

# Parámetros y tendencias genéticas del peso al destete y a los 18 meses de edad en ganado Cebú bermejo de Cuba

## Parameters and genetic trends for weight at weaning and 18 months of age in red Zebu cattle in Cuba

Ariel Guillén Trujillo<sup>a</sup>, Danilo Guerra Iglesias<sup>b†</sup>, Narciso Ávila Serrano<sup>c</sup>, Alejandro Palacios Espinosa<sup>a</sup>, Ricardo Ortega Pérez<sup>a</sup>, José Luis Espinoza Villavicencio<sup>a</sup>

### RESUMEN

El objetivo fue estimar la heredabilidad directa y materna del peso al destete a los 7 meses (PD), y peso final a los 18 meses (PF) y sus valores y tendencias genéticas en bovinos Cebú bermejo de Cuba. Se utilizó un modelo animal bicarácter en 5,120 registros de PD y 1,134 de PF. Los animales nacieron entre 1982 y 2008 en tres hatos. El modelo para el PD incluyó los efectos del grupo de contemporáneas (hato-año-estación de nacimiento-sexo, edad al destete como covariable lineal y edad de la madre como lineal y cuadrática), efecto aleatorio del animal, aleatorio materno, del ambiente permanente y el error. El modelo para PF incluyó el grupo de contemporáneas (hato-año-estación de nacimiento), edad al peso final como covariable lineal, efecto aleatorio del animal, efecto del ambiente permanente y el error. Las tendencias genéticas se estimaron mediante regresión lineal del valor genético aditivo promedio sobre los años de nacimiento, de 1982 a 2007. La heredabilidad del PD fue  $0.11 \pm 0.04$  y  $0.03 \pm 0.02$  (efectos directos y maternos, respectivamente) con una correlación genética de  $-0.15 \pm 0.24$  entre dichos efectos. La heredabilidad del PF fue  $0.28 \pm 0.10$ . Las tendencias genéticas resultaron positivas y significativas para el efecto directo de PD (0.102 kg) y PF (0.244 kg). Se concluye que la heredabilidad de los efectos directos y maternos del PD fueron bajas, y el PF tiene un índice de herencia moderado que puede favorecer la respuesta a la selección en los programas de mejoramiento genético.

**PALABRAS CLAVE:** Heredabilidad, Bovinos en trópico, Valor genético, Peso final.

### ABSTRACT

The objective was to estimate direct and maternal heritability of weaning weight at 7 mo of age (WW), and the final weight at 18 mo (FW) and breeding values and genetic trends for WW and FW in Zebu bermejo cattle of Cuba. A bi-character animal model was used in 5,120 records of WW and 1,134 of FW. The animals were born between 1982 and 2008 in three herds. The statistical model for WW included the effects of the group of contemporaries (herd-year-birth season-sex, age at weaning as linear co-variable and age of the mother as linear and quadratic covariable), random effect of the animal, random maternal effect, permanent environmental effect and the error. The model for FW included the group of contemporaries (herd-year-birth season) age at final weight as linear co-variable, random effect of the animal, permanent environmental effect and the error. Genetic tendencies were estimated by linear regression of the average additive genetic value on the birth years from 1982 to 2007. The heritability estimated for the WW were  $0.11 \pm 0.04$  and  $0.03 \pm 0.02$  (direct and maternal effects, respectively), with a genetic correlation of  $-0.15 \pm 0.24$  between these effects. The heritability for the FW was  $0.28 \pm 0.10$ . Genetic tendencies were positive and significant for direct effects of PD (0.102 kg) and PF (0.244 kg). It is concluded that the heritability of the direct and maternal effects of the WW were low and that the FW has a moderate heritability that can favor the response to selection in breeding programs.

**KEY WORDS:** Heritability, Cattle in the tropics, Breeding value, Final weight.

Recibido el 20 de enero de 2011. Aceptado el 30 de junio de 2011.

<sup>a</sup> Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur, km. 5.5, CP 23080. La Paz, B.C.S., México. jlvilla@uabcs.mx. Correspondencia al último autor.

<sup>b</sup> Departamento de Genética, Centro de Investigaciones para el Mejoramiento Animal de la Ganadería Tropical, La Habana, Cuba.

<sup>c</sup> Universidad del Mar, Oaxaca, México.

<sup>†</sup> Fallecido en Junio de 2011.

## INTRODUCCIÓN

El ganado cebú en Cuba, predominantemente Brahman, representa la mayor proporción de bovinos productores de carne, debido a sus características de adaptabilidad y producción bajo condiciones tropicales extensivas. El país cuenta con 12,000 vacas, aproximadamente, las cuales son registradas en diferentes establecimientos<sup>(1)</sup>.

Desde hace casi 40 años se estableció en Cuba el programa de mejora genética para el ganado Cebú. Durante la década de los 80s se empezaron a realizar las pruebas de comportamiento y de progenie en pastoreo, como parte fundamental del programa, aunque la selección se efectuaba por medio de un índice fenotípico. A partir del año 2000 las evaluaciones se realizan utilizando un modelo animal.

El ganado Cebú de Cuba ha desarrollado de manera independiente tres variantes en el color del pelo, (blanco, bermejo o rojo y sardo). Los trabajos encaminados a la estimación de parámetros genéticos y tendencias genéticas se han realizado en el Cebú blanco<sup>(2)</sup>; sin embargo, no aparecen reportes en la literatura relacionados con el mejoramiento genético del Cebú bermejo cubano.

El peso al destete a los 7 meses (PD) y el peso final (PF) son dos características importantes en el mejoramiento genético del ganado bovino de carne en Cuba. El PD es un rasgo influido por los efectos maternos; por tanto, para lograr un progreso genético se debe tener en cuenta los componentes genéticos directos y maternos, especialmente si hay una relación genética antagónica entre ellos<sup>(3)</sup>. Cuando los efectos maternos son significativos y no se consideran en los modelos para estimar parámetros genéticos, la estimación puede estar sesgada y reducir la eficiencia de la selección<sup>(4)</sup> debido a una sobreestimación de la heredabilidad directa<sup>(5)</sup>. Para los rasgos de crecimiento, la mayoría de las estimaciones de heredabilidad directa, con los efectos directo y materno incluidos en el modelo, han variado entre 0.20 y 0.30<sup>(6,7)</sup>. Cuando los efectos maternos son ignorados, la heredabilidad directa para la ganancia de peso antes del destete<sup>(8)</sup> y el PD<sup>(9)</sup> pueden alcanzar valores de 0.73 y 0.45, respectivamente. Para tales rasgos, Dickerson<sup>(10)</sup>

## INTRODUCTION

Zebu cattle in Cuba are predominantly Brahman. This breed's adaptability and production performance under extensive conditions in the tropics has made it the main beef breed in the country. There are approximately 12,000 head of Zebu registered in Cuba among different producers<sup>(1)</sup>.

The Zebu cattle genetic improvement program in Cuba began almost forty years ago. Beginning in the 1980s, analyses were done of grazing performance and progeny as a fundamental part of the program, although selection was done with a phenotypic index. Starting in 2000, an animal model was used for evaluations.

Zebu cattle in Cuba have independently developed three hair color variants: white, red and spotted. Study has begun estimating the genetic parameters and trends for white Zebu<sup>(2)</sup>, but there are no reports on genetic improvement in Cuban red Zebu.

Weaning weight (7 mo) (WW) and final weight (18 mo) (FW) are important traits for genetic improvement of beef cattle in Cuba. Weaning weight is influenced by maternal effects, meaning attaining genetic progress requires the consideration of direct genetic and maternal effects, particularly if an antagonistic relationship exists between them<sup>(3)</sup>. When significant maternal effects are not included in models estimating genetic parameters, the resulting estimation can be biased and selection efficiency reduced due to an overestimation of direct heritability<sup>(4,5)</sup>. Most direct heritability estimations are of growth traits with direct and maternal effects in the model; resulting values range from 0.20 to 0.30<sup>(6,7)</sup>. When maternal effects are not included, direct heritability for preweaning weight gain can be as high as 0.73<sup>(8)</sup> and for WW it can be as high as 0.45<sup>(9)</sup>. In contrast, Dickerson<sup>(10)</sup> developed a general quantitative genetic model in which a trait is the sum of a direct effect (due to the individual in the which the phenotype is measured) and a maternal effect (due to its mother). This model is widely used in the genetic improvement of animals<sup>(11)</sup>.

Zebu cattle in Cuba are weaned at 7 mo at which time approximately 25 % of male calves are selected for performance evaluations to 18 mo of age. Tests

presentó un modelo genético cuantitativo general en el que una característica es la suma de un efecto directo debido al individuo en que se mide el fenotipo, y un efecto materno debido a su madre. Este modelo se usa comúnmente en el mejoramiento genético de animales<sup>(11)</sup>.

En Cuba el destete del ganado Cebú se hace a los 7 meses de edad y se selecciona el 25 % de los terneros machos, aproximadamente para las pruebas de comportamiento hasta los 18 meses de edad. Las pruebas se realizan en sistemas de producción extensivos basados en pastos y sales minerales. Esta selección puede disminuir la variabilidad en el peso a los 18 meses cuando los análisis que se hacen incluyen un solo rasgo y, por tanto, se supone una correlación genética de cero entre el peso a los 7 y 18 meses de edad<sup>(3)</sup>. Sin embargo, también se plantea<sup>(12)</sup> que cuando los datos provienen de poblaciones donde ha habido selección de caracteres correlacionados genéticamente, los análisis univariados pueden estar sesgados, mientras que con análisis multivariados se puede reducir el sesgo. Por los motivos anteriores, el objetivo de este trabajo fue estimar los parámetros genéticos del peso al destete y del peso final en la prueba de comportamiento utilizando un modelo animal bicaracter y monitorear el trabajo de selección realizado, por medio del cálculo de las tendencias genéticas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del estudio se utilizaron 5,120 registros del PD y 1,134 registros del PF de los animales que concluyeron la prueba de comportamiento. Los datos pertenecen a bovinos Cebú bermejo de Cuba que nacieron entre 1982 y 2008 en tres hatos ubicados en las provincias de Cienfuegos, Camagüey y Granma 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. La humedad relativa promedio

are run in extensive production systems based on grazing and mineral salts. When analyses only include a single trait (univariate), that is, assuming a genetic correlation of zero between weight at 7 and 18 mo of age, this selection can diminish weight variability at 18 mo<sup>(3)</sup>. However, it has also been proposed that univariate analyses can experience bias when they include data from populations in which selection for genetically correlated traits has occurred<sup>(12)</sup>. This bias can be reduced by applying multivariate analyses. The present study objective was to estimate the genetic parameters of weaning weight and final weight in a performance test using a bivariate animal model and monitoring selection through calculation of genetic trends.

## MATERIALS AND METHODS

The analyses involved 5,120 WW records and 1,134 FW records for animals which had completed the performance test. Data were for Cuban red Zebu cattle born from 1982 to 2008 in three herds located in Cienfuegos, Camagüey and Granma provinces, Cuba. The island is located at the entrance to the Gulf of Mexico, between 20 and 23° N, and 74 and 85° W. The (modified) Köppen climate classification is generally warm tropical, and there are two clearly defined seasons: dry (November-April), and rainy (May-October). Average annual temperature is 25 °C, with a winter average of 20 °C and a summer average of 26 to 27 °C. Average relative humidity is 80 %, and average annual rainfall is 1,200 mm (30 % in the dry season and 70 % in the rainy season)<sup>(13)</sup>.

Calves were produced as part of an artificial insemination program involving the observation of natural estrus throughout the year. Weaned at 7 mo, males were selected phenotypically and submitted to the performance test. They were divided into two groups 7-12 mo of age, and 13-18 mo. The feed system was grazing of star grass (*Cynodon nlemfuensis*) and Guinea grass (*Panicum maximum*) with mineral salts *ad libitum*. Leptosira, hemorrhagic septicemia and carbuncle vaccines were applied, as well as the recombinant vaccine against the tick *Boophilus microplus* every three months beginning at one month of age.

es 80 %. La precipitación media anual es 1,200 mm, alrededor de 30 % ocurre en el período invernal y 70 % en el verano<sup>(13)</sup>.

Los becerros fueron producto del programa de inseminación artificial con observación del estro natural durante todo el año. Fueron destetados a los 7 meses de edad y los machos, seleccionados fenotípicamente, se sometieron a la prueba de comportamiento. Para esto se conformaron dos grupos, animales de 7 a 12 y de 13 a 18 meses hasta concluir la prueba. El sistema de alimentación se basó principalmente en pastoreo en zacate estrella (*Cynodon nlemfuensis*) y zacate Guinea (*Panicum máximum*). Los bovinos dispusieron de sales minerales a libre demanda. Se aplicaron vacunas contra leptospira, septicemia hemorrágica y carbunco, así como la vacuna recombinante contra la garrapata *Boophilus microplus* cada tres meses, a partir del mes de edad.

Data were edited by eliminating contemporary groups (herd-year-birth season) with less than five observations, individuals with an unknown mother and all those with data lacking for date of birth, mother's age, herd, age or WW. Of 7,666 initial records, 5,120 WW records were used and 1,135 FW records (Table 1).

The statistical model for WW and FW included the fixed effects of herd (3 herds), year (1982-2008) and birth period (Jan-Apr; May-Aug; Sept-Dec), grouped into contemporary groups. Analyzed traits were WW and FW. Analyses were done with the ASReml program<sup>(14)</sup>. For the bivariate (WW, FW) analysis, the statistical model was expressed as:

$$\begin{bmatrix} y^{PD} \\ y^{PF} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X^{PD} & 0 \\ 0 & X^{PF} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b^{PD} \\ b^{PF} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_d^{PD} & 0 & Z_m^{PD} & 0 \\ 0 & Z_d^{PF} & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_d^{PD} \\ a_d^{PF} \\ a_m^{PD} \\ a_m^{PF} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_c^{PD} & 0 \\ 0 & Z_c^{PF} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_c^{PD} \\ a_c^{PF} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e^{PD} \\ e^{PF} \\ 0 \end{bmatrix}$$

Cuadro 1. Estructura del pedigrí y estadísticas descriptivas de las variables de crecimiento en la muestra de ganado Cebú bermejo de Cuba

Table 1. Pedigree structure and growth variable descriptive statistics in a sample of red Zebu cattle in Cuba

	Weaning weight	Final weight
Number of individuals in pedigree	7666	7666
Number of individuals with data	5120	1134
Number of sires	112	112
Number of sires with data	11	11
Number of sires with progeny with data	49	62
Number of dams	2065	2065
Number of dams with data	690	690
Number of dams with progeny with data	1814	868
Contemporary groups	315	146
Weight (kg):		
Mean	159.7	327.7
Range	70 - 250	200 - 510
SD	26.7	52.3
CV (%)	16.7	16.0
Age (days):		
Mean	206.6	547.0
Range	161 - 248	460 - 617
SD	16.7	28.1
CV (%)	8.1	5.1

En la edición de los datos se eliminaron aquellos grupos de contemporáneas (hato-año-estación de nacimiento) 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 PD. De un total de 7,666 registros iniciales, se utilizaron 5,120 registros para el PD y 1,134 registros para PF. La estructura de la base de datos utilizada se presenta en el Cuadro 1.

El modelo estadístico para PD y PF incluyó los efectos fijos de hato (tres hatos), año (1982-2008) y cuatrimestre de nacimiento (enero- abril, mayo-agosto y septiembre-diciembre), agrupados en grupos de contemporáneas.

Los rasgos analizados fueron el PD y PF. El programa utilizado fue el ASReml(14). El modelo estadístico para el análisis bivariado (PD y PF) se expresa de manera matricial de la siguiente forma:

$$\begin{bmatrix} y^{PD} \\ y^{PF} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X^{PD} & 0 \\ 0 & X^{PF} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b^{PD} \\ b^{PF} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_d^{PD} & 0 & Z_m^{PD} & 0 \\ 0 & Z_d^{PF} & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_d^{PD} \\ a_d^{PF} \\ a_m^{PD} \\ a_c^{PD} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_c^{PD} & 0 \\ 0 & Z_c^{PF} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_c^{PD} \\ a_c^{PF} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e^{PD} \\ e^{PF} \end{bmatrix}$$

Donde  $y^{PD}$  ( $y^{PF}$ ) es el vector de las observaciones para PD(PF),  $b^{PD}$  ( $b^{PF}$ ) es el vector de soluciones para los efectos fijos de los grupos de contemporáneas,  $a_d^{PD}$  ( $a_d^{PF}$ ) es el vector de los efectos genéticos aditivos para PD(PF),  $a_m^{PD}$  es el vector de los efectos genéticos maternos de PD,  $a_c^{PD}$  ( $a_c^{PF}$ ) es el vector de los efectos del ambiente permanente para PD(PF), y  $e^{PD}$  ( $e^{PF}$ ) es el vector de los efectos residuales para PD(PF) y  $X^{PD}$ ,  $X^{PF}$ ,  $Z_d^{PD}$ ,  $Z_d^{PF}$ ,  $Z_m^{PD}$ ,  $Z_c^{PD}$  y  $Z_c^{PF}$  son las matrices de incidencia conocidas.

Se supuso que todos los efectos aleatorios en el modelo tenían media cero. La estructura de (co)varianzas asumida fue la siguiente:

$$\text{var} \begin{bmatrix} a_d^{PD} \\ a_d^{PF} \\ a_m^{PD} \\ e^{PD} \\ e^{PF} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{d(PD)}^2 * A & \sigma_{d(PD),d(PF)} * A & \sigma_{d(PD),m(PD)} * A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{d(PD),d(PF)} * A & \sigma_{d(PF)}^2 * A & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{d(PD),m(PD)} * A & 0 & \sigma_{m(PD)}^2 * A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PD)}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PF)}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PD),e(PF)}^2 & \sigma_{e(PD),e(PF)} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_{e(PD),e(PF)} & I\sigma_{e(PF)}^2 \end{bmatrix}$$

where  $y^{PD}$  ( $y^{PF}$ ) is the vector of WW(FW) observations;  $b^{PD}$  ( $b^{PF}$ ) is the vector for the solutions of the contemporary groups fixed effects;  $a_d^{PD}$  ( $a_d^{PF}$ ) is the vector for the WW(FW) additive genetic effects;  $a_m^{PD}$  is the vector for WW maternal genetic effects;  $a_c^{PD}$  ( $a_c^{PF}$ ) is the vector for the WW(FW) permanent environmental effects;  $e^{PD}$  ( $e^{PF}$ ) is the vector for the WW(FW) residual effects; and  $X^{PD}$ ,  $X^{PF}$ ,  $Z_d^{PD}$ ,  $Z_d^{PF}$ ,  $Z_m^{PD}$ ,  $Z_c^{PD}$  y  $Z_c^{PF}$  are the known incidence matrices.

It was assumed that all the random effects in the model had a zero mean. The assumed (co)variances structure was:

$$\text{var} \begin{bmatrix} a_d^{PD} \\ a_d^{PF} \\ a_m^{PD} \\ e^{PD} \\ e^{PF} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{d(PD)}^2 * A & \sigma_{d(PD),d(PF)} * A & \sigma_{d(PD),m(PD)} * A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{d(PD),d(PF)} * A & \sigma_{d(PF)}^2 * A & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \sigma_{d(PD),m(PD)} * A & 0 & \sigma_{m(PD)}^2 * A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PD)}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PF)}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_{e(PD),e(PF)}^2 & \sigma_{e(PD),e(PF)} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma_{e(PD),e(PF)} & I\sigma_{e(PF)}^2 \end{bmatrix}$$

where  $\sigma_{d(PD)}^2$ ,  $\sigma_{d(PF)}^2$ ,  $\sigma_{m(PD)}^2$ ,  $\sigma_{c(PD)}^2$ ,  $\sigma_{c(PF)}^2$ ,  $\sigma_{e(PD)}^2$  y  $\sigma_{e(PF)}^2$  are the variances for the direct additive effects of WW, FW, maternal effects of WW, WW and FW permanent environmental variance, and WW and FW residual variances, respectively;  $\sigma_{d(PD),d(PF)}$  is the covariance between the WW and FW additive effects;  $\sigma_{d(PD),m(PD)}$  is the covariance between the WW direct and maternal effects;  $\sigma_{d(PD),m(PF)}$  is the covariance between the WW direct and FW maternal effects; and  $\sigma_{e(PD),e(PF)}$  is the covariance of the residual effects between WW and FW.

Genetic trends were estimated by a linear regression of the average additive genetic value over birth year from 1982 to 2008. All herds were found to be interconnected by having at least one or two sires in common during the study period. The ancestry of all the herds was interconnected by at least one sire.

## RESULTS

The general means increased from  $159.7 \pm 26.7$  kg (WW) to  $327.7 \pm 52.3$  kg (FW); standard deviations increased with age, in a tendency similar to the means (Table 1). Weight coefficient variation

Donde  $\sigma_{d(PD)}^2, \sigma_{d(PF)}^2, \sigma_{m(PD)}^2, \sigma_{c(PD)}^2, \sigma_{c(PF)}^2, \sigma_{e(PD)}^2$  y  $\sigma_{e(PF)}^2$  son las varianzas para los efectos aditivos directos de PD y PF y maternos de PD, del ambiente permanente para PD y PF y las varianzas residuales para PD y PF, respectivamente. De la misma forma,  $\sigma_{d(PD),d(PF)}$  es la covarianza entre los efectos aditivos de PD y PF,  $\sigma_{d(PD),m(PD)}$  es la covarianza entre los efectos directos y maternos de PD,  $\sigma_{d(PD),m(PF)}$  es la covarianza entre los efectos directos y maternos de PD y PF y por último,  $\sigma_{e(PD),e(PF)}$  es la covarianza de los efectos residuales entre PD y PF.

Las tendencias genéticas se estimaron mediante regresión lineal del valor genético aditivo promedio sobre los años de nacimiento, de 1982 a 2008. Todos los hatos se encontraban interconectados entre sí por al menos un semental en común y al menos por dos sementales en común durante los años de estudio. La descendencia de todos los hatos estuvo interconectada por al menos un semental.

## RESULTADOS

En el Cuadro 1 se presentan las características principales (estadísticos descriptivos) de la muestra de animales estudiada. Las medias generales de pesos aumentaron de  $159.7 \pm 26.7$  kg (PD) a  $327.7 \pm 52.3$  kg (PF). Las desviaciones estándar mostraron tendencias similares a las medias, aumentando con la edad. Los coeficientes de variación de los pesos permanecieron constantes entre el destete y el final de las pruebas de comportamiento. En el Cuadro 2 se muestran los componentes de (co)varianza y los parámetros genéticos del análisis bivariado. Los estimados de la varianza genética aditiva directa, así como la varianza fenotípica aumentaron con la edad. La  $h^2$  estimada para los efectos directos aumentó entre el PD ( $0.11 \pm 0.04$ ) y el PF ( $0.28 \pm 0.10$ ). La  $h^2$  para los efectos maternos en el PD fue de  $0.03 \pm 0.02$ . La correlación genética entre los efectos directos y maternos del PD fue baja y negativa con un error estándar superior al parámetro estimado ( $-0.15 \pm 0.24$ ). La varianza del ambiente permanente y la proporción del efecto del ambiente permanente con respecto a la varianza fenotípica disminuyó entre el PD y el PF.

remained constant between weaning and the end of the performance test (18 mo). In the bivariate analysis (Table 2), the estimates for direct additive genetic variance and phenotypic variance increased with age. Estimated  $h^2$  for the direct effects increased from WW ( $0.11 \pm 0.04$ ) to FW ( $0.28 \pm 0.10$ ); for the WW maternal effects, the  $h^2$  was  $0.03 \pm 0.02$ . Genetic correlation between WW direct and maternal effects was low and negative, with a standard error above the estimated parameter ( $-0.15 \pm 0.24$ ). Permanent environmental variance and the permanent environmental effect to phenotypic variance ratio decreased from WW to FW. Annual genetic trends were 0.102 kg for the

Cuadro 2. Componentes de (co)varianza y parámetros genéticos estimados del peso al destete y el peso final a los 18 meses de edad en ganado Cebú bermejo

Table 2. Estimated (co)variance components and genetic parameters for weaning weight and final weight at 18 mo of age in red Zebu cattle

Estimates	Weaning weight	Final weight
$\sigma_a^2$	55.0	282.5
$\sigma_m^2$	16.9	-
$\sigma_{am}$	-4.68	-
$\sigma_c^2$	49.3	27.9
$\sigma_e^2$	368.7	712.5
$\sigma_p^2$	485.2	1022.9
$h_a^2$	$0.11 \pm 0.04$	$0.28 \pm 0.10$
$h_m^2$	$0.03 \pm 0.02$	-
$r_{am}$	$-0.15 \pm 0.24$	-
$c^2$	$0.10 \pm 0.02$	$0.03 \pm 0.05$

$\sigma_a^2$  = variance of direct effects;  $\sigma_m^2$  = variance of maternal effects;  $\sigma_{d,m}$  = additive covariance between direct and maternal effects;  $\sigma_c^2$  = variance of permanent environmental effects;  $\sigma_e^2$  = residual variance;  $\sigma_p^2$  = phenotypic variance;  $h_a^2$  = heritability of direct effects;  $h_m^2$  = heritability of maternal effects;  $r_{g,d,m}$  = additive genetic correlation between direct and maternal effects; and  $c^2$  = proportion of permanent environmental effects with respect to  $\sigma_p^2$ .

Las tendencias genéticas anuales para los efectos directos y maternos del PD y el efecto directo del PF se presentan en las Figuras 1, 2 y 3 donde se aprecian valores de 0.102, 0.013 y 0.244 kg, respectivamente.

**DISCUSIÓN**

Los PD registrados en el presente estudio fueron inferiores a los observados en ganado Brahman de Venezuela (163.4 kg)<sup>(15)</sup> y en Brahman de Sudáfrica (212.2 kg)<sup>(16)</sup>. Resultados inferiores fueron encontrados en otro estudio con ganado Cebú de Venezuela (157.5 kg)<sup>(17)</sup> y en Cebú cubano (150.7 kg)<sup>(3)</sup>.

El PF que se registró en el presente trabajo fue inferior al reportado en Brahman de Sudáfrica (360.8 kg)<sup>(16)</sup>. Sin embargo, fue superior a los valores mencionados en Brahman blanco de Venezuela (297.4 kg)<sup>(15)</sup> y de Cuba (326.5 kg)<sup>(3)</sup>.

La heredabilidad para el efecto directo del PD es inferior a los promedios publicados en ganado de carne en países tropicales<sup>(18)</sup>. Ríos<sup>(19)</sup> en una revisión sobre el tema hace referencia a un valor promedio no ponderado de 0.27 para la  $h^2$  del efecto directo del PD para todas las razas de bovinos de carne y de 0.26 en Brahman y Nelore. En general, los valores descritos en la literatura para las razas cebuinas promedian 0.30<sup>(20)</sup>. Recientemente se

WW direct effect (Figure 1), 0.013 kg for the WW maternal effect (Figure 2), and 0.244 kg for the FW direct effect (Figure 3).

**DISCUSSION**

Weaning weight in the present study was lower than reported for Brahman cattle in Venezuela (163.4 kg)<sup>(15)</sup> and South Africa (212.2 kg)<sup>(16)</sup>, but higher than reported for Zebu in Venezuela (157.5 kg)<sup>(17)</sup> and Cuba (150.7 kg)<sup>(3)</sup>. Final weight was also lower than Brahman cattle in South Africa (360.8 kg)<sup>(16)</sup>,

Figura 1. Valores genéticos promedio anuales y tendencia genética (GT) del efecto directo para peso al destete

Figure 1. Average annual genetic values and genetic trend (GT) of weaning weight direct effect

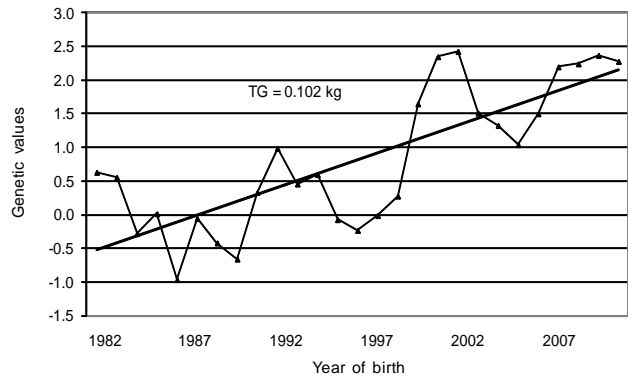


Figura 2. Valores genéticos promedio anuales y tendencia genética (GT) del efecto materno para peso al destete

Figure 2. Average annual genetic values and genetic trend (GT) of weaning weight maternal effect

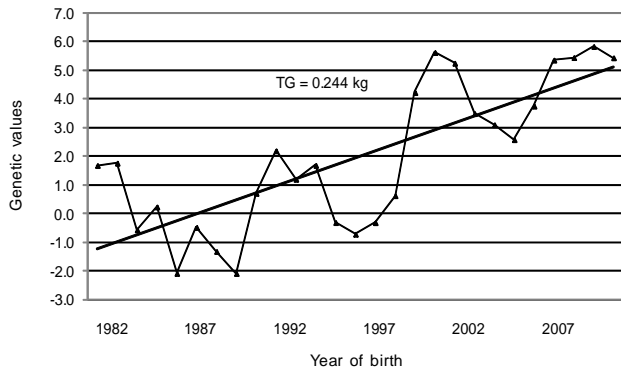
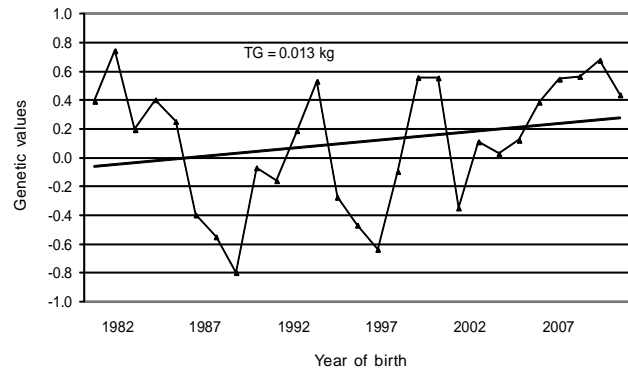


Figura 3. Valores genéticos promedio anuales y tendencia genética (GT) del efecto directo para el peso final

Figure 3. Average annual genetic values and genetic trend (GT) of final weight direct effect



reportaron valores de directa para el peso de becerros Tabapúa de Brasil de 0.28 y 0.31 a los 120 y 240 días de edad, respectivamente<sup>(21)</sup>. Algunas de las discrepancias con respecto al presente estudio pudieron deberse a que, en los estudios de Mercadante *et al.*<sup>(18)</sup>, y Koots *et al.*<sup>(22)</sup>, los modelos usados no incluyeron el efecto genético materno y, como ha sido señalado, cuando los rasgos son influidos por los efectos directo y materno, la inclusión en el modelo animal del efecto directo únicamente, puede dar lugar a una sobreestimación de la heredabilidad del mismo<sup>(5)</sup>. Otros autores reportan valores de heredabilidad para PD similares (0.08 a 0.10) a los del presente trabajo, estimados con un modelo multirracial que incluyó el efecto genético materno<sup>(23)</sup>.

El estimado de la varianza aditiva se incrementó más que la varianza fenotípica entre el PD y el PF, resultando en un aumento en la estimación de la heredabilidad directa del PF. Lo anterior podría estar relacionado con una posible correlación genética aditiva entre el PD y PF. En general, la heredabilidad directa estimada para el PF y la varianza genética aditiva directa sugieren que en la población estudiada existe suficiente variabilidad genética para el mejoramiento de dicho rasgo con base en la selección de los animales superiores. La heredabilidad directa del PF se incrementó con respecto al PD. Esta tendencia es similar, aunque con heredabilidades de menor magnitud a las descritas en bovinos Tabapúa<sup>(21)</sup> y Nelore<sup>(24)</sup>. La heredabilidad para el PF fue superior a los valores referidos por otros investigadores quienes encontraron estimados de 0.13<sup>(15)</sup>, 0.12<sup>(25)</sup> y 0.25<sup>(3)</sup>. Un valor más elevado (0.31) fue constatado por Giannotti *et al.*<sup>(26)</sup>.

La heredabilidad estimada para los efectos maternos del PD fue baja, haciendo poco importante la respuesta a la selección para dicho rasgo en esta población de ganado Cebú de Cuba. De acuerdo con Elzo *et al.*<sup>(23)</sup> las bajas heredabilidades directa y materna del PD indican que las condiciones medioambientales predestete son restrictivas tanto para la madre (producción de leche) como para las crías (crecimiento propio). Estimados bajos de heredabilidad para el PD directo y materno fueron

but higher than white Brahman in Venezuela (297.4 kg)<sup>(15)</sup> and Cuba (326.5 kg)<sup>(3)</sup>.

Heritability of the WW direct effect was lower than the average reported for beef cattle in tropical countries<sup>(18)</sup>. In a review, Ríos<sup>(19)</sup> refers to an unweighted average value of 0.27 for the WW direct effect in all beef breeds and 0.26 for Brahman and Nelore. Direct  $h^2$  values for weight in Tabapúa calves in Brazil range from 0.28 at 120 d to 0.31 at 240 d<sup>(20)</sup>. Values reported for Zebu breeds average about 0.30<sup>(21)</sup>. Some of the discrepancies between the present values and those in the literature may be attributed to lack of maternal genetic effect in the models<sup>(18,22)</sup>. As mentioned, when traits are affected by both the direct and maternal effects inclusion of only the direct effect in the animal model can lead to overestimation of direct effect heritability<sup>(5)</sup>. For example, WW heritability values similar to those observed here (0.08 to 0.10) were estimated using a multi-breed model including the maternal genetic effect<sup>(23)</sup>.

Estimated additive variance increased more than phenotypic variance between WW and FW, producing an increase in the estimation of direct FW heritability. This could be related to a possible additive genetic correlation between WW and FW. In general, estimated direct heritability of FW and direct additive genetic variance suggest that enough genetic variability exists in the studied population to improve this trait using selection of superior animals. Direct heritability of FW *versus* WW increased, which is similar to trends in Tabapúa<sup>(21)</sup> and Nelore<sup>(24)</sup> cattle, although at a lower magnitude of heritability. Final weight heritability was higher than some previously reported values (0.13<sup>(15)</sup>, 0.12<sup>(25)</sup>, 0.25<sup>(3)</sup>), but lower than others (0.31)<sup>(26)</sup>.

Estimated heritability for the WW maternal effects was low, making selection less important for this trait in the studied Zebu population. Low direct and maternal heritabilities for WW indicate that preweaning environmental conditions are restrictive for both the mothers (milk production) and the calves (growth)<sup>(23)</sup>. In a study of a Romosinuano-Zebu herd in Costa Rica, low heritability estimates were generated for both WW direct and maternal effects<sup>(27)</sup>. The authors stated that a preweaning



también reportadas por en un hato de ganado Romosinuano-Cebú en Costa Rica<sup>(27)</sup>. Los autores consideran que, bajo el sistema de alimentación predestete basado en praderas con acceso solamente a sales minerales, tanto las madres como los terneros están en condiciones de alimentación insuficientes para que puedan expresar sus potenciales genéticos maternos y directos, respectivamente. Con alimentación predestete con suplementación de proteína y energía, las heredabilidades del PD directo y materno en ganado Angus-Brahman en Florida fueron de 0.25 a 0.29<sup>(28)</sup>.

Albuquerque y Meyer<sup>(29)</sup> reportan que la heredabilidad de los efectos maternos se incrementó de 0.01 en el peso al nacimiento hasta 0.08 en el PD a los 210 días. La heredabilidad materna del PD en el presente estudio fue inferior a lo mencionado en ganado Nelore (0.08)<sup>(30,20,31)</sup>, así como en bovinos Tabapúa (0.09)<sup>(32)</sup>. Valores más altos (0.17) han sido señalados en ganado Nelore<sup>(33)</sup> y en Boran Africano<sup>(34)</sup> (0.27 y 0.31, respectivamente).

La correlación genética entre los efectos directo y materno para el PD fue negativa (-0.15) y de amplia variabilidad. Valores negativos, aunque de diferentes magnitudes (-0.07 y -0.10) fueron estimados también en Cebú blanco de Cuba<sup>(3)</sup> y en bovinos Asturianos de los Valles<sup>(35)</sup>. Es evidente la existencia de un antagonismo entre los efectos directos y maternos en caracteres como peso al destete en el vacuno de carne<sup>(36)</sup>, lo que supone una restricción en la mejora genética de ese tipo de rasgos. Lo anterior puede deberse a que en el caso de datos de campo, donde se pierde la conexión entre la identificación del animal cuando se desteta y cuando es madre, esta correlación tiende a ser negativa en dependencia del porcentaje de pérdida de información<sup>(37)</sup>.

La literatura internacional presenta grandes diferencias en las estimaciones de la correlación genética entre los efectos directo y materno para el PD. Por ejemplo, en ganado Brangus de Brasil se reporta una correlación de 0.55<sup>(38)</sup>. Las discrepancias se atribuyen a distintas causas, como el uso de muestras de datos de campo o estaciones experimentales y pobre estructura poblacional<sup>(37)</sup>, entre otras. En los sistemas de producción bovina

feed system of grazing with mineral salts provided inadequate feed conditions for both the mothers and calves, preventing them from expressing their maternal and direct genetic potentials (respectively). In contrast, preweaning feeding including a protein and energy supplement resulted in 0.25 to 0.29 direct and maternal WW heritabilities in Angus-Brahman cattle in Florida<sup>(28)</sup>.

Albuquerque and Meyer<sup>(29)</sup> reported an increase in the heritability of maternal effects from 0.01 in birth weight to 0.08 in WW at 210 d. Maternal heritability of WW was lower in the present study than reported for Nelore (0.08)<sup>(30,20,31)</sup> and Tabapúa cattle (0.09)<sup>(32)</sup>. Notably higher values have been reported in other studies of Nelore (0.17)<sup>(33)</sup> and African Boran cattle (0.27 and 0.31, respectively)<sup>(34)</sup>.

For WW, the genetic correlation between direct and maternal effects was negative (-0.15) and highly variable. Negative values of slightly less magnitude have been reported for white Zebu cattle in Cuba (-0.07)<sup>(3)</sup>, and Asturiano de los Valles cattle (-0.10) (-0.10)<sup>(35)</sup>. There is clearly an antagonism between direct and maternal effects in traits such as WW in beef cattle<sup>(36)</sup>, suggesting the existence of a limitation on genetic improvement of this type of traits. This may occur because this correlation tends to be negative depending on the percentage of data lost in the field, where the connection between animal identification at weaning and when it becomes a mother is often not maintained<sup>(37)</sup>.

Estimations of the genetic correlation between the direct and maternal effects for WW vary widely in the literature; for example, a 0.55 correlation has been reported for Brangus cattle in Brazil<sup>(38)</sup>. These discrepancies are attributed to causes such as use of samples of field data or Experimental Stations, and poor population structure, among other factors<sup>(37)</sup>. Identifying animals and correctly recording their performance and genealogy can be difficult in traditional cattle production systems, used mainly in developing countries, and this in turn affects data quantity and quality. One consequence can be the use of incomplete pedigrees, resulting in a less than complete relationships matrix in the animal model. In addition, limited sire

tradicionales, principalmente en los países en desarrollo, a veces es difícil identificar a los animales y registrar de manera correcta su comportamiento y genealogía, lo que afecta la cantidad y calidad de los datos. Una de las consecuencias puede ser el uso de pedigrís incompletos, que resulta en el uso de una matriz de relaciones menos completa en el modelo animal; además, el escaso intercambio de padres entre los hatos limita el flujo de genes y causa una falta de conectividad genética parcial o total<sup>(5)</sup>. La influencia de la desconectividad genética sobre los modelos animal con efectos directos se observa en la precisión de las estimaciones, principalmente<sup>(39)</sup>.

El valor estimado para la varianza del ambiente permanente como proporción de la varianza fenotípica del PD fue inferior al promedio (0.14) publicado por Ríos<sup>(19)</sup>, calculado sobre 171 estimadores de distintas referencias bibliográficas. Un valor similar al del presente trabajo fue estimado por Lee y Pollac<sup>(40)</sup> en ganado Simmental. La varianza del ambiente permanente se redujo entre el PD y el PF. Esta tendencia es similar a la descrita en una raza sintética de bovinos para carne de Australia<sup>(41)</sup>. En contraste, otros investigadores<sup>(32)</sup> observaron un incremento de la varianza del ambiente permanente en función de la edad. De igual manera, Sousa *et al.*<sup>(21)</sup> reportan que los estimados de varianza del ambiente permanente obtenidos mediante regresión aleatoria presentaron una tendencia de crecimiento entre el nacimiento (0.01) hasta los 160 días de edad (0.29) con una disminución pequeña a los 440 días (0.23) y, a partir de esa edad, permanecieron constantes (0.24).

De manera general los análisis bivariados para PD y PF han dado estimados superiores para estos caracteres que cuando se realizan univariados<sup>(3,42)</sup>. Schaeffer<sup>(43)</sup> plantea que en los análisis de rasgos múltiples, todos los rasgos se benefician en alguna medida, y que estos son más útiles cuando la diferencia entre la correlación genética y la residual es superior a 0.5. En el presente trabajo la correlación genética entre PD y PF fue de  $0.98 \pm 0.10$  y la residual de  $0.52 \pm 0.05$ , con una diferencia entre ellas de 0.46 muy cerca de lo planteado por Schaeffer<sup>(43)</sup> quien señala también que pueden existir ventajas cuando hay un rasgo de baja heredabilidad y pueden ocurrir

exchange between herds limits gene flow, producing a partial or total lack of genetic connectivity<sup>(5)</sup>. Estimation accuracy is the factor affected most by genetic disconnectivity in animal models using direct effects<sup>(39)</sup>.

The estimated value for permanent environmental variance as a proportion of WW phenotypic variance was lower than the 0.14 average calculated by Ríos<sup>(19)</sup> using 171 estimators from different bibliographic references. However, a value similar to that observed in the present study was estimated by Lee and Pollac<sup>(40)</sup> in Simmental cattle. The reduction in permanent environmental variance observed here between WW and FW, is similar to that described for a synthetic beef cattle breed from Australia<sup>(41)</sup>. In contrast, other researchers have reported a decrease in permanent environmental variance as a function of age<sup>(32)</sup>. Using a random regression, Sousa *et al.*<sup>(21)</sup> reported that permanent environmental variance tended to increase between birth (0.01) and 160 d (0.29), decrease slightly to 440 d (0.23) and remain stable thereafter (0.24).

Bivariate analyses for WW and FW have generally produced higher  $h^2$  estimates for these traits than univariate analyses<sup>(3,42)</sup>. Schaeffer<sup>(43)</sup> claims that all traits benefit to a certain degree in multiple range tests and that these are more useful when the difference between the genetic and residual correlations is greater than 0.5. In the present study, the genetic correlation between WW and FW was  $0.98 \pm 0.10$  and the residual was  $0.52 \pm 0.05$ , resulting in a difference of 0.46, very near the 0.5 proposed by Schaeffer. Advantages do exist when a trait has low heritability, and bias can occur due to selection<sup>(43)</sup>; in the present case, only 25 % of male calves were included in the performance tests.

The WW direct effect had a 0.06 % annual improvement trend and the FW had a 0.07 % tendency, indicating the presence of minimal annual genetic change and highlighting the need to improve the selection of individuals used in reproduction. In Brazil, there are at least four research groups for genetic improvement of Nelore cattle. In their bull summaries, genetic trends vary from 0.15 to 0.61 % for weights up to weaning, and from 0.15 to 0.77 % for post-weaning weights<sup>(44)</sup>. Generally

sesgos debidos a la selección, como es el caso de la presente muestra, donde solamente el 25 % de los terneros machos que nacen son llevados a las pruebas de comportamiento.

Las tendencias para los efectos directos del PD y PF representaron un 0.06 y 0.07 % de mejora anual. Esas tendencias indican que el cambio genético anual es escaso, y que se debe de dar más atención a la selección de los individuos utilizados para la reproducción. En Brasil existen al menos cuatro grupos de investigación en mejoramiento genético para la raza Nelore que publican los resúmenes de toros donde las tendencias genéticas varían entre 0.15 y 0.61 % para los pesos hasta el destete y de 0.15 a 0.77 % para los pesos posdestete<sup>(44)</sup>. Por otro lado, en un hato de ganado Brahman de Venezuela sometido a selección, se encontraron tendencias del PD y peso a los 18 meses, de 0.142 y 0.263 kg, respectivamente<sup>(15)</sup>. En ganado Cebú cubano refieren una tendencia de 0.359 kg, para el peso a los 18 meses de edad<sup>(45)</sup>. Las tendencias genéticas bajas se pueden explicar por la influencia de los efectos ambientales o por una selección direccional baja<sup>(46)</sup>. Las tendencias genéticas observadas en el presente trabajo se pueden deber a que la selección para el PD y PF se hace utilizando índices fenotípicos expresados como porcentaje de la media de los contemporáneos y que se confiere un mayor peso en la selección de características del tipo y conformación.

## CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

De acuerdo con los resultados de este trabajo se concluye que los bajos valores de heredabilidad estimados para los efectos directo y materno del peso al destete son una limitante para el mejoramiento genético de estos rasgos. Sin embargo, el valor estimado para la heredabilidad del peso a los 18 meses de edad ofrece buenas posibilidades de respuesta a la selección.

## LITERATURA CITADA

1. Espinoza JL, Palacios A, de Luna R, Ávila N, Guerra D, González-Peña D, Rodríguez F, Mellado M. Componentes de

lower values of 0.142 kg for WW and 0.263 kg for weight at 18 mo of age have been reported for a Brahman herd in Venezuela in which selection was used<sup>(15)</sup>. A slightly higher trend of 0.359 kg for weight at 18 mo of age was observed in Zebu cattle in Cuba<sup>(45)</sup>. Low genetic trends can be explained by environmental effects and low directional selection<sup>(46)</sup>. The genetic trends observed in the present study may be due to selection for WW and FW using phenotypic indices expressed as a percentage of the mean of contemporaries, which confers greater weight to selection of type and conformation traits.

## CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

In the studied red Zebu herds in Cuba, the low estimated heritability values for the direct and maternal effects of weaning weight are a limitation for genetic improvement of these traits. In contrast, the estimated value for heritability at 18 mo of age offers good possibilities for selection response.

*End of english version*

---

(co)varianza para caracteres de crecimiento y reproducción en ganado Cebú en Cuba. Arch Zootec 2007;56:919-927.

2. Menéndez A, Guerra D, Planas T, Ramos F. Factors affecting the growth of young bulls of the Zebu breeds in the performance test in grazing conditions. Cuban J Agric Sci 2006;40:371-377.
3. Espinoza-Villavicencio JL, Palacios-Espinosa A, Guerra-Iglesias D, González-Peña D, Ortega-Pérez R, Rodríguez-Almeida F. Comparación de dos modelos para la estimación de parámetros y valores genéticos del peso en ganado Cebú. Agrociencia 2008;42(1):29-36.
4. Azadi Fozi M, Van der Werf JHJ, Swan AA. The importance of accounting for maternal genetic effects in Australian fine-wool Merino breeding. Austr J Agric Res 2005;56(8):789-796.
5. Clément V, Bibé B, Verrier E, Elsen J, Manfredi E, Bouix J, Hanock E. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. Genet Sel Evol 2001;33(4):369-395.
6. Ménissier F. Comments on optimisation of cattle breeding scheme: beef breeds for suckling herds. A review. Ann Génét Sél Anim 1976;8:71-87.
7. Waldron DF, Morris CA, Baker RL, Johnson DL. Maternal effects for growth traits in beef cattle. Livest Prod Sci 1993;34(1-2):57-70.
8. Jurado JJ, Alonso A, Alenda R. Selection response for growth in a Spanish Merino flock. J Anim Sci 1994;72(6):1433-1440.

9. Brash LD, Fogarty NM, Gilmour AR. Genetic parameters for Australian maternal and dual-purpose meatsheep breeds. III. Liveweight, fat depth and wool production in Coopworth sheep. *Austr J Agric Res* 1994;45(2):481-486.
10. Dickerson GE. Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain. *Iowa Agric Exp Stat Res Bull* 1947;354:489-524.
11. Bijma P. Estimating maternal genetic effects in livestock. *J Anim Sci* 2006;84(4):800-806.
12. Thompson R, Meyer K. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livest Prod Sci* 1986;15(4):299-313.
13. Hernández I, Milera M, Simón L, Hernández D, Iglesias J, Lamela L, Toral O, Matías C, Geraldine F. Avances en las investigaciones en sistemas silvopastoriles en Cuba. En: Sánchez MD, Rosales M editores. *Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica*, Roma 1999;143:89-106.
14. Gilmour AR, BR Cullis, SJ Welham, R Thompson. *ASREML Reference Manual*. Australia. NSW, Agriculture Biometric. 2000.
15. 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.
16. Pico BA. Estimation of genetic parameters for growth traits in South African Brahman cattle [Master thesis]. South Africa: University of the Free State; 2004.
17. Plasse D, Verde O, Arango J, Camaripano L, Fossi H, Romero R, Rodríguez CM, Rumbos JL. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a Brahman herd kept on floodable savanna. *Genet Mol Res* 2002;1(4):282-297.
18. Mercadante MEZ, Lobo RB, de los Reyes A. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebuinos de carne. *Arch Latinoam Prod Anim* 1995;3:45-89.
19. Ríos A. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. Revisión. *Tec Pecu Mex* 2008;46(1):37-67.
20. Cabrera ME, Garnero AV, 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 Dev* 2001;13.
21. Sousa CS, Oliveira SMP, Albuquerque LG, Boligon AA, Filho RM. Estimación de funciones de covarianza para características de crecimiento da raza Tabapuá utilizando modelos de regressão aleatória. *R Bras Zootec* 2010;39(5):1037-1045.
22. Koots KR, Gibson JP, Wilton JW. Analysis of published genetic parameters estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Anim Breed Abstr* 1994;62:309-388.
23. Elzo MA, Martínez G, González F, Huertas H. Variabilidad y predicciones genéticas aditivas, no aditivas y totales para la producción del ganado de carne en el rebaño multirracial Sanmartinero-Cebú de la Libertad. *Rev Corpoica* 2001;3(2):51-64.
24. Albuquerque LG, El Faro L. Comparações entre os valores genéticos para características de crescimento de bovinos da raça Nelore preditos com modelos de dimensão finita ou infinita. *Rev Bras Zootec* 2008;37(2):238-246.
25. Martínez-González JC, Castillo-Rodríguez SP, Lucero-Magaña FA, Ortega-Rivas E. Influencias ambientales y heredabilidad para características de crecimiento en ganado Sardo Negro en México. *Zootecnia Trop* 2007;25(1):1-7.
26. Giannotti JG, Packer IU, Mercadante MEZ. Meta-análise para estimativas de herdabilidade para características de crescimento em bovinos de corte. *Rev Bras Zootec* 2005;34(4):1173-1180.
27. Elzo MA, Manrique C, Ossa G, Acosta O. Additive and nonadditive genetic variability for growth traits in the Turipaná Romosinuano-Zebu multibreed herd. *J Anim Sci* 1998;76(6):1539-1549.
28. Elzo MA, Wakeman DL. Covariance components and predictions for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. *J Anim Sci* 1998;76(5):1290-1302.
29. Albuquerque LG, Meyer K. Estimates of direct and maternal genetic effects for weights from birth to 600 days of age in Nelore cattle. *J Anim Breed Genet* 2001;118(2):83-92.
30. Mercadante MEZ, Lôbo RB, Oliveira HN. Estimativas de (co)variância entre características de reprodução e de crescimento em fêmeas de um rebanho Nelore. *Rev Bras Zootec* 2000;29(4):997-1004.
31. Nobre PRC, Misztal I, Tsuruta S, Bertrand JK, Silva LOC, Lopes PS. Analyses of growth curves of Nelore cattle by multiple-trait and random regression models. *J Anim Sci* 2003;81(4):918-926.
32. Dias TL, Albuquerque LG, Tonhati H, Teixeira RA. Estimación de parámetros genéticos para peso do nascimento aos 550 dias de idade para animais da raça Tabapuá utilizando-se modelos de regressão aleatória. *Rev Bras Zootec* 2006;35(5):1915-1925.
33. Bertazzo RP, Fonseca RT, de Moraes T, Garcia I, Eler J, Sterman J, Gomes A, de Andrade I. Parâmetros genéticos de longevidade e produtividade de fêmeas da raça Nelore. *Rev Bras Zootec* 2004;33(5):1118-1127.
34. Wasike CB, Ilatsia ED, Ojango JMK, Kahi AK. Genetic parameters for weaning weight of Kenyan Boran cattle accounting for direct-maternal genetic covariances. *S Afr J Anim Sci* 2006;36(4):275-281.
35. Gutiérrez JP, Fernández I, Alvarez I, Royo LJ, Goyache F. Sire x contemporary group interactions for Birth weight and preweaning growth traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *Livest Sci* 2006;99(1):61-68.
36. 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.
37. Heydarpour M, Schaeffer LR, Yazdi MH. Influence of population structure on estimates of direct and maternal parameters. *J Anim Breed Genet* 2008;125(2):89-99.
38. Lopes JS, Rorato PRN, Weber T, Dornelles MA, Comin JG, de Araújo RO. Parâmetros genéticos e tendências genética e fenotípica para características de crescimento em uma população da raça Brangus. *Rev Bras Zootec* 2009;38(4):662-669.
39. Diaz C, Carabano MJ, Hernandez D. Connectedness in genetic parameters estimation and BV prediction [abstract]. *Proc 46th Ann Meeting Eur Assoc Anim Prod, Prague, Czech Republic, 1995:8*.
40. Lee C, Pollak EJ. Relationship between sire x year interactions and direct maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *J Anim Sci* 1997;75(1):68-75.
41. Meyer K. Estimates of direct and maternal covariance functions for growth of Australian beef calves from birth to weaning. *Genet Sel Evol* 2001;33(5):487-514.

## PARÁMETROS Y TENDENCIAS GENÉTICAS DEL PESO EN GANADO CEBÚ BERMEJO DE CUBA

42. Bennett GL, Gregory KE. Genetics (co)variances among birth weight, 200-day weight and postweaning gain in composites and parental breeds of beef cattle. *J Anim Sci* 1996;74(11):2596-2611.
43. Schaeffer LR. Sire and cow evaluation under multiple trait models. *J Dairy Sci* 1984;67(7):1567-1580.
44. Albuquerque LG, Mercadante MEZ, Eler JP. Recent studies on the genetic basis for selection of *Bos indicus* for beef production. *Proc 8<sup>th</sup> World Congr Genet Appl Livest Prod*, Belo Horizonte, Brazil, 2006:1-7.
45. Guerra D, Rodriguez M, Ramos F, Planas T, Ortiz J, Torres JA, Falcón R. Evaluación genética de las razas de carne en Cuba [resumen]. II Congreso Internacional de Mejora Animal, La Habana, CU 2002:4.
46. Razook AG, Figueiredo LA Neto, LMB, Trovo JBF, Packer IU, Pacola LJ, Candido JG. Intensidades de seleção e respostas direta e correlacionadas em 10 anos de progênies de bovinos das raças Nelore e Guzerá selecionadas para peso pós-desmame. *Boletim da Indústria Animal* 1993;50:147-163.