), efectos incluidos en el modelo estadístico, manejo y ambiente.

Los estimadores de las correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos obtenidos en el presente estudio deben ser considerados con precaución porque pudo ser inducido sesgo potencial debido a una covarianza ambiental negativa entre las madres y su descendencia⁽²²⁾. Desde un punto de vista biológico, la explicación es que las hijas de vacas con habilidad materna superior pueden proporcionar un ambiente materno inferior (efecto negativo), lo cual es comúnmente conocido como “síndrome de la ubre grasosa”. Analizando la misma base de datos, Hohenboken y Brinks⁽²²⁾ obtuvieron un estimador de la correlación genética entre efectos directos y maternos de -0.28 cuando excluyeron la covarianza (parentesco) madre-descendencia, y de -0.79 cuando la incluyeron. Los efectos del síndrome de la ubre grasosa, además, han sido evaluados por varios investigadores^(23,24,25) ajustando efectos abuela en modelos para analizar peso al nacimiento y peso al destete. Comparando

Estimates of maternal heritability and direct-maternal genetic correlation for postweaning gain for Charolais herds are scarce in the scientific literature. Fitting different animal models, Meyer⁽⁴⁾ found that maternal effects (genetic and permanent environmental) for postweaning gain were unimportant, speculating absence of carry-over effects on that growth characteristic in Charolais. For Simmental cattle, a small estimate of maternal heritability (0.26) and a weak estimate of direct-maternal genetic correlation (-0.28) have been reported⁽²¹⁾, which are greater than corresponding estimates from the present study. An estimate of total heritability of 0.20 was obtained for postweaning gain. Current estimate was low due to the strong genetic antagonism between direct and maternal effects for postweaning gain. Relative to this, in a study⁽²⁰⁾ using Gibbs sampling and an animal model, a quite similar maternal heritability was estimated, but a less negative direct-maternal genetic correlation, compared to corresponding estimates from the present study.

For each growth trait, differences between estimates of genetic parameters from the present study and those found in the scientific literature could be due to differences in measurement errors, number of observations, methods of estimation, intensity of selection applied, breed (only for postweaning gain), effects included in the statistical model, management, and environment.

Estimates of direct-maternal genetic correlations obtained in our study should be considered with caution because potential bias could be induced by a negative environmental dam-offspring covariance⁽²²⁾. From a biological point of view, the explanation is that daughters of dams with superior maternal abilities may provide an inferior maternal environment (negative effect), which is commonly known as the “fatty udder syndrome”. Analyzing the same database, Hohenboken and Brinks⁽²²⁾ obtained an estimate of genetic correlation between direct and maternal effects of -0.28 when excluding dam-offspring covariance (relationship), and of -0.79 when including it. The effects of the fatty udder syndrome have also been assessed by several authors^(23,24,25) fitting grandmaternal effects in models to analyze birth and weaning weights. Comparing a series of

una serie de diferentes modelos, se ha encontrado que el uso de modelos que incluyen efectos abuela o efectos abuela más efectos de interacción semental x hato-año, resulta en mayores estimadores de la correlación genética entre efectos directos y maternos para peso al destete de ganado Angus⁽²⁵⁾.

Por otro lado, se ha mencionado⁽²⁶⁾ que “el ignorar efectos de semental x hato resulta en un estimador altamente negativo de la correlación genética entre efectos directos y maternos”, lo cual puede ser una explicación adicional a los estimadores altamente negativos de la correlación genética entre los efectos directos y maternos encontrados en el presente estudio. Robison⁽²⁷⁾, trabajando con datos simulados, concluyó que “los estimadores de la correlación genética entre efectos directos y maternos pueden ser negativos debido no sólo a antagonismo genético, sino también debido a variación adicional entre sementales o entre sementales x año, o debido a una covarianza negativa entre madres y su descendencia.”

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

El efecto del genotipo del becerro fue más importante que el efecto del genotipo de la madre para determinar características de crecimiento de ganado Charolais mexicano en condiciones de campo como lo indican los estimadores de heredabilidad directa y materna. La obtención de estimadores bajos de heredabilidad total se debió a los estimadores relativamente altos y negativos de las correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos para características de crecimiento. Los estimadores de los efectos del ambiente materno permanente para características de crecimiento fueron de nulos (peso al nacimiento y ganancia posdestete) a pequeños (peso al destete ajustado a 205 días). El mejoramiento genético por medio de selección para una sola característica, puede ser efectivo en ganado Charolais mexicano como lo sugieren los estimadores de la varianza fenotípica y de heredabilidad; sin embargo, la respuesta esperada a la selección podría ser menor debido a la correlación genética altamente negativa entre efectos directos y maternos. Es necesario realizar estudios adicionales para evaluar los efectos

different models, it has been found that with models including grandmaternal or grandmaternal plus sire x herd-year interaction effects resulted in larger estimates of direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Angus cattle⁽²⁵⁾.

It has been reported⁽²⁶⁾ that “ignoring sire x herd effect resulted in a strong negative correlation between additive direct and maternal effects”, which could be an additional explanation for the highly negative estimate of direct-maternal genetic correlations found in the present study. Robison⁽²⁷⁾, working with simulated data, concluded that “estimates of direct-maternal correlations may be negative not only because of genetic antagonism, but also because of additional sire or sire x year variation or negative dam-offspring covariances.”

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

The effect of the genotype of the calf was more important than the effect of the genotype of the dam to determine growth characteristics of Mexican Charolais cattle under field conditions as indicated by estimates of direct and maternal heritability. Low estimates of total heritability were due to the relatively strong, negative direct-maternal genetic correlations for growth traits. Estimates of effects of maternal permanent environment for growth characteristics were from negligible (birth weight and postweaning gain) to little (weaning weight adjusted to 205 d). Genetic improvement through single-trait selection for growth characteristics could be effective in Mexican Charolais cattle as suggested by estimates of phenotypic variance and of heritability; however, expected response to selection would be lessened due to highly negative direct-maternal genetic correlations. Further research to evaluate the potential effects of dam's phenotype on her daughter's maternal ability on estimates of genetic parameters for growth traits of Mexican Charolais taking into account grandmaternal effects and regression on dam's phenotype is required. In addition, the effects of sire x herd interaction on estimates of genetic parameters should be studied using the available data.

End of english version

potenciales de la relación entre el fenotipo de la madre y la habilidad materna de las hijas sobre estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano, lo que se puede lograr incluyendo en los modelos efectos abuela y la regresión sobre el fenotipo de las madres. Además, deben ser estudiados los efectos de la interacción semental x hato sobre estimadores de parámetros genéticos usando la información disponible.

LITERATURA CITADA

- Berruecos JM, Robison OW. Preweaning growth in Brahman [abstract]. *J Anim Sci* 1968;27(2):1124.
- Rosales-Alday J, Elzo MA, Montaña-Bermúdez M, Vega-Murillo VE. Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento predetete en la población mexicana de Simmental. *Téc Pecu Méx* 2004;42:171-180.
- Rosales-Alday J, Elzo MA, Montaña-Bermúdez M, Vega-Murillo VE, Reyes-Valdez A. Parámetros genéticos para pesos al nacimiento y destete en ganado Simmental-Brahman en el subtrópico mexicano. *Téc Pecu Méx* 2004;42:333-346.
- Meyer K. Estimates of covariance components for growth traits of Australian Charolais cattle. *Aust J Agric Res* 1993;44:1501-1508.
- BIF. Beef Improvement Federation. Guidelines for uniform beef improvement programs. 8th ed. The University of Georgia, Athens. 2002.
- Nelson AL. Age-of-dam adjustment factors and age-of-dam by region interactions in U.S. beef cattle populations [doctoral thesis]. Athens, Georgia, USA: The University of Georgia; 1996.
- Misztal I. REMLF90. 1999. Manual. Available at: <http://nce.ads.uga.edu/pub/blupf90/docs/REMLF90.MAN>.
- 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.
- Laloë D, Renand G, Ménissier F, Astruc JM, Gaillard J, Sapa J. Genetic parameters among preweaning calf performance for beef breeds in French field record programs. In: Proc. 3rd World Congr on sheep and beef cattle breeding. Paris, France, 1988;1:355-358.
- Phocas F, Laloë D. Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds. *Livest Prod Sci* 2004;89:121-128.
- Trus D, Wilton JW. Genetic parameters for maternal traits in beef cattle. *Can J Anim Sci* 1988;68:119-128.
- Grotheer VV, Röhe R, Kalm E. Entwicklung einer zuchtwertschätzung für fleischrinder in Deutschland. 2. Mitteilung: Schätzung genetischer parameter. *Züchtungskunde* 1997;69:349-365.
- Fernandes HD, Ferreira GBB, Rorato PRN. Tendências e parâmetros genéticos para características pré-desmama em bovinos da raça Charolês criados no Rio Grande do Sul. *Rev Bras Zootec* 2002;31(Suppl 1):321-330.
- Donoghue KA, Bertrand JK. Investigation of genotype by country interactions for growth traits for Charolais populations in Australia, Canada, New Zealand and USA. *Livest Prod Sci* 2004;85:129-137.
- Eriksson S, Näsholm A, Johansson K, Philipsson J. Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first and later parities. *J Anim Sci* 2004;82:375-383.
- Boldman KG, Van Vleck LD, Gregory KE, Cundiff LV. Estimates of direct and maternal parameters for 200 d weight in purebred and composite lines of beef cattle [abstract]. *J Anim Sci* 1991;69(Suppl 1):203.
- Duangjinda M, Bertrand JK, Misztal I, Druet T. Estimation of additive and nonadditive genetic variances in Hereford, Gelbvieh, and Charolais by Method R. *J Anim Sci* 2001;79:2997-3001.
- Quintanilla R, Laloë D, Renand G. Heterogeneity of variances across regions for weaning weight in Charolais breed. In: Proc. 7th World Congr Genet Appl Livest Prod. Montpellier, France [CD-ROM]. 2002. Session 18. Genotype by environment interaction. Communication No. 18-10.
- Fouilloux MN, Renand G, Laloë D. Genetic evaluation using commercial carcass data in French beef cattle. In: Proc. 7th World Congr Genet Appl Livest Prod. Montpellier, France [CD-ROM]. 2002. Session 02. Breeding ruminants for meat production. Communication No. 02-20.
- Van Tassell CP, Van Vleck LD, Koch RM. Parameter estimates obtained using Gibbs sampling for growth traits and muscle score in Hereford cattle selected for weaning weight, yearling weight, or an index of yearling weight and muscle score [abstract]. *J Anim Sci* 1996;74(Suppl 1):106.
- Garrick DJ, Pollak EJ, Quaas RL, Van Vleck LD. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *J Anim Sci* 1989;67:2515-2528.
- 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.
- 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;76:2521-2527.
- Diop M, Dodenhoff J, Van Vleck LD. Estimates of direct, maternal and grandmaternal genetic effects for growth traits in Gobra cattle. *Genet Mol Biol* 1999;22:363-367.
- Dodenhoff J, Van Vleck LD, Wilson DE. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. *J Anim Sci* 1999;77:3176-3184.
- Berweger Baschnagel M, Moll J, Künzi N. Comparison of models to estimate maternal effects for weaning weight of Swiss Angus cattle fitting a sire x herd interaction as an additional random effect. *Livest Prod Sci* 1999;60:203-208.
- Robinson DL. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livest Prod Sci* 1996;45:111-122.