

Março e Abril de 2001

VOL. XLVIII | Nº276

Viçosa- Minas Gerais

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

EFEITO MATERNO EM SUÍNOS¹

Aldrin Vieira Pires²
Paulo Sávio Lopes³

RESUMO

O uso de metodologias de avaliação genética como a melhor predição linear não-viesada (BLUP) tem sido vantajoso aos programas de melhoramento genético animal. Porém, em suínos, para a estimação de componentes de (co) variância precisos é essencial incluir, no modelo, o efeito materno, que é a influência ambiental da mãe no fenótipo da descendência. Este efeito, no que diz respeito à mãe, é genético, mas atua como ambiental na descendência. Está diretamente relacionado ao ambiente uterino, à transmissão de anticorpos, à produção de leite da mãe, à habilidade materna etc., nos períodos pré e pós-natal. Dessa forma, a expressão fenotípica do indivíduo é a soma de seu efeito genético direto e do efeito materno. Assim, na avaliação genética de suínos para se obterem estimativas mais precisas dos componentes de (co) variância, e, conseqüentemente, melhores predições dos valores genéticos dos candidatos à seleção, o efeito materno deve ser considerado.

Palavras-chave: avaliação genética, melhoramento animal, modelo animal, parâmetros genéticos.

ABSTRACT

THE MATERNAL EFFECTS ON SWINE

The use of evaluation methodologies such as the Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) and the Restricted Maximum Likelihood (REML) has brought advances in genetics and animal breeding programs. However, for the estimation of accurate (co)variance components in swine, it is essential to include the maternal effects in the model. Maternal effects constitute the environmental influences of the dam on the offspring phenotype.

¹ Aceito para publicação em 30.08.20001.

² Estudante de doutorado em Genética e Melhoramento da UFV. 36571-000 Viçosa, MG.
E-mail: avpires@alunos.ufv.br

³ Departamento de Zootecnia, UFV, 36571-000 Viçosa, MG. E-mail: plopes@mail.ufv.br

These effects are genetic with respect to the mother but act as environmental effects on the offspring. Such effects are directly related to uterine environment, antibody transmission, mother's milk production, mothering ability, etc. during pre and post-natal periods. Thereby, the individual phenotypic expression is the sum of the direct genetic effect itself and the maternal effects. Thus, to obtain more accurate estimates of (co)variances components, and, consequently, best predictions of breeding values of selection candidates, in swine genetic evaluation, maternal effects must be considered.

Key Words: genetic evaluation, animal breeding, animal model, genetic parameters.

INTRODUÇÃO

A eficiência dos programas de melhoramento depende da precisão com que os indivíduos submetidos à seleção são avaliados. No melhoramento animal é importante a avaliação do valor genético com o objetivo de classificar os melhores indivíduos, que serão os pais da próxima geração, e quantificar sua contribuição para o ganho genético. Para isso, torna-se imprescindível o isolamento do componente genético dos demais componentes, referentes às diferentes causas, que participam do valor fenotípico em cada indivíduo.

As estimativas de herdabilidade das características reprodutivas são normalmente baixas, e a alta variabilidade existente em tais estimativas é atribuída, principalmente, a fatores não-genéticos e genéticos não-aditivos. Modelos mais precisos devem ser desenvolvidos e propostos para a obtenção de estimativas de parâmetros genéticos mais confiáveis, sobretudo para as características reprodutivas. Portanto, tão importante quanto estimar os parâmetros genéticos para uma população específica é obter estimativas dos componentes genéticos mais precisas pela inclusão de efeitos, como o efeito genético aditivo materno, nos modelos de avaliação genética animal.

ESTIMAÇÃO DE PARÂMETROS GENÉTICOS

O conhecimento das propriedades genéticas das populações baseia-se nos parâmetros genéticos, que foram obtidos por meio de componentes de variância, os quais podem ser estimados por vários métodos.

O método mais utilizado para a estimação de parâmetros genéticos envolve o agrupamento dos indivíduos de acordo com o grau de parentesco entre si, a obtenção de componentes observacionais de variância e covariância (fenotípica) e a partição dos componentes observacionais em componentes causais, ou seja, variância e covariância relacionadas aos efeitos genéticos aditivo e materno, efeitos genéticos de dominância e de epistasia e efeitos ambientais permanentes e temporários (9, 31).

Dentre estes parâmetros genéticos, a herdabilidade (h^2) e a correlação genética são as principais estimativas de interesse para o planejamento de um programa de melhoramento.

O conhecimento prévio dos componentes de variância e covariância é necessário para a predição dos valores genéticos quando se faz uso de métodos de predição como o BLUP (melhor predição linear não-viesada). Entretanto, estes componentes não são geralmente conhecidos e podem ser estimados por vários métodos, dentre eles o da Máxima Verossimilhança Restrita (REML), recomendado para modelos lineares mistos e dados desbalanceados (21).

O uso do REML na estimação desses componentes justifica-se pelo fato de as soluções de suas equações coincidirem com os estimadores da ANOVA para dados balanceados, com a vantagem de considerar a perda de graus de liberdade, resultante da estimação dos efeitos fixos do modelo (2). No entanto, se os dados são não-balanceados, os estimadores são divergentes, conforme atestam Corbeil e Searle (7). Henderson (12) acrescenta que esses estimadores são capazes de produzir variâncias amostrais e erros quadráticos médios menores que outros métodos que fornecem estimadores não-viesados.

A metodologia de modelos mistos para a avaliação genética de suínos tem sido empregada e recomendada por vários pesquisadores em melhoramento animal (16, 19, 23, 28, 30). Ela tem sido indicada por fornecer estimativas não-viesadas de efeitos genéticos, comuns ou permanentes de ambiente e de grupo de animais; efeitos maternos e de endogamia, efeitos de seleção, dentre outros.

Ferraz e Johson (10) relataram que modelos mistos podem ser usados na obtenção de estimativas de parâmetros genéticos específicos das populações e também no monitoramento e melhoramento dos programas de seleção industriais. Isso pode ser feito analisando os dados com diferentes modelos que considerem os efeitos genéticos direto e materno e a correlação entre eles, bem como os efeitos permanentes ou de ambiente comum, identificando então o modelo mais apropriado, o qual deve ser utilizado para subseqüentes predições de valores genéticos.

EFEITO MATERNO

Nos mamíferos, as mães exercem efeito maior que os pais sobre o fenótipo dos descendentes, pois, além da contribuição genética, elas podem influenciar a progênie por meio do ambiente que lhe proporciona. Assim, as características de crescimento, principalmente até o desmame, são determinadas por dois genótipos: o do próprio animal (efeito genético direto) e o de sua mãe (efeito genético materno).

Efeito materno pode ser definido, segundo Hohenboken (13), como qualquer contribuição, influência ou impacto no fenótipo de um indivíduo atribuível diretamente ao fenótipo de sua mãe, excluindo-se, então, as influências dos genes nucleares herdados pelo indivíduo da mãe. Efeito materno no fenótipo da descendência pode ser causado por diferenças genéticas ou ambientais entre as mães ou, ainda, como ocorre com a maioria das características de importância econômica, ele pode ser causado pela

combinação das diferenças genéticas e ambientais. Dessa forma, efeito materno tem propriedades genéticas, herdabilidade, repetibilidade e correlações genéticas com outras características de interesse na produção animal. O efeito materno pode ser exercido na fertilização, gestação ou lactação. Estes efeitos podem ser transitórios, mas também podem persistir ao longo da vida e ser exercidos por meio de grande variedade de mecanismos biológicos.

Considerando-se que P_x representa o valor fenotípico do indivíduo X e é influenciado por efeito materno, Willham (32) particiona de maneira simplificada P_x em outros componentes, como dado a seguir.

Assume-se, então, que P_x é composto aditivamente de dois valores fenotípicos, um sendo influenciado pelo valor genotípico de X e outro pelo valor genotípico da mãe de X, representada por W. Representando os efeitos direto e materno por d e m, respectivamente, então

$$P_x = P_{dx} + P_{mw}$$

em que

P_{dx} = valor fenotípico para o efeito genético direto; e

P_{mw} = valor fenotípico para o efeito materno.

Fracionando o valor fenotípico nos componentes genético e ambientais, tem-se:

$$P_{dx} = G_{dx} + E_{dx} \text{ e } P_{mw} = G_{mw} + E_{mw}$$

O fenótipo do indivíduo X, filho da mãe W, pode, então, ser representado por

$$P_x = G_{dx} + E_{dx} + G_{mw} + E_{mw}$$

em que

G_{dx} = valor genotípico de X para o efeito direto;

E_{dx} = valor ambiental de X para o efeito direto;

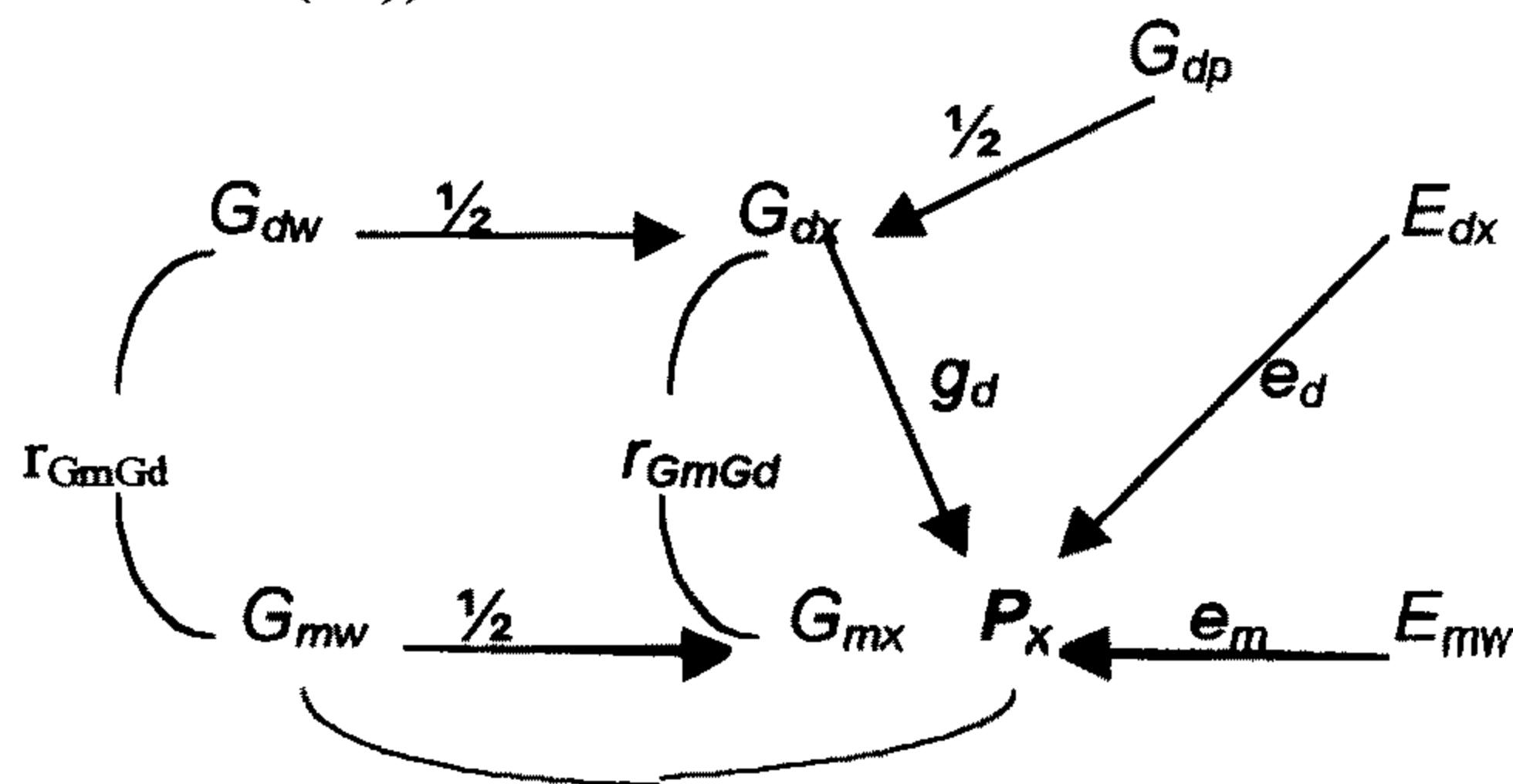
G_{mw} = valor genotípico da mãe W para o efeito materno (herdável); e

E_{mw} = valor ambiental de W para o efeito materno como ração, manejo, efeitos permanentes de meio etc. (não-herdável).

Considerando ainda a existência de covariância entre os efeitos direto e materno (σ_{GdGm}), a variância fenotípica do indivíduo X pode ser descrita como

$$V(P_x) = \sigma_{Gd}^2 + \sigma_{Gm}^2 + \sigma_{GdGm} + \sigma_{Ed}^2 + \sigma_{Em}^2$$

Pode ainda ser representado pelo seguinte diagrama (adaptado de Willham (32)):



em que

- G_{dw} = valor genotípico da mãe W para o efeito direto;
- G_{mx} = valor genotípico de X para o efeito materno;
- G_{dp} = valor genotípico do pai P para o efeito direto;
- g_d = efeito genético aditivo direto;
- g_m = efeito genético aditivo materno;
- r_{GmGd} = correlação entre os efeitos genéticos direto e materno;
- e_d = efeito do ambiente direto;
- e_m = efeito do ambiente materno; e
- demais termos definidos anteriormente.

Um método para estimar os efeitos materno e direto é baseado no modelo de Willham (31), que derivou a covariância entre diferentes tipos de parentes na presença de efeito materno. Esse método consiste na obtenção de componentes de variância e covariância, observados para vários grupos de parentes, por meio da análise de variância, igualando-se as esperanças de quadrados médios - E(QM), aos quadrados médios - QM. Em seguida, os componentes de variância e covariância são igualados às suas respectivas esperanças teóricas em termos de componentes causais (σ_{Gd}^2 , σ_{Gm}^2 , σ_{GdGm} etc.), derivadas por Foulley e Lefort (11).

A herdabilidade total dos efeitos genéticos aditivos (\hat{h}_T^2) pode ser calculada de acordo com Willham (32):

$$\hat{h}_T^2 = (\hat{\sigma}_d^2 + 0,5\hat{\sigma}_m^2 + 1,5\hat{\sigma}_{dm}) / \hat{\sigma}_f^2$$

em que

- $\hat{\sigma}_d^2$ = estimador da variância atribuída aos efeitos genéticos diretos;
- $\hat{\sigma}_m^2$ = estimador da variância atribuída aos efeitos genéticos maternos;
- $\hat{\sigma}_{dm}$ = estimador da covariância entre os efeitos genéticos direto e materno;
- $\hat{\sigma}_p^2$ = estimador da variância dos efeitos permanentes de meio; e
- $\hat{\sigma}_f^2$ = estimador da variância fenotípica.

Percebe-se, portanto, que a herdabilidade da característica, quando se considera o efeito materno, não é mais igual à herdabilidade direta e sim uma função das herdabilidades direta e materna e da covariância existente entre tais efeitos. Dependendo então da magnitude desses parâmetros, a herdabilidade da característica poderá ter sua estimativa muito alterada. No Quadro 1 são apresentadas algumas estimativas de herdabilidade

encontradas na literatura, que foram obtidas primeiro por um modelo mais simples, que considera apenas os efeitos aleatórios genético direto e residual, e depois por um modelo mais completo, que considera os efeitos aleatórios genéticos direto e materno, além do residual. As estimativas das herdabilidades das características obtidas pelo modelo mais simples (sem o efeito materno) foram maiores que as obtidas pelo modelo mais completo (com efeito materno), evidenciando que tais estimativas se encontram

QUADRO 1 – Estimativas de herdabilidades obtidas por diferentes modelos: sem efeito materno e com efeito materno							
Raça	Características	Sem efeito materno	Com efeito materno			c^2	Referência
		$h_d^2 = h_T^2$	h_d^2	h_m^2	h_T^2		
Landrace	TLN ¹	0,21	0,26	0,09	0,16	-	(14)
	TLD ¹	0,17	0,18	0,10	0,11	-	(14)
Large White	TLN ¹	0,15	0,01	0,13	0,05	-	(14)
	TLD ¹	0,16	0,05	0,09	0,09	-	(14)
Landrace	PLN	0,21	0,16	0,17	0,04	-	(23)
	TLN	0,22	0,15	0,09	0,19	-	(23)
	TLD	0,10	0,11	0,04	0,05	-	(23)
Large White	PLN	0,19	0,30	0,04	0,15	-	(23)
	TLN	0,17	0,23	0,02	0,13	-	(23)
	TLD	0,07	0,08	0,06	0,03	-	(23)
Landrace	GMD	0,44	0,32	0,03	0,36	0,08	(24)
	IF95	0,44	0,25	0,03	0,28	0,08	(24)
	ND95	0,40	0,32	0,03	0,38	0,09	(24)
Large White	GMD	0,43	0,33	0,04	0,40	0,10	(24)
	IF95	0,44	0,24	0,02	0,25	0,11	(24)
	ND95	0,38	0,21	0,01	0,22	0,10	(24)

PLN = peso da leitega ao nascimento; TLN = tamanho da leitega ao nascimento; TLD = tamanho da leitegada ao desmame; GMD = ganho de peso médio diário; IF95 = idade ao final do teste padronizada para 95 dias; ND95 = número de dias de permanência no teste padronizado para 95 dias; h_d^2 , h_m^2 , h_T^2 = herdabilidades direta, materna e total; c^2 = efeito comum de leitegada. ¹ Estimativas obtidas para a segunda parição. ² Estimativas obtidas segundo Willham (32).

superestimadas quando é ignorado o efeito materno. Verifica-se, portanto, a importância em se considerar este efeito materno nos modelos de avaliação animal.

Segundo Hohenboken (13), os efeitos maternos de interesse na produção animal são o pré-natal, a transferência de anticorpos maternos para a descendência e o efeito materno pós-natal.

Nas espécies que se propagam por fecundação cruzada, o embrião é formado quando o gameta feminino se une ao gameta masculino. Na grande maioria das espécies, o gameta feminino é fisicamente maior que o masculino e fornece o citoplasma para o desenvolvimento do embrião. Dentro deste citoplasma estão fatores que foram produzidos a partir dos genes nucleares da fêmea, os quais podem ter efeitos específicos diretos no

embrião em desenvolvimento. O citoplasma feminino contribui com a mitocôndria nas espécies animais. Esta organela contém DNA e controlam certas características na descendência. A respiração celular e a síntese de energia ocorrem na membrana protéica da mitocôndria, que é parcialmente ou completamente codificada por genes mitocondriais. Não apenas o efeito materno na formação embrionária é de interesse, mas também a influência desse efeito ao longo de toda a vida do animal.

Enquanto a influência do pai em sua descendência ocorre apenas por meio dos genes transmitidos pela célula espermática, a mãe pode influenciar sua prole tanto pelo ambiente materno como pela célula-ovo. Este efeito ambiental da mãe pode ser atribuído ao citoplasma da célula-ovo, ambiente intra-uterino ou ambiente pós-natal, dentre outros fatores. A influência da mãe em sua prole jovem, por meio de nutrientes providos do útero e das glândulas mamárias, foi reconhecida como um caso especial da ação conjunta de genótipo e ambiente. Assim, a expressão do genótipo da mãe foi reconhecida como influência ambiental nos animais jovens (25).

O efeito materno deve-se, principalmente, ao ambiente uterino durante a gestação, bem como ao suprimento de leite e aos cuidados fornecidos pela mãe do parto até o desmame. Dentre esses fatores, a produção de leite da mãe parece ser o mais importante (22) e é um dos mais estudados.

Stormont (29) discutiu a imunidade passiva em animais recém-nascidos, que é o resultado de moléculas de gama globulina, recebidas de suas mães. Imunidade passiva é muito importante para a sobrevivência do animal jovem e, como outros efeitos maternos, sua influência diminui com o avanço da idade do animal que passa a produzir os próprios anticorpos. Primatas e porquinhos-da-índia recebem anticorpos pela placenta, antes do nascimento, enquanto bovinos, suínos e eqüídeos os recebem pelo colostro, após o nascimento.

Segundo Silió et al. (27), o efeito aditivo materno é o mais importante componente de variação no peso dos leitões aos 21 dias, quando estes têm o leite da mãe como o único alimento disponível.

Com base em estudos com padronização de leitegadas, em espécies de laboratório (18) e em suínos (8), conclui-se que o efeito materno tem papel importante no crescimento inicial pós-natal e que esta influência diminui após a desmama, quando a influência de genes transmitidos para o animal tem efeito direto na taxa de crescimento.

Existe associação negativa entre efeitos genéticos direto e materno em relação ao tamanho de leitegada em suínos. Em geral, estimativas de herdabilidade do tamanho de leitegada são baixas e a correlação genética negativa entre os efeitos genéticos materno (ou efeito ambiental comum) e direto poderia explicar uma parte desses resultados (25). Lasley (17), citado por Robinson (25), relatou que os componentes maternos são

maiores que os de reprodutor na taxa de ovulação em suínos, indicando a existência de efeito materno sobre esta característica.

Bradford et al. (4), usando dados de cruzamento entre seis linhas consanguíneas em suínos, encontraram correlação negativa entre os efeitos genéticos direto e materno: -0,4 para peso à desmama e -0,8 para peso aos cinco meses. Correlações genéticas altas e negativas entre estes efeitos também foram observadas em suínos para características de leitegada por Irgang et al. (14, 15).

A existência de correlações genéticas negativas altas entre efeito direto e materno em determinada característica praticamente anula o progresso genético esperado pela seleção individual sobre o valor fenotípico das ninhadas de coelhos. Essas correlações negativas indicam antagonismo entre o efeito médio dos genes do desempenho direto da ninhada com o efeito médio dos genes do desempenho materno (20).

Robison (25) cita que, em suínos, a correlação genética aparece positiva até a quarta semana de idade, quando, a partir de então, passa a ter valor negativo, possivelmente em razão dos efeitos de ambiente pós-natal. Parece que influências ambientais pós-natal, associadas ao consumo compensatório do sistema de alimentação pré-inicial, contribui para covariância negativa entre crescimento do leitão e habilidade materna de sua mãe. Os trabalhos de Dickerson, revisados por Robison (25), mostraram que a correlação genética entre efeitos direto e materno foi negativa para deposição de gordura, mas positiva para produção de carne magra.

Segundo Baas et al. (3), as estimativas de efeito genético materno mostraram que fêmeas Landrace foram superiores a fêmeas Hampshire em número de leitões nascidos, número de leitões nascidos vivos, peso de leitegada ao nascimento, peso de leitegada ajustado para os 21 dias e produção de leite aos dez dias de idade da leitegada.

Robison (25) concluiu que há evidências substanciais de que os efeitos maternos são responsáveis por porção significativa da variância de muitas características, inclusive aquelas que se manifestam mais tarde na vida do animal, por exemplo, peso aos 140 dias, gordura na carcaça, taxa de ovulação e tamanho de leitegada. Cita também que existe relação negativa consistente entre efeitos genéticos direto e materno e que é preciso ter muito cuidado, pois estas correlações negativas podem ser induzidas ambientalmente, resultado do manejo e, ou, das práticas de acasalamento. Esse autor alerta, ainda, que algumas mudanças nas mensurações das características ou práticas de acasalamento talvez alterem estas correlações. Bryner et al. (5) constataram efeito materno significativo na espessura de toucinho ajustada para 104,5 kg e ganho de peso diário ajustado para animais de 36kg.

Por outro lado, a influência materna pode não ser atribuída ao ambiente, mas a outros fatores como herança citoplasmática. Efeitos do citoplasma têm tido pouca atenção nos trabalhos com mamíferos. Contudo, há indicativos de que efeito citoplasmático existe. Foi sugerido que estes fatores operam por meio do RNA e da síntese protéica (25).

Diversos autores têm encontrado correlações genéticas negativas entre efeitos direto e materno em várias características e raças. Portanto, tem-se sugerido a inclusão do efeito materno nos modelos para estimação de parâmetros genéticos (6, 23, 24 etc.) e para avaliação genética (23, 24, 26, etc.).

Robison (25) relata que, enquanto os efeitos maternos já foram demonstrados, os mecanismos pelo qual eles operam ainda não são bem conhecidos. Por exemplo, produção de leite é geralmente assumida como importante exemplo da influência materna. Apenas pequena percentagem da variância observada entre leitegadas, para a característica peso à desmama, pode ser atribuída a diferenças na produção de leite da porca. Portanto, mais estudos dos sistemas biológicos que constituem a influência materna são necessários.

Segundo Willham (32), há a possibilidade de o efeito materno que se expressa na descendência ser influenciado pela mãe da matriz, contribuindo também com seu efeito materno. Tais considerações induzem a especulações sobre a pequena, mas talvez importante, contribuição de todas as mães antepassadas no "pedigree" do animal.

Roehe e Kennedy (26) relataram que o efeito genético materno influencia a resposta obtida quando se pratica seleção baseada em informações do efeito genético direto para a característica tamanho de leitegada ao nascimento e que as estimativas de tendências genéticas e ambientais do tamanho de leitegada são viesadas quando o efeito materno é ignorado. Estudos de simulação indicaram que correlações genéticas negativas entre efeitos aditivos direto e materno podem reduzir a resposta do tamanho de leitegada após várias gerações de seleção. Acrescentam ainda a importância da utilização do "pedigree" completo para se ter alta separação dos valores genéticos estimados dos componentes direto e materno.

Segundo Albuquerque e Fries (1), o estudo dos efeitos genéticos direto e materno ainda requer esforço concentrado de investigação, inclusive por meio de planejamento de delineamentos eficazes.

Pires (23), estudando a importância de inclusão dos efeitos aleatórios nos modelos de avaliação genética, verificou que o modelo que incluía os efeitos aleatórios comum de leitegada e genético materno, além do genético direto, foi o mais adequado à maioria das características reprodutivas estudadas nas raças Duroc, Landrace e Large White. O autor conclui que nos modelos estatísticos para avaliação do valor genético

animal, visando ao melhoramento de características de leitegada, deve-se considerar o efeito materno, evitando estimativas viesadas de componentes de (co)variância e garantindo a eficiência da seleção.

CONCLUSÕES

O efeito materno é importante no melhoramento genético de suínos, principalmente para melhorar a precisão das estimativas dos componentes de (co)variância de determinada população. No entanto, devem-se utilizar metodologias mais eficientes, como a melhor predição linear não-viesada (BLUP) e a máxima verossimilhança restrita (REML), para a inclusão deste efeito no processo de avaliação genética animal.

REFERÊNCIAS

1. ALBUQUERQUE, L.G. & FRIES, L.A. Parâmetros genéticos da produção de leite e crescimento do bezerro até a desmama, como características da vaca. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 34^a, Juiz de Fora, 1997. Anais, Juiz de Fora, SBZ, 1997, vol.3, p.22-4.
2. ANDERSON, R.D. Variance components. In: Use of mixed model for prediction and for estimation of (co)variance components. Armidale, University of New England, AGBU, 1984. p. 77-145.
3. BAAS, T.J.; CHRISTIAN, L.L. & ROTHSCHILD, M.F. Heterosis and recombination effects in Hampshire and Landrace swine: I. Maternal traits. *J. Anim. Sci.*, 70:89-98, 1992.
4. BRADFORD, G.E.; CHAPMAN, A.B. & GRUMMER, R.H. Effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. III. Predicting combining ability and general conclusions. *J. Anim. Sci.*, 17:456-67, 1958.
5. BRYNER, S.M.; MABRY, J.W.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, L.L. & KRIESE, L.A. Estimation of direct e maternal heritability and genetic correlation for backfat and growth rate in swine using data from centrally tested Yorkshire boars. *J. Anim. Sci.*, 70:1755-9, 1992.
6. COBUCCI, J.A.; OLIVEIRA, A.I.G. & GONÇALVES, T.M. Parâmetros genéticos de características reprodutivas em suínos híbridos - comparação de métodos usados na estimativa. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira Zootecnia, 34^a, Juiz de Fora, 1997. Anais, Juiz de Fora, SBZ, 1997, vol.3, p.314-6.
7. CORBEIL, R.R. & SEARLE, S.R. A comparison of variance component estimators. *Biometrics*, 32:779-91, 1976.
8. CUNDIFF, L.V. The role of maternal effects in animal breeding: VII. Comparative aspects of maternal effects. *J. Anim. Sci.*, 35:1335-7, 1972.
9. FALCONER, D.S. Introdução à genética quantitativa. Viçosa, MG, UFV, 1981. 279p.
10. FERRAZ, J.B.S. & JOHNSON, R.K. Animal model estimation of genetic parameters and response selection for litter size and weight, growth and backfat in closed seedstock populations of Large White and Landrace swine. *J. Anim. Sci.*, 71:850-8, 1993.
11. FOULLEY, J.L. & LEFORT, G. Méthodes d'estimation des effets directs et maternels en sélection animale. *Ann. Génét. Séléc. Anim.*, 10:476-96, 1978.
12. HENDERSON, C.R. Recent developments in variance and covariance estimation. *J. Anim. Sci.*, 63:208-16, 1986.

13. HOHENBOKEN, W.D. Maternal effects. In: Hohenboken, W.D. (ed.) General and quantitative genetics. Amsterdam, Elsevier Science, 1985. p. 135-49.
14. IRGANG, R.; FÁVERO, J.A. & KENNEDY, B.W. Genetic parameters for litter size of different parities in Duroc, Landrace, and Large White Sows. *J. Anim. Sci.*, 72:2237-46, 1994.
15. IRGANG, R.; FÁVERO, J.A. & KENNEDY, B.W. Variâncias genética e de ambiente comum e prolificidade em diferentes parições de porcas Duroc, Landrace e Large White. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 31^a, Maringá, 1994. Anais, Maringá, SBZ, 1994, p.249.
16. KEELE, J.W.; JONHSON, R.K. & YOUNG, L.D. Comparison of methods of predicting breeding values of swine. *J. Anim. Sci.*, 66:3040-8, 1988.
17. LASLEY, E.L. Ovulation prenatal mortality and litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, 16:335, 1957.
18. LEGATES, J.E. The role of maternal effects in animal breeding: IV. Maternal effects in laboratory species. *J. Anim. Sci.*, 35:1294-302, 1972.
19. LOPES, P.S. Avaliação genética de suínos utilizando metodologia de modelos mistos. Viçosa, UFV, 1994. 98p. (Tese de Doutorado).
20. MATHERSON, G.; POUJARDIEU, B. & LEFORT, G. A model of estimation the genetic parameters in the presence of genetics direct and maternal effects in the rabbits. In: World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 1974, [s.l.]. Proceedings... [s.l.], 1974, vol.3, p.447-53.
21. MEYER, K. Between algorithms: A "short cut" restricted maximum likelihood procedure to estimate variance components. *J. Dairy Sci.*, 69:1904-16, 1986.
22. MEYER, K.; CARRICK, M.J. & DONNLEY, B.J.P. Genetic parameters for milk production of Australian beef cows and weaning weight of their calves. *J. Anim. Sci.*, 72:1155-65, 1994.
23. PIRES, A.V. Avaliação genética de características reprodutivas em suínos. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1999. 83p. (Tese de Mestrado).
24. PITA, F.V.C. Modelos para avaliação genética e comparação de características de desempenho para a seleção de suínos. Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista, 2000. 157p. (Dissertação de Mestrado)
25. ROBISON, O.W. The role of maternal effects in animal breeding: V. Maternal effects in swine. *J. Anim. Sci.*, 35:1303-15, 1972.
26. ROEHE, R. & KENNEDY, B.W. Efficiency of an approximate animal model for maternal and direct genetic effects of litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, 71:3251-60, 1993.
27. SILIÓ, L.; RODRIGUEZ, M.C.; TORO, M.A. & RODRIGÁÑEZ, J. Maternal and individual genetic effects on piglet weight. In: World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 5, Guelph, 1994. Proceedings, Guelph, University of Guelph, 1994, vol.17, p.355-8.
28. SORENSEN, D.A. & KENNEDY, B.W. Analysis of selection experiments using mixed model methodology. *J. Anim. Sci.*, 63:245-58, 1986.
29. STORMONT, C. The role of maternal effects in animal breeding: I. Passive immunity in newborn animals. *J. Anim. Sci.*, 35:1275-9, 1972.
30. TORRES Jr., R.A.A. Eficiência das informações de diferentes grupos contemporâneos na avaliação genética de suínos utilizando modelos mistos em procedimentos uni e multivariados. Viçosa, UFV, 1996. 117p. (Tese de Mestrado)
31. WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics*, 19:18-26, 1963.
32. WILLHAM, R.L. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *J. Anim. Sci.*, 35:1288-93, 1972.