

AVANÇOS EM MELHORAMENTO GENÉTICO DE RAÇAS DE BOVINOS DE CORTE: MELHORAMENTO DA HABILIDADE MATERNA

Carlos Antonio Lopes de Oliveira¹

Introdução

O efeito materno está relacionado às diferenças no peso ao nascimento, ou na taxa de ganho do nascimento até o desmame, causadas pelas diferenças no ambiente materno fornecido pelas vacas durante a gestação e amamentação. Os efeitos maternos são considerados como efeitos ambientais que influenciam a prole e são determinados por fatores genéticos e ambientais.

A seleção para habilidade materna exige que se conheça influência da vaca na expressão de características pré-desmama de seus filhos, pois estas serão utilizadas como critérios de seleção. Além disso, existem demandas específicas quanto ao conjunto de informações coletadas, modelos estatísticos utilizados e recursos computacionais disponíveis.

Caracterização dos efeitos maternos

Observando a formação do genótipo de um indivíduo, tem-se que a contribuição é metade dos genes de cada progenitor. Entretanto, a contribuição da mãe para o fenótipo do seu filho se dá não apenas pela transmissão de efeitos genéticos, mas também por meio da expressão dos efeitos maternos, ou seja, fenótipo da mãe para habilidade materna.

Enquanto, para a cria, a habilidade materna é um efeito ambiental, para a mãe, é um efeito genético herdado dos pais, de maneira que a superioridade genética de uma vaca para habilidade materna é fruto de genes herdados de seus progenitores, pois ambos contribuirão com 50% do seu valor genético.

Sendo assim, a influência materna é fruto do genótipo da mãe e da ação ambiental que potencializa ou inibe a expressão deste genótipo. Considerando isto, a existência de variabilidade genética para habilidade materna e a diversidade de ambientes a que as fêmeas são submetidas, podem ser fontes de variação importantes em características de desempenho de bovinos.

Outro aspecto dos efeitos maternos é a expressão destes com uma geração de intervalo entre a expressão da vaca e da prole e com duas gerações de intervalo entre o reprodutor e a filha. Tal fato dificulta o entendimento e mensuração dos efeitos maternos com vistas ao melhoramento genético.

¹ Professor do Curso de Zootecnia – Unidade Universitária de Aquidauana. Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. calolive@uems.br

Descrição matemática dos efeitos maternos

Para uma descrição inicial dos efeitos maternos temos,

$$P_X = P_d + P_M$$

em que:

P_X é o fenótipo do indivíduo X;

P_d é a parte do fenótipo de X influenciada pelo seu próprio genótipo;

P_M é a parte do fenótipo de X influenciada pelo genótipo da mãe;

Observando que,

$$P = G + E$$

temos:

$$P_X = P_d (G_d + e_d) + P_M (G_m + e_m)$$

o que equivale a,

$$P_X = G_d + G_m + e_d + e_m$$

em que:

G_d é o efeito do genótipo do indivíduo para a característica em questão;

G_m é o efeito do genótipo da mãe envolvido na expressão de característica maternas que influenciam na característica em questão;

e_d é o efeito ambiental sofrido pelo próprio indivíduo;

e_m é o efeito ambiental sofrido pelas mães interferindo na expressão do filho.

Considerando o modelo acima descrito, com a incorporação de conhecimentos de álgebra matricial aplicado ao melhoramento animal, os efeitos maternos podem ser descritos, utilizando o modelo animal, da seguinte forma,

$$Y = Xb + Zu + Wm + Sep + e$$

em que:

y é o vetor de observações;

X , Z , W e S são as matrizes de relacionamento entre as observações e os efeitos ambientais identificáveis, os efeitos genéticos diretos, os efeitos genéticos maternos e efeitos permanentes de ambiente materno, respectivamente.

b é o vetor dos efeitos ambientais identificáveis;

u é o vetor dos efeitos genéticos diretos;

m é o vetor dos efeitos genéticos maternos;

ep é o vetor dos efeitos permanentes de ambiente materno;

e é o vetor dos resíduos.

Os efeitos genéticos diretos referem-se ao efeito genético envolvido na expressão da característica que está sendo medida (por exemplo, peso ao desmame), que é oriunda do pai e da mãe em partes iguais.

A matriz de relacionamento dos efeitos genéticos diretos com as observações (Z) tem o número de linhas iguais ao número de observações e nas colunas recebe o número de indivíduos avaliados. São identificadas as posições referentes ao valor genético direto, uma vez que cada valor genético direto está associado a uma observação, portanto, se todos os animais avaliados têm observação essa matriz será quadrada e identidade, caso isso não aconteça, a matriz será retangular e terá colunas de zeros referentes aos animais avaliados sem observação.

Os efeitos maternos genéticos podem ser descritos como o efeito genético relacionado com a expressão da habilidade materna, envolvendo o desenvolvimento pré e pós-parto e aspectos comportamentais e de produção de leite.

A matriz de incidência dos efeitos maternos (W) tem nas linhas o número de observações e nas colunas o número de animais avaliados. Essa matriz será quadrada se todos os animais avaliados tiverem observação, porém não será identidade, uma vez que cada observação está associada a um valor genético materno, as colunas de zero são referentes aos animais que não são mães.

Os efeitos permanentes de ambiente materno são caracterizados por afetarem o conjunto de produtos de uma determinada fêmea e são causados por fatos ocorridos na vida de fêmeas que interferem na expressão de sua habilidade materna (por exemplo, a perda de um teto), mas que não são transmitidos geneticamente aos filhos.

A matriz de associação dos efeitos permanentes de ambiente materno (S) tem o mesmo número de linhas que as demais e nas colunas relaciona o número de mães. Essa matriz tem o formato retangular, sua razão entre o número de colunas e linhas diminui à medida que as vacas apresentam maior número de filhos. Nesta matriz apenas as mães são identificadas.

Como pressuposições estatísticas deste modelo temos,

$$E \begin{bmatrix} y \\ g \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \quad Var \begin{bmatrix} g \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_g^2 & A\sigma_{gm} & 0 & 0 \\ A\sigma_{gm} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{nc}\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

em que,

A é a matriz de parentesco entre as observações;

I_{nc} é matriz identidade de ordem igual ao número de mães(nc);

I_n matriz identidade de ordem igual ao número de observações(n);

σ_a^2 é a variância genética aditiva para os efeitos diretos;

σ_m^2 é a variância genética aditiva para os efeitos maternos;

σ_{am} é a covariância genética entre o efeito direto e o efeito materno;

σ_p^2 é a variância do ambiente materno permanente;

σ_e^2 : é a variância residual.

Melhoramento genético da habilidade materna de bovinos de corte

O cruzamento entre raças e a seleção de indivíduos geneticamente superiores são, basicamente, os processos utilizados para promoção do melhoramento genético em bovinos de corte.

Uso de cruzamentos no melhoramento genético da habilidade materna

Os objetivos do cruzamento são aproveitar as diferenças genéticas existentes entre as raças para uma determinada característica e a agregar características desejáveis no mesmo indivíduo, por meio de acasalamentos de animais de raças com superioridade de desempenho em caracteres desejáveis.

A utilização do cruzamento, para promover o melhoramento da habilidade materna em gado de corte, pode estar associada a sistemas de produção de carne mais intensivos, que demandam pesos ao desmame mais elevados, diminuindo o tempo de permanência do animal em confinamento e ou sob suplementação.

Um dos esquemas de utilização do cruzamento na promoção de melhoramento genético da habilidade materna é cruzar animais de raças com elevada habilidade materna com animais de raças mais precoces, é necessário que pelo menos umas das raças apresentem adaptação às condições climáticas e de manejo. Neste esquema os machos nascidos são destinados ao abate e as fêmeas resultantes são acasaladas com touros de raças com elevado potencial de crescimento, o que permite a manutenção alta dos níveis de heterose.

Outra opção é a utilização de animais de raças com elevada habilidade materna e precocidade acasalados com animais de raças com elevado potencial de crescimento e adaptados, nesta situação todos os produtos são destinados ao abate.

Pode-se observar, nestas situações, que a utilização do cruzamento como ferramenta promotora de melhoramento genético, pressupõe a ocorrência de raças com superioridade genética para algumas características específicas, determinando que resultados positivos no cruzamento estejam fortemente associados ao processo de seleção.

Seleção para habilidade materna em bovinos de corte

A habilidade materna está relacionada com a produção de leite e com o cuidado da mãe com a cria. Ao selecionar-se para habilidade materna se deseja identificar vacas que apresentem maior cuidado com a cria e que produzam maior quantidade de leite. A partir disso, surge um questionamento básico, como medir a produção de leite e o cuidado da vaca com o bezerro em bovinos de corte, com intuito de avaliar a habilidade materna?

Existem técnicas que utilizam o peso do bezerro antes e após as mamadas como indicador da produção de leite. Mas, na maior parte das situações, a habilidade materna é medida, de forma indireta, a partir do desempenho das crias no período pré-desmame, por meio do peso ao desmame, do ganho de peso do nascimento ao desmame, etc... Essa prática pode tornar-se uma grande fonte de erros quando não se entende que as medidas de características do período pré-desmame contém a expressão do potencial genético do bezerro para ganhar peso e a expressão do potencial genético da vaca para cuidar da cria e produzir leite.

Considerando o exposto e as dificuldades de estabelecimento de uma característica que trate exclusivamente da habilidade materna em bovinos, estabeleceu-se como critérios de seleção para habilidade materna, característica de desempenho pré-desmame ou índices de seleção que ponderem estas características.

Ao observar as características de desempenho pré-desmame, teremos a expressão de 2 genótipos, o primeiro, do bezerro, chamado efeito genético direto, representando o potencial genético de crescimento do próprio animal e o segundo, da vaca, representando a habilidade materna, chamado de efeito genético materno.

O impacto dos efeitos genéticos maternos sobre o peso ao desmame da cria, pode ser negativo ou positivo, pois, a habilidade materna, para o bezerro, é um efeito ambiental que pode inibir ou permitir a expressão total do potencial de crescimento do animal no período pré-desmame. Filhos de vacas com habilidade materna superior têm maiores chances de apresentarem desempenho superior até o desmame, desde que tenham potencial genético de crescimento.

Dessa forma, se torna impossível desassociar a seleção para habilidade materna da seleção para desempenho pré-desmame. Isto implica que estas características possuam associação genética positiva, ou nula. Contudo encontram-se referências a valores negativos para a correlação genética entre os efeitos diretos e maternos em características pré-desmame.

Diversos trabalhos científicos verificaram a existência de valores negativos de r_{am} para animais das raças Nelore, Charolesa, Angus, Tabapuã, Hereford, Simental. Porém existem trabalhos em que foram observados valores positivos para r_{am} em animais das raças Angus, Pardo Suíço, Gelbvieh, Pinzgauer, Red Poll, e compostos obtidos do cruzamento de diversas raças.

A correlação genética negativa entre efeito direto e materno (r_{am}) implica em que parte do ganho em potencial de crescimento, obtido em uma determinada geração, poderia ser anulado na geração seguinte, pela expressão da habilidade materna no fenótipo das progênes das vacas selecionadas. Isto em função da atuação antagônica dos genes na expressão das duas características.

Um fator complicador é a diferença de uma geração na expressão dos efeitos diretos e maternos, cuja associação é medida por r_{am} . Pois o potencial para crescimento pré-desmame de um animal está confundido com a habilidade materna de sua mãe, e no caso de fêmeas a expressão da sua habilidade materna está vinculada à expressão do potencial de crescimento de sua prole no período pré-desmame.

Para separação adequada dos efeitos genéticos em diretos e maternos e dos efeitos maternos em genético e ambiental, e medição precisa de r_{am} , é necessário, um conjunto de dados contendo informações de desempenho no período pré-desmame das mães, o maior número de informações de filhos por vaca, e a maior quantidade de informações a respeito do parentesco das fêmeas em reprodução.

Estas informações permitem a diferenciação das matrizes de relacionamentos dos efeitos genéticos diretos, genéticos maternos, permanentes de ambiente materno. De acordo com o descrito anteriormente, pode-se observar que se um número elevado de vacas tiver apenas um filho, as três matrizes apresentam formas semelhantes, o que repercute negativamente na qualidade das estimações das herdabilidade diretas e maternas, e nas predições das DEP² diretas e maternas.

Além disso, se vacas não apresentarem observação de desempenho no pré-desmame, a estimacão de r_{am} fica comprometida por não haver observacão de parte dos efeitos em que se está medindo a associacão genética, o que pode gerar valores negativos para r_{am} .

Existem evidências que r_{am} assuma valores negativos em estruturas de dados deficientes em informações de desempenho das vacas, de produçã de animais das gerações anteriores e com pequeno número de filhos por vaca.

Além disso, outros fatores são citados na literatura para explicar a ocorrência de valores negativos para r_{am} , entre eles, pode-se citar a interaçã entre genótipo e ambiente, explicitada na forma da interaçã touro-ano ou touro-rebanho-ano, ou na seleçã de fêmeas menores em ambientes de escassez de alimentos.

Ha referências relacionados ao efeito de avó, em que o ambiente materno fornecido pelas vacas do nascimento até o desmame, tem direta influênci na habilidade materna das novilhas, o que

² Diferençãs Esperadas nas Progênes (DEP) é uma medida da superioridade genética dos animais e é utilizada como ferramenta na seleçã de touros e vacas. Equivale à metade do valor genético dos animais para uma determinada característica.

resulta, estatisticamente, numa covariância negativa entre ambiente materno da mãe com ambiente materno gerado pelas filhas.

A inclusão destes efeitos, isoladamente, nos modelos estatísticos utilizados nas avaliações genéticas tem, em algumas situações, tornado os valores de r_{am} menos negativos, evidenciando que a ocorrência de valores negativos de r_{am} , não está associada apenas a fatores de ordem genética.

Diante das incertezas em relação aos valores para correlação genética entre os efeitos diretos e maternos, tem-se considerado como inexistente a correlação entre estes efeitos. BIF (Beef Improvement Federation) registra que 13 em 21 associações de raça desconsideraram a correlação, as demais utilizavam valores negativos para ela, nas avaliações genéticas.

Quando a correlação genética entre os efeitos direto e materno é considerada nula, a estimação dos efeitos genéticos maternos só é possível em animais que apresentam a medida da característica materna e ou possuam animais aparentados com habilidade materna mensurada. Contudo, ao considerar as estimativas desta correlação como diferentes de zero, a estimação dos efeitos genéticos maternos pode ser obtida também a partir dos efeitos genéticos diretos.

Implicações

Em sistemas intensivos de produção de carne em que os animais são abatidos muito precocemente, o peso do animal ao desmame é uma característica de extrema importância, em função da participação relativa desta medida no peso final dos animais. Dessa forma, ao selecionar os reprodutores que gerarão animais que serão submetidos a este sistema é importante considerar os efeitos maternos, que influenciarão diretamente o desempenho pré-desmame e indiretamente no desempenho final dos animais.

Nas situações em que o produto de comercialização é o bezerro e que a remuneração é diferenciada em função da qualidade do produto, o ambiente materno apresenta importância relativa elevada, pois está fortemente associado com o desempenho pré-desmame fator determinante na viabilidade e qualidade do bezerro. Nestas situações os critérios de seleção devem conter caracteres relacionados com habilidade materna e desempenho pré-desmame.

Em sistemas de produção em que o período pré-desmame é muito inferior ao período pós-desmame os efeitos maternos apresentam pequena influência sobre o peso final, uma vez que o desempenho pós-desmame é fracamente influenciado pelo ambiente materno. Nestas situações entende-se que características relacionadas com desempenho pós-desmame tenham maior ponderação nos índices de seleção, o que diminui a importância dos efeitos maternos.

Considerando que a seleção para habilidade materna acarreta aumento do potencial genético para produção de leite. É possível que haja incremento das exigências nutricionais das vacas, o que implica no melhoramento das condições de alimentação destes animais, para que estas expressem a totalidade do seu potencial genético.

Considerando que o sistema de produção de bezerros de corte no Brasil é predominante realizado em pastagens cultivadas ou nativas, é necessário que o processo de seleção de considere esta realidade. Deve-se entender que a seleção para habilidade materna não está relacionada com altos níveis de produção de leite, mas com o suprimento das exigências nutricionais do bezerro e a conseqüente promoção de um ambiente que permita a expressão de todo o potencial genético para crescimento.

Impacto da habilidade materna na avaliação genética de características de desempenho em gado de corte

Para característica de desempenho pré-desmame há duas formas de expressão gênica: a primeira é a expressão dos genes do próprio indivíduo para o caráter em questão (efeito genético direto). A segunda é a expressão dos genes da mãe do indivíduo para habilidade materna (efeito genético materno), definindo habilidade materna como a capacidade da mãe em condicionar determinado ambiente à sua progênie, durante a gestação e na fase de aleitamento.

Dessa forma, entende-se que o desempenho pré-desmama de bovinos é influenciado pelo genótipo do indivíduo (efeito genético direto), pelo genótipo da mãe para caracteres maternos (efeito genético materno) e pelos correspondentes efeitos ambientais materno permanente e temporário. Estabelecendo que os pesos na fase de aleitamento sejam determinados por dois genótipos, cada um funcionando em um indivíduo diferente e em gerações diferentes.

Nas avaliações genéticas de características do período pré-desmame, a separação dos efeitos genéticos em diretos e maternos é mais fácil que a separação dos efeitos maternos em genéticos e ambientais, pois, a expressão dos efeitos diretos está vinculada diretamente à característica de desempenho tratada, o que permite prever os valores genéticos de forma menos complexa e direta.

Por outro lado, desconsiderar a existência dos efeitos maternos em características de desempenho pré-desmame, conduz a valores superestimados da herdabilidade e variância genética direta, gerando valores genéticos preditos menos precisos, ou seja, as DEP são pouco confiáveis.

A desconsideração dos efeitos maternos (genéticos ou ambientais) produz superestimação da herdabilidade direta o que pode conduzir a conclusões errôneas, uma vez que toda a variância encontrada, excetuando-se o erro, terá origem atribuída ao efeito genético direto. Se os efeitos maternos existem e não são considerados nas análises, os valores de h^2 são viciados, diminuindo a eficiência da seleção das características que sofrem influência destes.

Os trabalhos que procuraram verificar a adequação de modelos estatísticos para características de desempenho pré e pós-desmame em bovinos de corte, demonstraram que os modelos contendo os efeitos maternos (genéticos e ambientais) apresentaram-se mais adequados para estimação dos componentes de (co)variância e predição dos valores genéticos para características pré-desmame. De maneira geral, para características de desempenho pós-desmame o impacto dos efeitos maternos é minimizado pelo tempo, de maneira que quanto mais distantes do desmame forem as medidas, menor a importância dos efeitos maternos na composição da variabilidade.

Dessa forma, os modelos de avaliação genética utilizadas para características pós-desmame apresentam-se menos complexos que os modelos de avaliação genética propostos para característica do período pré-desmame. Nos primeiros, o modelo conterá o efeito genético direto, enquanto que nos demais será necessário agregar os efeitos maternos genéticos e ambientais. Sendo assim, a seleção

de características de desempenho pré-desmame apresenta exigências semelhantes às aquelas observadas para seleção para habilidade materna, bem como os mesmos inconvenientes.

Considerações Finais

As especificidades dos efeitos maternos genéticos e ambientais tornam a seleção para habilidade materna uma atividade que demanda a construção de uma estrutura organizacional, que permita a coleta minuciosa das informações de desempenho, dos efeitos ambientais e da genealogia dos animais bem como o registro em arquivos de dados e o processamento dos dados a partir de programas computacionais específicos.

Para que a seleção para habilidade materna, baseada em características de desempenho no período pré-desmame, seja eficiente, é necessário a utilização de ferramentas que calculem adequadamente os valores genéticos maternos, bem como, os efeitos ambientais envolvidas na expressão destas características.

Para separação adequada dos efeitos maternos herdáveis e não herdáveis e a distinção dos efeitos genéticos diretos e maternos, é necessário que os arquivos de dados contenham informações das características de desempenho pré-desmame medidas nas mães e filhos, seus parentes e respectivas progênes, além do maior número possível de vacas com mais de um filho, vacas que tenham netos e touros com filhas e netas avaliadas, o que permitirá a utilização de dados dos animais aparentados, a partir da estrutura criada pelos laços genéticos existentes entre os parentes, aumentando a precisão das DEPs obtidas.

O sucesso da seleção de vacas com maior habilidade materna resulta na escolha de animais com elevado potencial para produção de leite, e possivelmente, mais exigentes quanto ao manejo nutricional e sanitário, o que pode ser um problema nos sistemas em que alterações na forma de manejar os animais não são consideradas.

Literatura Consultada

- BEEF IMPROVEMENT FEDERATION. **Guidelines for Uniforma Beef Improvement Programs.** Beef Improvemnt Federation, 8 ed, 2002.
- CANTET, R. J. C., GIANOLA, D. MISZTAL, I, et al. Estimates of dispersion parameters and genetic and environmental trends for weanind weight in Angus cattle using a maternal animal model with genetic grouping. **Livestock Production Science.** v.34, p. 203-212.1993.
- CARDOSO, F. F., CARDELINO, R. A , CAMPOS, L. T. Componentes der (co)variância e parâmetros genéticos para caracteres produtivos à desmama de bezerras Angus criados no estado do Rio Grande do Sul. **Revista brasileria de Zootecnia.** v 30, n. 1, p. 41-48. 2001.
- DIOP, M., DODENHOFF, J., Van VLECK, L. D. Estimates of direct, maternal and grandmaternal genetic effects for growth traits in Gobra cattle. **Genetics and Molecular Biology.** v .22, n .3, 1999.
- DODENHOFF, J., Van VLECK, L. D., KACHMAN, S. D., et al. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects birth weight and weaning weight in Hereford cattle. **Journal of Animal Science.** v. 76, p. 2521-2527, 1998.
- DODENHOFF, J., Van VLECK, L. D., WILSON, D. E. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. **Journal of Animal Science.** v. 77, p. 3176-3184, 1999a.
- DODENHOFF, J., Van VLECK, L. D., GREGORY, K. E. Estimation of direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. **Journal of Animal Science.** v. 77, p. 840-845, 1999b.
- ELER, J. P., LÔBO, R. B., DUARTE, F. A. M. Avaliação dos efeitos genéticos direto e materno em pesos de bovinos da raça Nelore criados no estado de São Paulo. **Revista brasileria de Zootecnia.** v 18, n. 2, p. 112-123. 1989.
- ELER, J. P., Van VLECK, L. D., FERRAZ, J.B.S. et al... Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. **Journal of Animal Science.** v. 73 p.3253-3258, 1995.
- ELER, J. P., FERRAZ, J.B.S., GOLDEN, B. L., et al. Influência da interação touro x rebanho na estimação da correlação entre os efeitos genéticos direto e materno em bovinos da raça Nelore. **Revista brasileria de Zootecnia.** v 29, n. 6, p. 1642-1648. 2000.
- FERNANDES, H. D. e FERREIRA, G. B B.Estudo comparativo de sete diferentes modelos estatísticos para a característica ganho de peso em bovinos de corte. **Revista brasileria de Zootecnia.** v 29, n. 5, p. 1340-1348. 2000.
- FERNANDES, H. D., FERREIRA, G. B. B. RORATO, P. R. N. Tendências e parâmetros genéticos para características pré-desmama em bovinos da raça Charolês criados no Rio Grande do Sul. **Revista brasileria de Zootecnia.** v 31, n. 1, p. 312-330.suplemento 2002.

- FERRAZ FILHO, P. B. RAMOS, A. A., SILVA, L. O .C., et al. .Tendência genética dos efeitos direto e materno sobre os pesos à desmama e pós-desmama de bovinos da raça Tabapuã no Brasil. **Revista brasileira de Zootecnia**. v 31, n. 2, p. 635-640. 2002.
- FERREIRA, G. B. B., MacNEIL, M. D., Van VLECK, L. D. Variance components and breeding values for growth traits from different stastical models. **Journal of Animal Science**. v. 77, p.2641-2650, 1999.
- FRIES, L. A., ALBUQUERQUE, L. G. de.1998. Pressuposições e restrições dos modelos animais com efeitos maternos em gado de corte. In: PARANHO DA COSTA, J.R. e CROMBERG, V.U. (Ed.). **Comportamento materno em mamíferos: bases teóricas e aplicações aos ruminantes domésticos**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Etologia. p. 179-214.
- GERSTMAYR, S. Impact of the data structure on the reliability of the estimated genetic parameters in an animal model with maternal effects. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v. 109, p. 321-336, 1992.
- HENDERSON, C. R. 1984. Maternal effects. In: _____. **Application of liner models in animal breeding**. University Press Guelph/Ontario. p. 395-398. Canadá.
- KOCH, R. M. The role of matenal effects in animal breeding: VI. Matenal effects in beef cattle. **Journal of Animal Science**. v. 35, n. 6, p.1316-1323, 1972.
- LÔBO, R. B., BEZERRA, L. A. F., OLIVEIRA, H.N. et al. **Avaliação genética de animais jovens, touros e matrizes. – Sumário 2001**. Ribeirão Preto, GEMAC – Departamento de Genética – FMRP- USP. 60p. 2001.
- MANIATIS, N. E POLLOTT, G. E. The impact of data structure on genetic (co)variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. **Journal of Animal Science**. v. 81, p.101-108, 2003.
- MARQUES, L. F. A.; PEREIRA, J.C.C.; OLIVEIRA, H.N. et al. Componentes de (co) variância e parâmetros genéticos de características de crescimento da raça Smental no Brasil. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. v. 51, n. 4. p. 363-370, 1999.
- MATTOS, D., MISZTAL, I., BERTRAND, J. K. Variance and covariance components for weaning weight for Herefords in three countries. **Journal of Animal Science**. v. 78, p.33-37, 2000.
- MERCADANTE. M. E. Z. e LÔBO, R. B. Estimativas de (co)variâncias e parâmetros genéticos dos efeitos direto e materno de características de crescimento de fêmeas de um rebanho Nelore. **Revista brasileira de Zootecnia**. v 26, n. 6, p. 1124-1133. 1997.
- MEYER, K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. **Livestock Production Science**. v.31,p. 179-204. 1992.
- MINISTÉRIO DA AGRICULTURA E ABASTECIMENTO. **Sumário nacional de touros das raças zebuínas: Nelore, edição 1999**. Uberaba: EMBRAPA Gado de Corte/ABCZ. 82p. 1999.

- MRODE, R. A. Maternal-trait Models: Animal and reduced animal models. In: MRODE, R. A. **Linear Models for the prediction of Animal Breeding values**. Wallingford: CAB International, p. 100-113. 1996.
- PANETO, J. C. C., LEMOS, D. C., BEZERRA, L. A. F., et al. Estudo de características quantitativas de crescimento dos 120 aos 550 dias de idade em gado Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v 31, n. 2, p. 668-674. 2002.
- PELICIONI, L. C. e QUEIROZ, S. A. Efeito da linhagem citoplasmática sobre o peso aos nascer e o ganho médio diário na pré-desmama em bovinos da raça Caracu. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v 30, n. 1, p. 83-92. 2001.
- PEROTTO, D. **O efeito materno no melhoramento animal**. IV Curso de Melhoramento de Gado de Corte da EMBRAPA – GENEPLUS. Campo Grande, EMBRAPA- Gado de Corte. 2000.
- QUINTANILLA, R., VARONA, L., PUJOL, M. R., et al. Maternal animal model with correlation between maternal environmental effects of related dams. **Journal of Animal Science**. v. 77, p.2904-2917, 1999.
- ROBISON, O W. The influence of maternal effects on th efficiency of selection ; a review. **Livestock Production Science**. v.8, p. 121-137. 1981.
- ROBINSON, D. L. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. **Livestock Production Science**. v.45, p. 1-11. 1996a.
- ROBINSON, D. L. Models which might explain negative correlation between direct and maternal genetic effects. **Livestock Production Science**. v.45, p. 111-122. 1996b.