

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

**Implicações da seleção para crescimento pré-desmama sobre
características reprodutivas em bovinos de corte**

Luiza Rodrigues Alves Abreu

Belo Horizonte

2018

Luiza Rodrigues Alves Abreu

**Implicações da seleção para crescimento pré-desmama sobre
características reprodutivas em bovinos de corte**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Zootecnia.

Área de concentração: Genética e Melhoramento Animal

Prof. Orientador: Fábio Luiz Buranelo Toral

**Belo Horizonte
2018**

A162i Abreu, Luiza Rodrigues Alves, 1988-
Implicações da seleção para crescimento pré-desmama sobre características reprodutivas em bovinos de corte / Luiza Rodrigues Alves Abreu. – 2018.
69 p. : il.

Orientador: Fábio Luiz Buranelo Toral
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais. Escola de Veterinária.
Inclui bibliografia

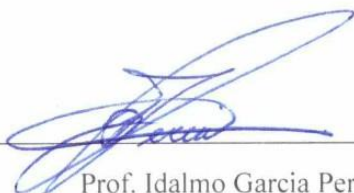
1. Bovino de corte – Genética – Teses. 2. Nelore (Zebu) – Genética – Teses. 3. Bovino de corte – Crescimento – Teses. 4. Nelore (Zebu) – Crescimento – Teses. 5. Parto animal – Teses. 6. Análise de regressão – Teses. I. Toral, Fábio Luiz Buranelo. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Escola de Veterinária. III. Título.

CDD – 636.213 082

TESE defendida e aprovada em 13/12/2018 pela comissão examinadora composta pelos seguintes membros:



Prof. Fábio Luiz Buranelo Toral (Orientador)



Prof. Idalmo Garcia Pereira



Prof. José Aurélio Garcia Bergmann



Dr. Breno de Oliveira Fragomeni



Prof. Raphael Rocha Wenceslau

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pela vida e por possibilitar a realização de um grande sonho.

À Universidade Federal de Minas Gerais, Escola de Veterinária, Departamento de Zootecnia, pela oportunidade de aprendizado e auxílio para que este sonho fosse alcançado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

A toda a minha família e em especial ao meu pai, Jânio Caldeira Vitor de Abreu, e minha mãe, Percilia Rodrigues Alves Abreu, que sempre estiveram ao meu lado. E a todos que de alguma forma sempre me apoiaram nessa caminhada.

Ao meu marido, Alex Amaral Cordeiro, por me fortalecer nos momentos mais difíceis na realização desse sonho, por ter me ajudado a ser uma pessoa melhor e pelo companheirismo.

Ao professor Fabio Luiz Buranelo Toral pelos ensinamentos, confiança e orientação. Posso dizer que tive um orientador que sempre esteve preocupado com a minha dedicação ao doutorado, que sempre esperou o melhor de mim. Tenho muito a agradecer pela força e apoio para o trabalho realizado sempre contribuído com minha vida acadêmica.

Ao proprietário da fazenda Mundo Novo, Eduardo Penteado Cardoso pela cessão dos dados.

Ao Daniel Resende Gonçalves pela colaboração na cessão dos dados e ensinamentos transmitidos nas visitas a fazenda.

Aos professores Idalmo Garcia Pereira, Martinho de Almeida e Silva, Rafael Rocha Wencelau, José Aurélio Bergmann e Eduardo Turra Maldonado pela colaboração e apoio na conclusão do trabalho.

Ao Dr. Breno de Oliveira Fragomeni pelas contribuições e disponibilidade em ajudar sempre que foi preciso.

Ao professor Aldrin Vieira Pires (*in memoriam*), meu exemplo de pesquisador, que sempre ajudava quem precisava com análises estatísticas, que sempre tinha um tempo para o café e que fez muita falta durante meu doutorado e continuará fazendo muita falta na minha vida acadêmica.

Ao Paulo Gustavo Macedo de Almeida Martins, por essa parceria que engrandece a minha formação acadêmica, incluindo o auxílio na escrita da tese e de tantos outros artigos que publicamos e ainda iremos publicar. Muito obrigada.

As minhas queridas amigas do LADA Talita Andrade Ferreira, Virginia Mara Pereira Ribeiro, Gabriela Canabrava Gouveia, Fernanda Albuquerque Melo, Andresa Eva Araújo, Mariana Mamedes Moraes, Suzana Maruch, Clélia Soares de Assis, Giovanna Faria Moraes e Natália Ludmila Lins Montelli por todos os ensinamentos compartilhados, pela paciência e pelos momentos de risos e de choro; vocês foram essenciais para realização desse sonho.

A todos que de alguma forma contribuíram direta ou indiretamente para a realização e elaboração desta pesquisa e que, portanto, fazem parte dessa vitória, muito obrigada!

SUMÁRIO

Lista de Tabelas	7
Lista de Figuras	8
Resumo	7
Abstract.....	9
1. INTRODUÇÃO GERAL	10
2. REVISÃO DE LITERATURA	11
2.1. Características utilizadas para avaliação do efeito direto e materno	12
2.2. Herdabilidade materna	14
2.3. Tendência genética das características de crescimento e reprodutivas.....	16
2.4. Correlações genéticas do efeito direto e materno das características de crescimento.....	18
2.5. Correlações genéticas do efeito materno com as características reprodutivas ..	20
2.6. Trade-off: um desbalanceamento entre pais e filhos	21
3. GENETIC TRENDS AND TRADE-OFFS BETWEEN GROWTH AND REPRODUCTIVE TRAITS IN A NELLORE HERD	24
3.1. Introduction.....	25
3.2. Material and methods.....	26
3.3. Results.....	31
3.4. Discussion	38
3.5. Supporting Information.....	46
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	58
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

Lista de Tabelas

Table 1. Summary statistics ¹ for pre-weaning growth and reproductive traits ² of Nellore cattle	28
Table 2. Estimates for genetic trends (standard error) of direct and maternal effects of pre-weaning growth traits ¹ on each two-trait analysis with calving intervals	32
Table 3. Estimates of genetic trends (standard error) of direct effects of calving intervals ¹ on each two-trait analysis with pre-weaning growth.....	33
Table 4. Posterior means (lower and upper limits of the highest posterior density interval with 90% of samples) of the correlations ¹ between pre-weaning growth ² and calving intervals ³	34
Table 5. Number of records of pre-weaning growth ¹ and calving intervals ² (diagonal) and number of animals with pre-weaning growth and reproductive traits (above diagonal)	52
Table 6. Posterior means (lower and upper limits of the highest posterior density interval with 90% of samples) of the (co)variance components ¹ of pre-weaning growth ² and calving intervals ³	53
Table 7. Estimates of regression coefficient for genetic trend and lower and upper limits of confidence interval with 90% ¹ (CI90) probability of direct and maternal effects of pre-weaning growth traits ²	54

Lista de Figuras

- Fig 1. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects of the first (CI1), second (CI2), third (CI3) and fourth (CI4) calving intervals over the EBV for direct effects of body weight at 120 and 205 days of age. The EBV for each animal is represented by the blue dots, the linear regression of EBV is represented by the red line) and the confidence interval is represented by the blue line). Slope (standard error) and significant level are depicted for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals. 35
- Fig 2. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for first (CI1), second (CI2), third (CI3) and fourth calving interval (CI4) over estimated breeding values (EBV) for maternal effects for body weight at 120 and 205 days of age. The EBV for each animal is represented by the blue dots, the linear regression of EBV is represented by the red line) and the confidence interval is represented by the blue line). Slope (standard error) and significant level are depicted for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals. 37
- Fig 3. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generations. The EBV of each animal is represented by gray dots, the means of EBV for each generation, by green dots), genetic trends of EBV, by red line, and the confidence interval by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals..... 55
- Fig 4. Variation of estimated breeding values (EBV) for maternal effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by the red line, and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals..... 56
- Fig 5. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for first calving interval (CI1), second calving interval (CI2), third calving interval (CI3) and fourth calving interval (CI4) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by red line and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals. 57

Resumo

O conhecimento das tendências genéticas e dos antagonismos entre as características de crescimento e reprodução pode ser útil para compreender a evolução dessas características em populações animais naturais e artificiais. Neste estudo, foram estimados as tendências genéticas e os antagonismos entre as características de pré-desmama e intervalos de partos de animais da raça Nelore de uma fazenda comercial. Modelos animais bicaracterísticos foram usados para estimar os componentes de covariância e valores genéticos (VG) para os efeitos genéticos diretos e maternos das características de crescimento pré-desmama e os efeitos genéticos diretos dos intervalos de partos. Análises de regressão foram realizadas para avaliar a relação entre o VG direto e materno das características de crescimento pré-desmama e o VG direto dos intervalos de partos (variável dependente) e o coeficiente de geração de cada animal (variável independente). Também foram realizadas regressões para avaliar a relação existente entre o VG direto dos intervalos de partos (variáveis dependentes) e o VG direto e materno das características de crescimento pré-desmama (variáveis independentes). As tendências genéticas para os efeitos genéticos direto e materno para as características de crescimento pré-desmama foram significativas e apresentaram evolução genética no rebanho de bovinos Nelore avaliado. As tendências genéticas para as características reprodutivas avaliadas também foram significativas, mas indicaram mudanças genéticas de forma desfavorável. As correlações genéticas entre os efeitos diretos das características de crescimento pré-desmama e dos intervalos de partos e as correlações genéticas entre os efeitos maternos das características de crescimento pré-desmama e os efeitos diretos das características de intervalos de partos não foram diferentes de zero. A presença do antagonismo entre os efeitos diretos das características de crescimento e as características reprodutivas foi confirmada por meio das regressões entre o VG direto dos intervalos de

partos e o VG das características de crescimento pré-desmama. Assim, a seleção para aumentar o crescimento pré-desmama ocasiona aumento nos intervalos de partos. Os resultados mostraram que o crescimento pré-desmama e os intervalos de partos estão aumentando ao longo das gerações e que ocorreram antagonismos entre as características avaliadas.

Palavras-chave: correlação; herdabilidade; materna; peso; reprodução; valor genético

Abstract

The knowledge of genetic trends and trade-offs between growth and reproductive traits might be useful to understand the evolution of these traits in livestock and natural populations of animals. We estimated the genetic trends and trade-offs between pre-weaning growth and calving intervals of Nellore animals from a commercial farm. Two-trait animal models were used to estimate the covariance components and breeding values (EBV) for direct and maternal genetic effects of pre-weaning growth and the direct genetic effects of calving intervals. Regression analyses were performed to evaluate the relationship between the direct and maternal EBV of pre-weaning growth and direct EBV of calving intervals (dependent variables) and the coefficient of generation of each animal (independent variable). In addition, regression analyses were performed to evaluate the relationship between direct EBV of calving intervals (dependent variables) and direct and maternal EBV of pre-weaning growth (independent variables). Genetic trends for the direct and maternal genetic effects for pre-weaning growth were significant and presented genetic evolution in the evaluated Nellore herd. The genetic trends for the reproductive traits were also significant but indicated genetic changes in an unfavorable manner. The genetic correlations between direct the effects of pre-weaning growth and calving intervals traits, and the genetic correlations between maternal effects of pre-weaning growth traits and direct effects of calving interval traits did not differ from zero. The presence of trade-offs between the direct effects of growth and reproductive traits were confirmed through regression from direct EBV of calving intervals over the EBV of pre-weaning growth traits. Thus, selection to increase pre-weaning growth leads to increased calving intervals. The results showed pre-weaning growth and calving intervals are increasing over generations and that trade-offs occurred between the evaluated traits.

Keywords: breeding value; correlation; heritability; maternal; reproduction; body weight

1. INTRODUÇÃO GERAL

Na bovinocultura de corte, as características que mais afetam a produtividade do sistema são tamanho corporal, taxa de maturação, fertilidade, produção de leite e número de bezerros desmamados (Perotto, 2008). Neste cenário, as características de crescimento pré-desmama são frequentemente utilizadas nos programas de melhoramento genético por auxiliarem na identificação dos animais que possuem maiores valores genéticos diretos para o crescimento e porque elas permitem a avaliação da habilidade materna. A habilidade materna em bovinos está relacionada com a produção de leite (Jorge Júnior et al. 2007; Wolf e Wade 2009), que é considerada o investimento parental que a mãe dispensa para melhorar o desempenho da sua progênie (Kölliker et al. 2015). Na fase de cria, o principal produto é o bezerro desmamado e quanto mais pesado ele for, melhor é para o criador e, no intuito de avaliar essa característica, devem ser considerados os fatores genéticos e ambientais que a influenciam. Durante essa fase, os principais fatores para o bom desenvolvimento do bezerro são o ambiente pré-natal, a capacidade genética do animal, a capacidade leiteira e a habilidade materna da mãe.

Nos programas de melhoramento genético, o peso à desmama é uma característica de grande importância, sendo utilizado para a pré-seleção dos animais. Dessa forma, quantificar corretamente alguns efeitos como, por exemplo, o materno e o de ambiente permanente materno é importante principalmente para não haver superestimação do efeito genético aditivo direto (Pires e Lopes, 2001; David et al., 2015).

A habilidade materna é mensurada por meio da avaliação do efeito materno, que é definida como a contribuição do fenótipo da mãe sobre o fenótipo do filho (Willham, 1972). O efeito materno pode ser considerado como o investimento parental que a mãe tem com sua progênie no intuito de aumentar a produtividade de seus descendentes.

Entretanto, esse investimento parental demanda tempo e energia dos progenitores, o que pode influenciar negativamente na capacidade dos pais em produzir um maior número de descendentes (Kölliker et al., 2015).

Sabe-se que a mãe contribui de duas formas para o fenótipo de sua progênie. A primeira é por meio da metade dos genes transmitidos e a segunda, por meio do ambiente materno oferecido. Willham (1972) propôs modelar as características influenciadas pelo efeito materno decompondo o fenótipo do indivíduo. O valor fenotípico então seria determinado pelos genes que o bezerro herdou (metade do pai e metade da mãe), pelos efeitos maternos (os genes presentes no genótipo da vaca que influenciam o desenvolvimento do filho) e pelos fatores de ambiente. Do ponto de vista do bezerro, a habilidade materna é um efeito de ambiente; por outro lado, para a reprodutora, é um efeito genético herdado de seus pais. Dessa forma, a superioridade genética de um animal para a habilidade materna é fruto dos genes herdados dos progenitores, pois cada um deles contribui com 50% de seu valor genético (Perotto, 2008).

Espera-se que os resultados desse trabalho possam contribuir para avaliar as relações genéticas entre os efeitos diretos e maternos das características de crescimento pré-desmama e os efeitos diretos das características reprodutivas nos rebanhos de bovinos de corte.

2. REVISÃO DE LITERATURA

O efeito genético materno é resultado do genótipo ou fenótipo da mãe que influenciam o fenótipo da sua descendência (Wolf e Wade, 2009). Este é o exemplo mais utilizado de efeitos genéticos indiretos, em que os genes de um indivíduo afetam o

fenótipo de outro (Willham, 1963; Wolf et al., 1998). Por definição, o efeito materno é o valor fenotípico da mãe que é mensurável apenas como parte do componente do valor fenotípico da sua progênie (Willham, 1972).

A evolução do efeito materno ocorre por meio das características que são avaliadas na progênie para quantificação desse efeito (Willham, 1972). A evolução correlacionada do efeito materno pode ser conceituada como a evolução do ambiente materno fornecido por meio da expectativa de desenvolvimento da prole (Wolf e Wade, 2016). Medidas de associação entre o efeito materno para crescimento e a produção de leite foram reportadas por MacNeil e Mott (2006) e Cortés-Lacruz et al. (2017), sendo as correlações entre tais efeitos de moderadas a altas (0,80 e 0,48, respectivamente).

2.1. Características utilizadas para avaliação do efeito direto e materno

A seleção dos animais geneticamente superiores é realizada por meio da predição dos seus valores genéticos para as características de interesse zootécnico. No caso de características que expressam na pré-desmama, o fenótipo é determinado pelos efeitos genéticos direto e materno, pelo ambiente permanente materno e pela interação de fatores de ambiente. Os efeitos genéticos diretos são a soma dos efeitos aditivos de cada gene que influencia uma determinada característica (Moore et al., 1997; Head et al., 2012). Na bovinocultura de corte, a ênfase na seleção dos animais superiores para o efeito direto das características de crescimento ocorre em razão da sua importância no sistema de produção. Essa seleção tem sido eficaz ao longo das gerações (Passafaro et al., 2016).

Em bovinos de corte, a seleção pré-desmama é comumente realizada avaliando o peso ajustado para 205 dias de idade, uma vez que é prática comum entre os produtores realizar a desmama nessa faixa etária. A pré-seleção também acontece nessa idade em bovinos de corte porque o peso possui correlação positiva com o peso avaliado em idades

posteriores (Boligon et al., 2010; Passafaro et al., 2016). Além disso, as características de crescimento pré-desmama apresentam herdabilidades que variam de média a alta magnitude (Boligon et al., 2010), o que pode proporcionar maiores ganhos genéticos.

As características pré-desmama utilizadas na seleção dos animais para o efeito genético direto são os pesos ajustados aos 120 e 205 dias de idade. Diversos estudos na literatura reportam que a seleção artificial para essas características é efetiva e que ocorre evolução do efeito genético direto (Zuin et al., 2012; Bernardes et al., 2015; Lopes et al., 2016). Em bovinos da raça Nelore, Boligon et al. (2010) estimaram herdabilidade direta para o peso entre o nascimento e a idade adulta (2799 dias de idade). Esses autores identificaram a mesma tendência para os valores da herdabilidade direta nas diferentes idades, que variaram de 0,25 (peso ao nascer) a 0,35 (peso aos 5 anos de idade). Os autores concluíram que, para as características de crescimento, a seleção baseada nos valores genéticos diretos dos animais é efetiva.

Nos mamíferos, as mães influenciam de forma importante sua progênie pelo ambiente proporcionado a ela. Dessa forma, as características de crescimento pré-desmama das progênies são fortemente influenciadas pelo fenótipo da mãe (Crews e Wang, 2007). Em bovinos de corte, a reprodutora fornece o ambiente pré e pós-natal para a sua progênie e a variação na capacidade materna para fornecer esse ambiente tem base genética e de ambiente, sendo que o efeito genético é mensurado pela herdabilidade do efeito materno.

O valor genético materno é expresso apenas nas fêmeas que se tornam mães, entretanto os genes são transmitidos de ambos os pais e herdados por todos os animais de modo que o modelo animal que considera o efeito materno prediz valores genéticos maternos para todos os animais do pedigree (Crews e Wang, 2007). A importância do efeito genético pode ser mensurada pela herdabilidade do efeito materno e o valor

genético materno de cada indivíduo pode ser obtido utilizando o modelo animal (Crews e Wang, 2007).

Além das características avaliadas na progênie, características avaliadas na mãe podem ser decompostas em efeitos genéticos diretos e maternos como a facilidade de parto, caracterizada pela capacidade de o bezerro se desenvolver no útero e nascer sem assistência, e a produção de leite (Perotto, 2008). Entretanto, em bovinos de corte, poucos são os estudos que avaliam a habilidade materna por meio das características avaliadas diretamente na mãe. Geralmente não existe uma conexão direta entre o genótipo e o fenótipo do próprio animal para avaliar a habilidade materna. Assim, para a melhoria da habilidade materna via características avaliadas na sua progênie, é necessário o conhecimento dos parâmetros genéticos que influenciam as características mensuradas na presença do efeito materno (Pires e Lopes, 2001).

De acordo com Hohenboken (1985), os efeitos maternos de interesse na produção animal são o ambiente pré-natal, a transferência de anticorpos maternos para a progênie e o efeito materno pós-natal. Os efeitos maternos afetam os processos evolutivos de uma raça principalmente quando eles influenciam características ligadas ao desempenho da progênie (Mousseau e Fox, 1998). Dessa forma, pesos corporais e ganhos em peso dos animais avaliados na fase de influência materna são importantes critérios de seleção, pois são medidas de simples avaliação e também efetivas para quantificação do efeito materno.

2.2. Herdabilidade materna

Nos programas de melhoramento genético, a eficiência da seleção está diretamente relacionada com a precisão com a qual os indivíduos submetidos à seleção são avaliados. A seleção para habilidade materna exige que se conheça a influência da

mãe sobre a expressão do fenótipo pré-desmama da progênie. Assim, essa característica pode ser utilizada como critério de seleção. A estimativa de herdabilidade materna é importante uma vez que auxilia na seleção dos indivíduos superiores ao identificar de maneira mais adequada o valor genético do indivíduo. Existem fontes genéticas e de ambiente para a variação do efeito materno, sendo este efeito transmitido geneticamente aos descendentes (Heydarpour et al., 2008). No entanto, este efeito é expresso apenas no sexo feminino (Willham, 1980). Para estimar o efeito materno as fêmeas, além dos dados dos filhos, seus dados próprios devem estar disponíveis para que, assim, sejam separados os efeitos diretos e maternos corretamente (Heydarpour et al., 2008).

Em bovinos da raça Nelore, Araújo et al. (2016) estimaram a herdabilidade materna para o peso no período entre 90 e 610 dias de idade. Esses autores obtiveram o maior valor de herdabilidade materna para o período aos 210 dias de idade (0,051) e após os 450 dias de idade com valores abaixo de 0,006. Os autores concluíram que, embora a magnitude das estimativas seja baixa no intuito de se obter maior sucesso de resposta, a seleção para habilidade materna a seleção deve ser realizada em pesos próximos à desmama, pelo fato de a variância genética materna apresentar maiores valores.

Avaliando bovinos da raça Brahman, Vargas et al. (2014) estimaram valores de herdabilidade materna para o peso aos 120 e 210 dias de idade de 0,12 ($\pm 0,01$) e 0,09 ($\pm 0,01$), respectivamente. Ambrosini et al. (2016) estimaram valores de herdabilidade materna para bovinos da raça Nelore para o peso ajustado para os 205 dias de idade de 0,08, indicando a influência da mãe no desempenho do bezerro, o que justifica a inclusão do efeito no modelo. Lopes et al. (2013) estimaram herdabilidade maternas em bovinos da raça Nelore, para o peso aos 120 e 240 dias de idade, de 0,07 ($\pm 0,006$) e 0,08 ($\pm 0,005$), respectivamente. Lopes et al. (2016) estimaram valores moderados de herdabilidade materna, em bovinos da raça Nelore, para o peso corporal ao nascimento, aos 120 e 210

dias de idade com valores de 0,24 ($\pm 0,014$), 0,11 ($\pm 0,009$) e 0,08 ($\pm 0,006$), respectivamente. De acordo com estes autores, os valores moderados da herdabilidade materna corroboram a importância do efeito materno na expressão do fenótipo da progênie sobre as características de crescimento.

2.3. Tendência genética das características de crescimento e reprodutivas

A obtenção das estimativas de tendência genética para as características contempladas nos programas de melhoramento genético é importante para visualização do progresso genético obtido no rebanho. Esses programas visam identificar os indivíduos superiores geneticamente e selecioná-los para serem pais da próxima geração. Os programas contam com os critérios de seleção que geralmente contemplam as características produtivas e reprodutivas.

Nos rebanhos de gado de corte, maior destaque é dado para as características de crescimento devido à facilidade de mensuração e por receberem maior ênfase na seleção em relação às características reprodutivas. Devido a ênfase dada às características de crescimento, essas possuem maiores ganhos genéticos em relação às características reprodutivas. Entretanto, as características reprodutivas, principalmente das fêmeas, também são importantes nos sistemas de produção; um exemplo é a de fêmeas que possuem menores intervalos de partos e conseqüentemente produzem mais bezerros em menos tempo (Aby et al., 2012). Portanto, é importante avaliar tanto as características de crescimento quanto as de reprodução para que elas evoluam favoravelmente.

As tendências genéticas são estimadas com base nos valores genéticos dos indivíduos para cada efeito genético e cada característica avaliada, geralmente realizada em função do ano de nascimento. No geral, as tendências são estimadas para verificar o

progresso genético em unidades da característica avaliada; a verificação desse progresso também pode ser avaliada pelo ganho genético.

Ao avaliarem a tendência genética, diversos autores reportaram tendências favoráveis para o efeito genético direto das características de crescimento (Gonçalves et al., 2011; Zuin et al., 2012; Abreu et al., 2017). Os ganhos genéticos anuais obtidos nos estudos variam de acordo com a população avaliada. Gonçalves et al. (2011) estimaram ganhos de 938,8 g/ano para o peso corporal ajustado para os 205 dias de idade e Lira et al. (2013), ganhos de 358,4 g/ano. Quando o enfoque na seleção dos animais é dado para as características de crescimento, cuidados devem ser tomados porque se pode aumentar o peso adulto ao logo das gerações. Na busca pelo aumento do peso dos animais como consequência direta, ocorre o aumento das exigências nutricionais de manutenção, produção e reprodução, aumentando assim os custos de produção, principalmente dos custos de alimentação desses animais.

Em estudo realizado por Zuin et al. (2012), que avaliaram a evolução do efeito direto e do efeito materno para o peso corporal ajustado aos 210 dias para bovinos da raça Nelore, os autores estimaram aumentos de 0,270 e 0,035 kg/ano, respectivamente. Ao avaliarem as tendências genéticas para o efeito materno, Ferraz Filho et al. (2002) obtiveram ganhos de 0,019 kg/ano para bovinos da raça Tabapuã avaliados aos 205 dias de idade. Já para bovinos da raça Canchin, Mello et al. (2002) obtiveram ganhos anuais de 0,106 kg/ano para o peso à desmama (240 dias de idade). Os ganhos genéticos obtidos para o efeito direto são mais rápidos em relação aos ganhos obtidos com os efeitos genéticos maternos das características de crescimento. Estudos na literatura estimaram resultados semelhantes para diferentes rebanhos de bovinos (Bernardes et al., 2012; Zuin et al., 2012; Lopes et al., 2016), confirmando que uma evolução está ocorrendo tanto para o efeito direto quanto para o efeito indireto da habilidade materna. Esses resultados

demonstram que os dois efeitos evoluem geneticamente, porém o efeito direto evolui mais rapidamente.

As características reprodutivas são de suma importância nos programas de melhoramento genético, logo o acompanhamento da evolução genética dos rebanhos é importante para verificar a efetividade do processo de seleção e para que não se tenha perdas na eficiência do sistema de produção. Tendências genéticas para a idade ao primeiro parto e a média de intervalo de parto foram estimadas com valores de 0,005 e 0,127 meses/ano (Bernardes et al., 2015). Esses autores concluíram que, para as características reprodutivas, os fatores de ambiente possuem maior importância como, por exemplo, o manejo alimentar que as fêmeas recebem antes da estação de monta, em relação aos fatores genéticos. Adicionalmente, os autores relataram que as estimativas de herdabilidade para as características reprodutivas também são baixas e espera-se que pouco progresso genético seja alcançado com a seleção para essas características. Assim como os demais parâmetros genéticos, a avaliação das tendências genéticas do rebanho é importante para a adequação dos critérios de seleção e para o delineamento de um sistema de produção eficiente em bovinos de corte, possibilitando quantificar geneticamente o direcionamento que está ocorrendo.

2.4. Correlações genéticas do efeito direto e materno das características de crescimento

Efeitos genéticos maternos geralmente atuam em oposição aos efeitos genéticos diretos, reduzindo a variância genética aditiva disponível para a seleção, sendo esta oposição quantificada pela correlação genética entre os efeitos. A redução da variância genética aditiva ocorre porque se aumenta a variância do efeito materno; a menor proporção da variância fenotípica será explicada devida aos efeitos genéticos aditivos

diretos. Assim, caso a seleção seja feita com base no valor fenotípico dos animais, uma resposta positiva para o potencial de crescimento estaria associada à redução na habilidade materna, caso exista correlação fenotípica entre essas características (Guterres et al., 2006).

Vargas et al. (2014) avaliaram bovinos da raça Brahman e estimaram correlações genéticas entre o efeito direto e materno para o peso avaliado aos 120 dias de idade negativas e altas (-0,70 [$\pm 0,03$]). De acordo com os autores, essas correlações foram obtidas devido à estrutura do banco de dados. Ao avaliar as características de crescimento pré-desmama, é adequado que no banco de dados parte das fêmeas que se tornaram mães também tenham seus registros fenotípicos para as características de crescimento; caso não se tenha essa adequação do banco de dados, as estimativas podem ser influenciadas pela inadequação dos dados (Vargas et al., 2014). Lopes et al. (2013) estimaram correlação genética entre o efeito direto e o materno para os pesos aos 120 e 240 dias de idade de -0,42 ($\pm 0,03$) e -0,48 ($\pm 0,02$), respectivamente. Esses autores concluíram que essas correlações sugerem antagonismo genético entre os dois efeitos que estão relacionados com o crescimento e a habilidade materna.

Em estudo que foi avaliado o efeito materno em idades pós-desmama, Boligon et al. (2010) observaram que as correlações genéticas entre o efeito materno diminuem quando as distâncias entre as idades aumentam, sendo que a maioria das correlações são maiores que 0,50. A quantificação das correlações entre os efeitos genéticos direto e maternos é importante para identificação dos indivíduos superiores. David et al. (2015) estudaram o impacto da avaliação incorreta da correlação genética entre os efeitos direto e materno sobre os valores genéticos em três espécies diferentes (ovelhas, coelhos e suínos), uma vez que na maioria dos estudos os modelos que consideram o efeito materno estimam correlações genéticas altas e negativas. Os autores concluíram que a influência

dessa correlação nos valores genéticos é mínima, dessa forma, não produzem resultados viesados.

2.5. Correlações genéticas do efeito materno com as características reprodutivas

As características reprodutivas das fêmeas possuem grande importância nos programas de melhoramento genético, porém são difíceis de serem avaliadas e interpretadas uma vez que são influenciadas por interações entre bezerro, touro e vaca (Mercadante et al., 2000). Diversas são as características reprodutivas importantes nos programas de melhoramento genético, como o perímetro escrotal e a idade ao primeiro parto. Entre as características reprodutivas das fêmeas, a que está mais relacionada com a eficiência reprodutiva nos rebanhos de bovinos de corte é o intervalo de parto, por estarem associados à longevidade produtividade das vacas (Perotto et al., 2006).

De maneira geral, as características reprodutivas das fêmeas apresentam baixas herdabilidade (Bernardes et al., 2015; Bertazzo et al., 2004; Mercadante et al., 2000). Há disponível na literatura estudos em que foi avaliada a correlação genética entre a habilidade materna e as características de crescimento, mas valores controversos para essas correlações foram reportados. Mercadante et al. (2000) estimaram correlações genéticas entre o efeito materno do peso aos 240 dias de idade com a idade ao primeiro parto (0,08), primeiro intervalo de parto (0,66) e eficiência reprodutiva (-0,33). De acordo com os autores, todos os valores apresentam sentido antagônico; dessa forma, matrizes que possuem maior efeito materno apresentam baixo desempenho reprodutivo.

A longevidade da matriz é o tempo em que esta permanece no rebanho, sendo fortemente influenciado pelas características reprodutivas do indivíduo. Bertazzo et al. (2004) estimaram correlação positiva entre a longevidade e o efeito materno para o peso

aos 365 dias de idade com valor de 0,39 e concluíram que a seleção para obtenção de maiores pesos implica em redução da longevidade e do efeito materno.

2.6. Trade-off: um desbalanceamento entre pais e filhos

Na biologia evolutiva, um conceito fundamental é que os organismos possuem recursos de energia limitados, uma vez que as suas necessidades são as mais diversas. Dentre essas, por exemplo, recursos energéticos para manutenção, saúde, produção e reprodução devem estar disponíveis. Assim, apesar de os recursos disponíveis de alimentos serem ilimitados devido à quantidade de funções que eles desempenharão em um organismo, passam a ser limitados (Roff, 1992). Os *trade-off* são considerados a compensação que ocorrerá em uma função do organismo para que outra possa ser realizada. Em termos de reprodução, um *trade-off* entre duas características reprodutivas que são amplamente estudadas são a qualidade da progênie, quantificada pelo desempenho dos filhos, e o número de descendentes produzidos (Wilson et al., 2009; Schroderus et al., 2012).

O *trade-off* entre pais e filhos ocorre quando os pais investem no desempenho de sua progênie deixando, em compensação, um número menor de descendentes no rebanho. Compreender o *trade-off* tem sido tema de muitas pesquisas em diversas espécies de animais que apresentam cuidados parentais (Lim et al., 2014; Kölliker et al., 2015; Ljungström et al., 2016). Estes cuidados parentais demandam investimento de tempo e recurso de energia dos pais, o que reduz a capacidade dos animais de produzir um maior número de descendentes (Royle et al., 2012). O investimento parental é benéfico evolutivamente apenas por melhorar no desempenho da progênie. Nesse contexto, com a melhora no desempenho, existe uma expectativa que a progênie seja selecionada para serem pais da próxima geração e, conseqüentemente, ocorra o sucesso

reprodutivo, logo a perpetuação dos genes do indivíduo. No geral, o investimento dos pais sobre os filhos é aquém a produção com a qual os pais foram selecionados (Kölliker et al., 2015).

Estudos relatam correlação negativa entre o desempenho dos filhos e a quantidade de filhos que uma fêmea produz (Walker et al., 2008; Kölliker et al., 2015; Ljungström et al., 2016). As pesquisas que avaliam o *trade-off* entre a quantidade e desempenho de descendentes buscam esclarecer se a seleção para o efeito materno ocasiona em perdas reprodutivas das fêmeas. Quando se considera que a produção de leite (avaliada pelo efeito materno) e a reprodução estão demandando recursos energéticos além do que o animal está ingerindo, seus recursos tornam-se limitados, consequentemente uma correlação fenotípica negativa ocorrerá entre essas duas características, caracterizando o *trade-off* (Lim et al., 2014). Essa correlação negativa leva a um déficit energético e a reprodução pode ser reduzida; esse fato pode ser explicado porque a mamada interrompe a liberação do hormônio liberador de gonadotrofina (GnRH) que, por sua vez, impede a liberação do hormônio luteinizante (LH; Campos et al., 2005). Dessa forma, o aumento do número de mamadas provoca o retorno mais lento da atividade ovariana, diminuindo a fertilidade (Pencai et al., 2011).

Lim et al. (2014), em um estudo de meta-análise, avaliando diferentes formas de *trade-off*, concluíram que o desempenho corporal da mãe possui correlação positiva, tanto com o desempenho dos filhos quanto com o número de filhos. Entretanto, a correlação negativa foi observada entre o desempenho da progênie e o número de filhos. Os autores ressaltaram que, para quantificar corretamente o *trade-off* entre as características, diferenças individuais precisam ser controladas.

Uma vez que o desempenho de um indivíduo é determinado pela alocação de recursos para determinadas funções fisiológicas e uma diminuição concomitante em

outras (Stearns, 1992; Roff, 2002), selecionar indivíduos para características antagônicas pode prejudicar sua eficiência no sistema de produção. Dessa forma, torna-se importante avaliar os *trade-offs* existentes em nível genético entre as características produtivas e reprodutivas em bovinos de corte. Com essa avaliação, será possível melhorar o direcionamento dos programas de melhoramento genético visando maior rentabilidade do sistema de produção e prolificidade das fêmeas.

Artigo Publicado: Plos One, August 16, 2018 doi.org/10.1371/journal.pone.0201392

3. GENETIC TRENDS AND TRADE-OFFS BETWEEN GROWTH AND REPRODUCTIVE TRAITS IN A NELLORE HERD

Luiza Rodrigues Alves Abreu¹, Virgínia Mara Pereira Ribeiro¹, Gabriela Canabrava Gouveia¹, Eduardo Penteadó Cardoso², Fabio Luiz Buranelo Toral^{1*}

¹Departamento de Zootecnia, Escola de Veterinária, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG 31270-901, Brazil;

²Fazenda Mundo Novo, BR050, km 125, Uberaba, MG 38040-970, Brazil.

*Corresponding author

Fabio Luiz Buranelo Toral. E-mail: flbtoral@ufmg.br

3.1. Introduction

Animal growth is important in livestock production and in natural populations because it is related with economic profit and adaptation (Wilhan, 1972; Jorge Júnior et al., 2007; Wolf and Wade, 2016). In addition, artificial and natural selections have been effective in changing growth along generations (Zuin et al., 2012; Hoffman et al., 2016). In mammalian species, direct and maternal genetic effects affect growth. The direct genetic effects is the sum of the additive effects of each gene affecting a certain trait (Moore et al., 1997; Head et al., 2012). Maternal effect is defined as the dam's phenotype contribution on the offspring's phenotype (Wilhan, 1972). It is possible to measure the maternal genetic effect by using the animal model that includes this effect. The maternal effect evaluation is mainly performed by pre-weaning growth traits because this is the moment that the calves are more dependent of the cows for feeding and protection. It is related to milk production and to parental investment that cows do in order to improve offspring performance (Wolf and Wade, 2009; Kölliker et al., 2015), and it has genetic and environmental components (Wilhan, 1972).

Indirect selection for improving maternal effects occurs through selection for pre-weaning growth of the offspring because there is an association between the maternal genotype and the offspring's phenotype (Wilhan, 1972; Wolf and Wade, 2009; 2016). However, the selection for the maternal effect can unfavorably affect the reproductive capacity of females (Kölliker et al., 2015), characterizing trade-offs between maternal effect and reproductive traits.

Trade-off between traits is the result of an unfavorable correlation between them (Garland, 2014). The trade-offs between maternal effects and reproductive traits of parents are conflicts present in all life-history evolution (Stearns, 1992). This kind of trade-off may happen because of limitation of the available amount of energy to perform

metabolic functions, such as the maintenance of the reproductive cycle (Garland, 2014; Roff, 2002; Stearns, 1989). It may also happen because of the differences between the genetic potential for milk production and reproductive physiology (Roff, 2002; Stearns, 1992).

Trade-offs can occur at genetic or phenotypic levels and generally happen between different traits measured in the same individual (Kölliker et al., 2015; Ljungström et al., 2016) or in different individuals (Lim et al., 2014). There are few studies that aimed at quantifying genetic trade-offs between maternal effect and reproductive performance of parents and, although evidences of their existence (Kölliker et al., 2015), significant effects were not found yet, because of lack of statistical power (Ljungström et al., 2016). In this sense, studies that properly identify trade-offs at genetic level are important to understand the genetic basis that influence parental care and its influence in expressing the phenotype of interest in the populations. Therefore, our objectives were to evaluate the genetic trends and trade-offs between pre-weaning growth and reproductive traits in cattle (*Bos taurus indicus*). Genetic parameters and trends of pre-weaning growth and calving intervals were estimated. The trade-offs between direct and maternal genetic of pre-weaning growth and direct effects of calving intervals were inferred through genetic correlation and regressions analysis.

3.2. Material and methods

3.2.1. Data

Nellore is a zebu breed (*Bos taurus indicus*) developed in tropical regions and it accounts for approximately 40% of Brazilian cattle herd. The database used in this study contained records of Nellore animals born between 1994 and 2015 in a commercial herd.

This herd underwent to selection for over 38 years and has animal records up to nine generations. The main selection criteria were related to growth traits. Data structure of this herd was suitable for this study because contained data regarding pre-weaning growth and reproductive traits of cows and regarding their calves for estimation of maternal genetic effects (Table 5 in S1 File). Animals were raised in a commercial farm located in Brotas, São Paulo state, Brazil (22°10'44.69"S and 48°01'20.9"W, 647 m of altitude, and Cfa Köppen-Geiger climate classification), until 2000. In 2001, the animals were transferred to another farm in Uberaba, Minas Gerais state (19°24'33.3"S and 48°06'34.5"W, 840 m of altitude, and Aw Köppen-Geiger climate classification). Animals were kept on pastures with free access to mineral supplementation throughout the year. The predominant grass (>80%) in both locations was from *Urochloa* genus and the stocking rate was approximately 0.98 animal units per hectare (one animal unit is equivalent to a 450-kg animal.). During the cow-calf phase, calves were kept with their dams in 30-hectare pastures and weaned at approximately 205 days of age.

When editing the database for body weight (BW), to calculate it in standard ages (in the case of BW120), information of animals with measurements performed between 75 and 165 days of age were utilized. From this body weight, birth weight was subtracted and the average daily gain was calculated and then the value obtained was multiplied by 120 days. Summing the value with birth weight, the body weight at 120 days of age (BW120) was obtained. Regarding BW205, the same procedure was realized, but with phenotypic data of animals between 160 and 250 days of age. These both measurements were considered as pre-weaning growth traits. Calving interval (CI), calculated as the difference between calving dates from two consecutive calvings, was used as reproductive trait considering the first, second, third, and fourth calving intervals (CI1, CI2, CI3, and CI4, respectively) when editing the data. We considered birth and calving

date observations from 1994 to 2014. Calving intervals outside the range between 280 and 1448 days were discarded. Descriptive statistics regarding the data set used in the analyses are presented in Table 1.

Table 1. Summary statistics¹ for pre-weaning growth and reproductive traits² of Nellore cattle

Trait	n	\bar{X}	sd	CV(%)	Minimum	Maximum
BW120, kg	16,062	123.99	18.62	15.02	41.81	197.83
BW205, kg	16,812	177.53	27.57	15.53	60.48	289.30
CI1, days	2,536	553.24	181.04	32.73	300.00	1,448.00
CI2, days	1,915	485.31	153.26	31.58	313.00	1,419.00
CI3, days	1,436	455.54	144.91	31.81	308.00	1,211.00
CI4, days	1,114	445.32	137.17	30.80	310.00	1,094.00

¹n = number of records; \bar{X} = mean; sd = standard deviation; CV = coefficient of variation; ² BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval.

3.2.2. Models

The genetic analysis of maternal ability and reproductive traits was performed through two-trait animal model (Henderson, 1973; Wilson et al., 2010). These animal models were used to obtain the genetic parameters and the estimated breeding values (EBV) in order to calculate the genetic trends and to infer about the presence of trade-

offs. The bivariate animal model analyses were performed between pre-weaning growth and reproductive traits.

The general statistical model for pre-weaning growth was:

$$y_{ijklm} = \mu + a_i + m_j + pm_j + FE_k + b_1 AGE_l + c_1 ADC_m + c_2 ADC_m^2 + e_{ijklm},$$

in which y_{ijklm} represents the BW120 or BW205 for animal i ; μ is the general constant present in all observations; a_i is the additive genetic effect of the animal i ; m_j is the maternal genetic effect of the dam j , which is the animal's mother; pm_j represents the permanent maternal environmental effect of the dam j ; FE_k is the fixed effect of the k management group of the animal on the weighting day; b_1 is the regression coefficient associated with the linear effect of the calf age to the evaluation (AGE_l); c_1 is the regression coefficient associated to the linear effect of the age of the dam at calving (ADC_m); c_2 is the regression coefficient associated to the quadratic effect of the age of the dam at calving (ADC_m^2); and e_{ijklm} is the associated error for each observation. The management groups were composed of animals from the same sex and raised in the same pasture. Groups with at least four animals were considered. The analyzed database had 882 and 954 groups for BW120 and BW205, respectively.

The general statistical model utilized for reproductive traits was:

$$y_{ijk} = \mu + a_i + EB_j + EC_k + e_{ijk},$$

in which y_{ijk} represents the CI1, CI2, CI3 or CI4 for animal i ; μ is the general constant present in all observations; a_i is the additive genetic effect of the animal i ; EB_j is the fixed effect group at birth j ; EC_k , is the fixed effect group at calving k ; e_{ijk} is the

associated error at each observation. The fixed effect groups at birth was composed of the following factors: year of birth, month of birth, and their interaction, totaling 90, 75, 65 and 60 groups for CI1, CI2, CI3 and CI4, respectively. The fixed effect group at calving was composed of calving year preceding to the interval, calving month, and their interaction, totaling 91, 86, 70 and 64 groups for CI1, CI2, CI3 and CI4, respectively. Detailed information about the statistical models and their assumptions can be found in the Supplementary Materials and methods.

3.2.3. Genetic trends

Genetic trends of direct effects for pre-weaning growth and reproductive traits and maternal effects for BW120 and BW205 were calculated through linear regression of the EBV as a function of the generation coefficient of the animals. The generation coefficients were calculated according to the formula:

$$GCI = \left(\frac{GCS_i + GCD_i}{2} \right) + 1$$

in which GCI represents the generation coefficient of the individual i ; GCS_i is the generation coefficient of the sire of animal i ; and GCD_i is the generation coefficient of the dam of animal i . Regression coefficients of the genetic trends were tested by using the F test.

3.2.4. Regressions of estimated breeding value

The EBV for direct effects for reproductive traits (CI1, CI2, CI3 and CI4) were regressed as a function of maternal and direct EBV for pre-weaning growth traits (BW120 or BW205). These regressions were performed to base the inferences about the trade-offs.

The regressions of direct EBV for reproductive traits in terms of direct EBV of BW120 or BW205 have considered information of cows having reproductive trait data and their own BW information (BW120 or BW205). In the regressions of the direct EBV of calving interval over maternal EBV of BW120 or BW205, we considered information of dams that had reproductive trait data and offspring with BW record (BW120 or BW205). In this way, all regressions have been considered the genetic values from animals that had phenotypic information for both traits.

3.3. Results

3.3.1. Genetic trends of pre-weaning growth and reproductive traits

Posterior means of heritabilities and correlations are presented together with their lower and upper limits of the highest posterior density intervals (HPD) with 90% of the samples (between parentheses). The direct heritabilities of BW120 and BW205 were 0.23 (0.17; 0.27) and 0.23 (0.18; 0.27), respectively. The maternal heritabilities of BW120 and BW205 were 0.10 (0.07; 0.13) and 0.08 (0.05; 0.11), respectively. The genetic correlations between direct and maternal effects of BW120 and BW205 were not different of zero and the posteriori means were 0.18 (-0.36; 0.00) and 0.02 (-0.19; 0.21), respectively. The ratio between the maternal permanent environmental effect and the phenotypic variances of BW120 was 0.14 (0.11; 0.16) and of BW205 was 0.14 (0.12; 0.16).

The direct heritabilities of first, second, third and fourth calving intervals were 0.09 (0.03; 0.14), 0.09 (0.04; 0.15), 0.10 (0.03; 0.17) and 0.10 (0.01; 0.20), respectively. Complementary information about covariances of pre-weaning growth and calving intervals can be found in Table 6 in S1 File.

Direct genetic trends of BW120 and BW205 were positive and significant ($P < 0.0001$), with average changes of 1.58 kg/generation for BW120 and 2.65 kg/generation for BW205 (Table 2 and Fig 3 in S1 File). Maternal genetic trends of BW120 and BW205 were positive and significant ($P < 0.0001$), with average changes of 0.10 kg/generation for BW120 and 0.16 kg/generation for BW205 (Table 2 and Fig 4 in S1 File).

Table 2. Estimates for genetic trends (standard error) of direct and maternal effects of pre-weaning growth traits¹ on each two-trait analysis with calving intervals

Trait	Direct effect (kg/generation)		Maternal effect (kg/generation)	
	BW120	BW205	BW120	BW205
² CI1	1.58 (0.03)	2.64 (0.04)	0.09 (0.01)	0.18 (0.02)
CI2	1.60 (0.03)	2.65 (0.04)	0.09 (0.01)	0.13 (0.01)
CI3	1.58 (0.03)	2.66 (0.04)	0.11 (0.01)	0.16 (0.02)
CI4	1.56 (0.03)	2.64 (0.04)	0.12 (0.01)	0.16 (0.02)

¹BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; ²CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval; Each linear regression coefficient of the estimated breeding value was calculated according to each two-trait combination analysis; all linear regression coefficient were significant ($P < 0.0001$).

Direct genetic trends of calving intervals were also positive and different of zero ($P < 0.0001$), with average changes of 4.27, 3.20, 6.09 and 3.48 days/generation, for CI1, CI2, CI3 and CI4, respectively (Table 3 and Fig 5 in S1 File).

Table 3. Estimates of genetic trends (standard error) of direct effects of calving intervals¹ on each two-trait analysis with pre-weaning growth

Trait ²	Direct effect (days/generation)			
	CI1	CI2	CI3	CI4
BW120	4.23 (0.23)	3.00 (0.46)	5.00 (0.55)	2.60 (0.45)
BW205	4.31 (0.42)	3.39 (0.46)	7.18 (0.55)	4.36 (0.76)

¹CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval; ²BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; Each linear regression coefficient of the estimated breeding value was calculated according to each two-trait combination analysis; all linear regression coefficient were significant ($P < 0.0001$).

3.3.2. Trade-offs between direct effects of pre-weaning growth and calving intervals

Genetic correlations between direct effects of pre-weaning growth (BW120 and BW205) and the direct effects of calving intervals did not differ from zero, except the genetic correlation between BW205 and CI3 (Table 4). However, the regression coefficients for direct EBV of reproductive traits over direct EBV of pre-weaning growth traits were statistically significant ($P < 0.0001$, Fig 1 and Table 7 in S1 File).

Table 4. Posterior means (lower and upper limits of the highest posterior density interval with 90% of samples) of the correlations¹ between pre-weaning growth² and calving intervals³

		CI1	CI2	CI3	CI4
r_a	BW120	0.20 (-0.12; 0.56)	0.25 (-0.08; 0.61)	0.11 (-0.28; 0.55)	-0.06 (-0.57; 0.64)
	BW205	0.25 (-0.13; 0.62)	0.31 (-0.01; 0.62)	0.47 (0.09; 0.87)	0.17 (-0.20; 0.58)
r_{am}	BW120	0.31 (0.04; 0.58)	0.16 (-0.13; 0.46)	0.37 (0.10; 0.68)	0.52 (-0.05; 0.96)
	BW205	0.33 (0.00; 0.64)	0.21 (-0.09; 0.52)	0.32 (-0.01; 0.62)	0.26 (-0.12; 0.58)
r_e	BW120	0.00 (-0.07; 0.07)	0.02 (-0.06; 0.10)	0.06 (-0.03; 0.16)	0.07 (-0.04; 0.18)
	BW205	0.00 (-0.07; 0.07)	0.04 (-0.03; 0.12)	-0.04 (-0.13; 0.04)	0.02 (-0.08; 0.11)
r_p	BW120	0.06 (0.01; 0.11)	0.08 (0.02; 0.14)	0.11 (0.04; 0.18)	0.10 (0.02; 0.18)
	BW205	0.07 (0.02; 0.12)	0.10 (0.04; 0.16)	0.07 (0.01; 0.14)	0.08 (0.00; 0.16)

¹ r_a = genetics correlations between direct effects; r_{am} = genetics correlations between maternal and direct effects; r_e = environmental correlations; r_p = phenotypic correlations; ²BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; ³CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval; in red is the amount of samples below zero, in percentage.

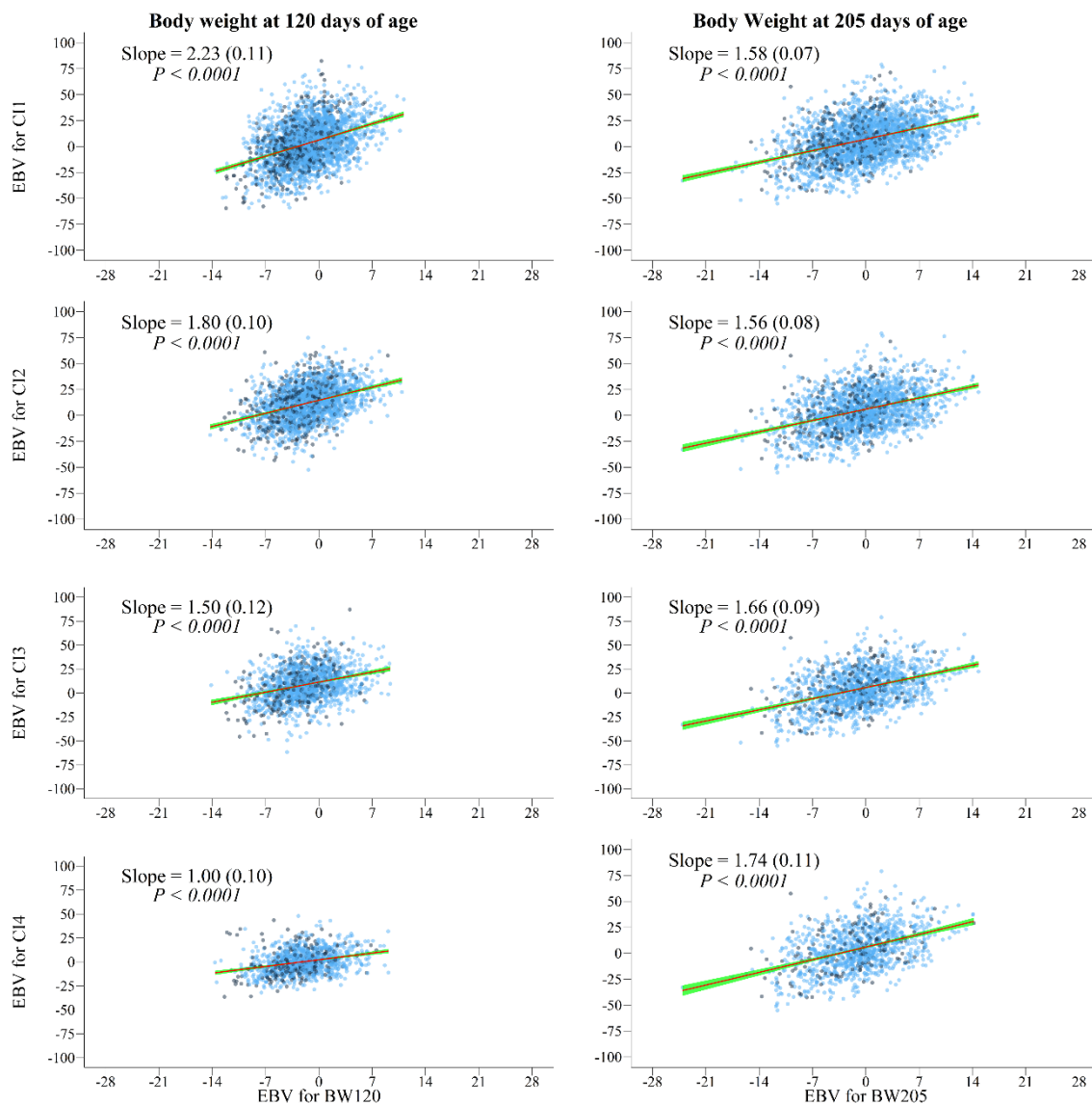


Fig 1. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects of the first (CI1), second (CI2), third (CI3) and fourth (CI4) calving intervals over the EBV for direct effects of body weight at 120 and 205 days of age. The EBV for each animal is represented by the blue dots, the linear regression of EBV is represented by the red line) and the confidence interval is represented by the blue line). Slope (standard error) and significant level are depicted for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

The results showed that for every additional change (1 kg) in direct EBV of pre-weaning growth traits we can expect the calving intervals to increase by an average of 1.6 days (Fig 1 and Table 7 in S1 File). Which can be interpreted as the average change in the EBV of calving intervals for every additional change in the direct EBV of BW120 or BW205.

3.3.3. Trade-offs between maternal effects of pre-weaning growth and calving intervals

In general, the genetic correlations between maternal effects of pre-weaning growth traits and the direct effect of calving intervals were not different from zero (Table 4). However, the regression coefficients for direct EBV of reproductive traits on maternal EBV of pre-weaning growth traits were statistically significant ($P < 0.0001$, Fig 2 and Table 7 in S1 File). One-kilogram increase in maternal EBV of pre-weaning growth traits will increase the calving interval by an average of 3 days (Fig 2 and Table 7 in S1 File).

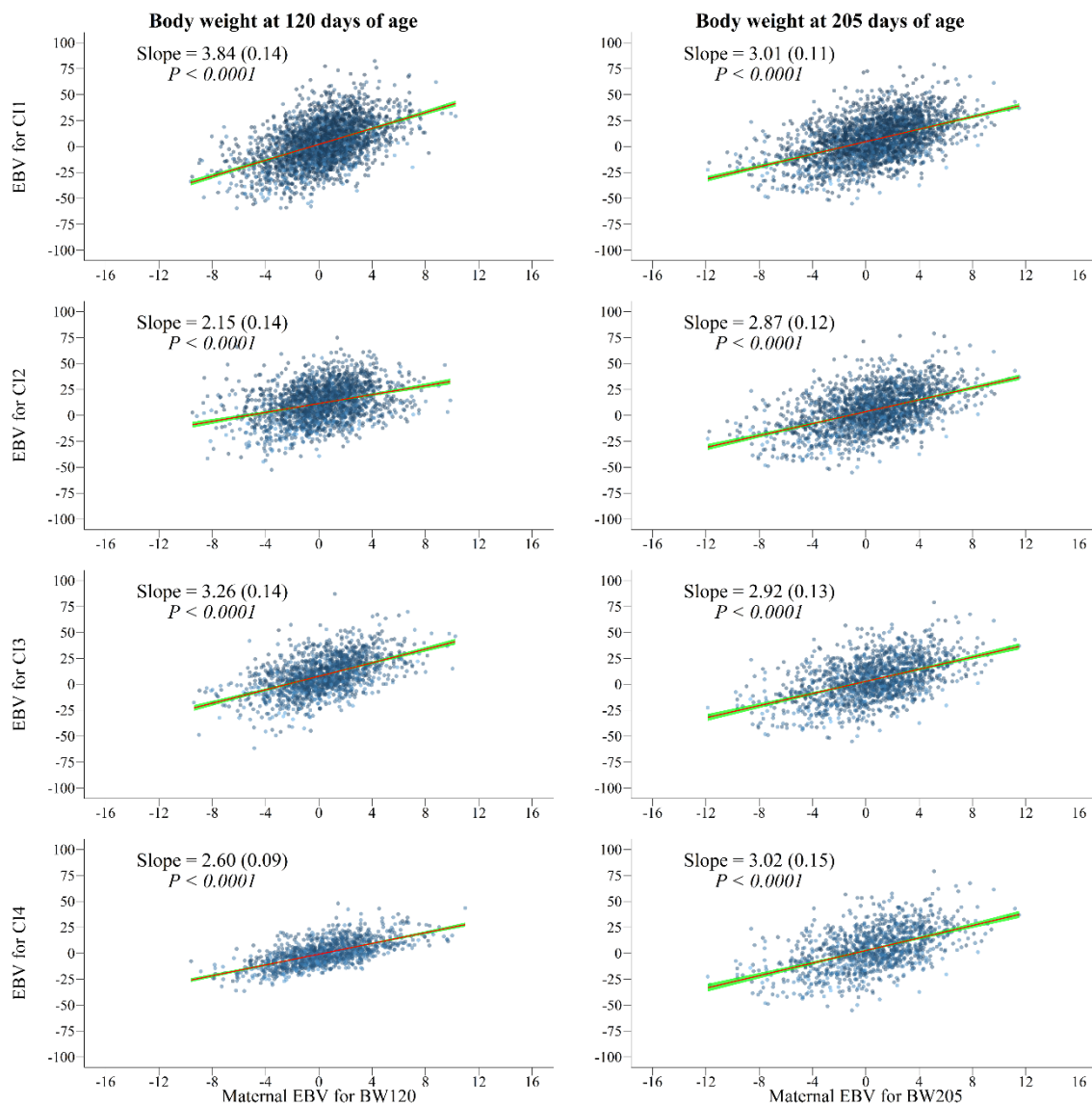


Fig 2. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for first (CI1), second (CI2), third (CI3) and fourth calving interval (CI4) over estimated breeding values (EBV) for maternal effects for body weight at 120 and 205 days of age. The EBV for each animal is represented by the blue dots, the linear regression of EBV is represented by the red line) and the confidence interval is represented by the blue line). Slope (standard error) and significant level are depicted for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

At this point, it is also important to highlight that selection to increase genetic maternal effects of pre-weaning growth can be more impairing to dam reproduction compared with selection to increase genetic direct effects. To confirm this result we computed the confidence intervals for the regression coefficients for direct and maternal EBV and they were not overlapped (Table 7 in S1 File).

3.3.4. Residual and phenotypic correlations between pre-weaning growth and calving intervals

Residual correlations between pre-weaning growth and calving intervals were not different from zero, and phenotypic correlations were of low magnitude but significant, except the phenotypic correlation between BW205 and CI4 (Table 4).

3.4. Discussion

3.4.1. Statistic model approach

The understanding of issues concerning trade-offs depends of the knowledge at both phenotypic and genetic levels (Stearns, 1992). In this sense, the statistical “animal” model allows to estimate genetic and non-genetic effects that affect multiple traits in animal populations along generations properly (Henderson, 1973; Wilson et al., 2010). One previous study showed the existence of phenotype variance for trade-offs between offspring performance and reproductive traits (Kölliker et al., 2015), and another one failed to detect any additive genetic variances in offspring size and number probably because of insufficient statistical power (Ljungström et al., 2016). Long term experiments (multiple generations), well designed data recording schemes and robust statistical model

are needed to increase the accuracy and the precision of parameter estimates to infer about evolution, associations and trade-offs between traits.

In a long-term experiment, the modelling of year and season of birth, and management conditions effects are very important. In addition, when traits under evaluation are also affected by genetic and non-genetic maternal effects (e.g. BW120 and BW205), the statistical model needs to contemplate additional terms that control the factors which affect these traits.

Furthermore, the accuracy and the precision of covariance parameters estimates for direct and maternal effects are affected by the availability of phenotypic measurements of the dams and of their progenies (Maniatis and Pollot, 2003). And the accuracy and the precision of covariance parameters estimates in multiple trait analyses are also affected by the percentage of animals with phenotypic measurement of the multiple traits (Mrode, 2014). The multiple generations (nine generations) and phenotypic recording scheme (S1 File), and the robust animal model with genetic (direct and maternal), non-genetic (maternal permanent environment, age, contemporary groups, etc) effects we used in this study met these requirements and we expect our estimates are suitable for inference about our objectives, especially in mammalian species. The study was mainly based on the inference of the trade-offs between the pre weaning growth and reproductive traits.

3.4.2. Genetic trends of pre-weaning growth and reproductive traits

The phenotypic records used in this study are from a commercial farm and selection has been performed to increase BW at weaning (\approx 205 days) and post-weaning (\approx 550 days). At weaning, the lighter calves (\approx 50% of males and 30% of females) are

culled and the rest are kept for post-weaning evaluation. At the end of the post-weaning evaluation, only the young bulls with the highest pre-weaning growth rate are kept to replace old bulls and only the heifers that conceive before 30 months of age are kept to replace open cows.

Body weight has moderate heritability (Mercadante et al., 2000; Lopes et al., 2013), and BW at different ages are genetically correlated (Lopes et al., 2013; Boligon et al., 2010). Thus, improvement of BW120 and BW205 occurred as a consequence of indirect and direct selection (Mercadante et al., 2003) (*e.g.*, selection for improving BW measured in further ages).

The direct genetic effects are larger than maternal genetic differences (Table 6 in S1 File) (Mercadante et al., 2000; Cortés-Lacruz et al., 2017). Maternal genetic effect depends of milk production, which has low to moderate heritability (Cortés-Lacruz et al., 2017; Yin et al., 2017) and other maternal traits for example calf birth weight (Yin et al., 2017), that affect BW of calves indirectly. Thus, the phenotypic selection to increase BW will affect the averages of direct genetic effect but will not interfere on the averages of maternal genetic effect (Table 2, Fig 3 in S1 File and Fig 4 in S1 File).

Our results showed that direct and maternal genetic effects of pre-weaning BW in cattle are not correlated. These are in disagreement with previous studies, which reported negative correlation (≈ -0.4) between direct and maternal effects (Lopes et al., 2013; Bertazzo et al., 2004). However, statistical tests for correlations are not always reported and negative estimates might be more associated with data structure (Maniatis and Pollott, 2003; David et al., 2015) than with the influence of genes that affect both direct and maternal effects (Koch, 1972). The genetic correlation between the direct and maternal effect did not differ from zero and the genetic trend for each trait was positive, indicating

an independent increase of the genetic potentials for the studied traits throughout generations (Table 2, Fig 3 in S1 File and Fig 4 in S1 File).

Calving interval heritability is low (Bernades et al., 2015; Martínez et al., 2016) and unknown environmental factors and non-additive genetic effects are responsible for most of the differences between animals. Calving interval is not directly addressed in the selection program of the studied herd but cows that fail to calve in two consecutive seasons are culled. The positive genetic trends showed that this criterion is not effective to reduce calving intervals (Table 3 and Fig 5 in S1 File) since unfavorable correlations between BW and CI can be observed. Thereby, the unfavorable increase in the average of calving intervals over generations might be indirectly caused by the selection of other traits, for instance, pre-weaning BW.

3.4.3. Trade-offs between direct effects of pre-weaning growth and reproductive traits

The genetic correlations estimates of the present study (Table 4) and others from the literature (Mercadante et al., 2000; Bernardes et al., 2015; Cruz et al., 2016) indicated lack of association between direct effect of pre-weaning growth and calving intervals in cattle. But the regression coefficients of direct effect of pre-weaning growth were significant indicating the existence of genetic trade-offs between direct effects of pre-weaning growth and reproductive traits (Fig 1 and Table 7 in S1 File). The breeding values regressed in function of the breeding value for the other trait allows to observe the genetic influence that each trait has over the other one. Regarding this regression it was possible to infer that animals with higher breeding values for the direct effect of the pre-weaning traits also have the highest breeding values for the direct effect of the

reproductive traits. Thus, the effects possibly masked by the correlation analysis can be seen by regression analysis, which also verifies the relationship between two variables.

Body weights in different ages are moderately to highly correlated (Lopes et al., 2013; Lopes et al., 2016). In this manner, selection to increase pre-weaning growth in early ages (pre- or post-weaning) will lead to an increase in BW at mature ages (Bolgen et al., 2010). As cows became heavier along generations, their nutritional requirements also increase and energy supply from pasture may not be enough to meet their requirements (Sartori and Guardiero, 2010). Therefore, a negative impact in reproduction might occur (Garland, 2014).

3.4.4. Trade-offs between maternal effects of pre-weaning growth and reproductive traits

Genetic correlations between maternal effects of pre-weaning growth and direct effects of calving interval were not significant to indicate the presence of trade-offs (Table 4). Weak genetic associations (0.02 to 0.04) between weaning BW and first calving interval were also reported in previous studies with cattle (Mercadante et al., 2000). However, the regression coefficients of maternal effect were significant indicating the presence of genetic trade-offs between maternal effects of pre-weaning growth and reproductive traits (Fig 2 and Table 7 in S1 File).

Calves that are heavier at weaning, for instance, are more desirable in a livestock framework because they can reach the slaughter weight earlier than lighter calves. Notwithstanding, the cow needs to invest energy resources to wean a heavy calf. Increasing milk production is an expensive investment in this process, with an increase in energy requirement (NRC, 2016) and a negative impact in the reproduction endocrinology (Stearns, 1992; Roff, 2002). In addition, our results showed that selection

for increasing pre-weaning growth will lead to an undesirable increasing in the calving intervals. In the artificial selection point of view, selection index or independent culling levels are useful selection methods to improve pre-weaning growth and reproductive traits in the desirable directions. In the natural selection point of view, those two groups of traits will evolve toward a balance. This increase in pre-weaning growth reflects on calving interval (Fig 2 and Table 7 in S1 File) and leads to small offspring number along the reproductive life (Kölliker et al., 2015).

3.4.5. Residual and phenotypic correlations between pre-weaning growth and calving intervals

The residual correlations between pre-weaning growth and calving intervals were not significant (Table 4) and indicate that those environment factors that affect pre-weaning growth cannot be considered the same that affect calving interval. Pre-weaning growth and calving intervals are measured in different ages. While growth traits are assessed at 120 and 205 days of age, calving interval is assessed in 3-year-old animals, approximately, since this is the average age for the first calving in the evaluated herd. However, the residual correlation between pre-weaning growth and reproductive traits might be significant when both traits are measured in the same animal and at the same time (Mercadante et al., 2000).

The phenotypic correlations between pre-weaning growth and calving intervals were low but significant (Table 4). These values corroborate the estimate of 0.06 previously published by Mercadante et al. (2000). Phenotypic correlation is a combination of genetic and residual variances and covariances (Falconer and Mackay, 1996). Despite the non-significant genetic and residual correlations, phenotypic

correlations were associated with narrow highest posterior density intervals and were significant. The results presented in Table 4 showed that genetic correlations were not significant but they were the main causes of phenotypic correlations.

3.4.6. Impact of selection for direct or maternal effects of pre-weaning growth traits on reproductive traits

We observed that regression coefficients of maternal effects were greater than regression coefficients of direct effects of pre-weaning growth traits (Figs 1 and 2, and Table 7 in S1 File). This result shows that the same increase in both maternal and direct effects of pre-weaning growth (one kilogram) will lead to different impairment in direct effect of calving intervals (~ 3 days vs ~ 1.6 days).

Maternal effect of pre-weaning growth is associated with milk yield (Cruz et al., 2016) (and milk consumption), and milk yield is associated with reproductive endocrinology (Roff, 2002). The selection for milk yield increases blood concentrations of somatotropin and prolactin, stimulators of lactation, and decreases insulin, hormone that is antagonistic to lactation, these changes in hormone concentration promote higher milk yield but may be potentially detrimental to other physiological functions, such as reproduction (Nebel and McGilliard, 1993). So, reproductive endocrinology affects calving interval through the interaction between reproductive and productive hormones. On the other hand, direct effect of pre-weaning growth is associated with growth itself, and its effect on reproduction is indirectly because it affects the nutritional requirements of the animals.

Selection is efficient to increase the means of pre-weaning growth traits in cattle. There are trade-offs between direct and maternal genetic effects of pre-weaning growth

and direct genetic effects of reproductive traits in cattle. Therefore, the increase of female investment to wean heavier offspring brings negative effects on its reproductive performance.

3.5. Supporting Information

S1 Data. Database with information of relationship matrix, phenotype and fixed effect groups of the studied animals.

S1 File. Supplementary material and methods, and tables A, B, and C

Fig 3. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generations. The EBV of each animal is represented by gray dots, the means of EBV for each generation, by green dots), genetic trends of EBV, by red line, and the confidence interval by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

Fig 4. Variation of estimated breeding values (EBV) for maternal effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by the red line, and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

Fig 5. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for first calving interval (CI1), second calving interval (CI2), third calving interval (CI3) and fourth calving interval (CI4) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by red

line and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

3.5.1. S1 File. Supplementary materials and methods

The analyses were accomplished according to models previously described in the methodology, through Bayesian methods by using Gibbs sampler in two-trait analyses.

In matrix notation, the general model used in the analyses was:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & \phi \\ \phi & X_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & \phi \\ \phi & Z_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_1 & \phi \\ \phi & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} m_1 \\ 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} V_1 & \phi \\ \phi & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} mp_1 \\ 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \end{bmatrix}$$

in which y_h represents the vector with h trait observations ($h = 1$ for BW120 or BW205) or ($h = 2$ for CI1, CI2, CI3 or CI4); X_h is the incidence matrix of fixed effects of trait h ; b_h represents the vector with the solution for fixed effects; Z_h is incidence matrices for direct additive genetic random effects of the h trait; W_1 is the incidence matrix of the maternal genetic random effects for BW120 or BW205; V_1 is the incidence matrix of permanent maternal environmental random effects for BW120 or BW205; a_h , m_1 and mp_1 are vectors with solutions of direct additive genetic random effects, maternal and maternal permanent environment referents effects for BW120 or BW205; e_h is the vector of associated residuals at each observation; h , $h = 1$ for BW120 or BW205 and $h = 2$ for CI1, CI2, CI3 or CI4.

The assumed assumptions for random effects were:

$$\begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ m_1 \\ mp_1 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} \sim MVN \left\{ \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} A\sigma_{a_1}^2 & A\sigma_{a_1,a_2} & A\sigma_{a_1,m_1} & 0 & 0 & 0 \\ & A\sigma_{a_2}^2 & A\sigma_{a_2,m_1} & 0 & 0 & 0 \\ & & A\sigma_{m_1}^2 & 0 & 0 & 0 \\ & & & I_{V_1}\sigma_{mp_1}^2 & 0 & 0 \\ & & & & I_1\sigma_{e_1}^2 & I_V\sigma_{e_1,e_2} \\ & & & & & I_2\sigma_{e_2}^2 \end{bmatrix} \right\}$$

in which A represents the relationship matrix (25,343 animals); $\sigma_{a_h}^2$ is the direct additive genetic variance for trait h ; $\sigma_{m_1}^2$ is the maternal genetic variance for BW120 or BW205; $\sigma_{mp_1}^2$ is the variance of the permanent maternal environmental effect for BW120 or BW205; $\sigma_{e_h}^2$ is the residual variance for the h trait; $\sigma_{h,h'}$ is the covariance between the h and h' effects; I_{V_1} is the identity matrix which order has the same number of dams with evaluated calves for the 1 trait, and I_1 and I_2 are identity matrices which orders have the same number of observations of h traits.

The assumed *a priori* distributions for the parameters of interest were uniform distribution for the fixed effects $\left(\begin{bmatrix} b_1 & b_2 \\ \sim & \sim \end{bmatrix} \right)$, with normal distributions assumed for the random effects $\left(\begin{bmatrix} a_1 & a_2 & m_1 \\ \sim & \sim & \sim \end{bmatrix} \middle| G, mp_1 \middle| I_{V_1} \sigma_{mp_1}^2 \right)$ and $\left(\begin{bmatrix} e_1 & e_2 \\ \sim & \sim \end{bmatrix} \middle| R \right)$; inverse Wishart distributions, which were assumed for covariance matrices $(G_0 | S_a, \nu_a)$ and $(R_0 | S_e, \nu_e)$ and inverse chi-square distribution (X^{-2}) was assumed for the variance $\sigma_{mp}^2 | S_{mp}, \nu_{mp}$, in which $G = G_0 \otimes A$ is the genetic covariance matrix; G_0 is the genetic covariance matrix between the pre-weaning growth and reproductive traits (the pre-weaning growth traits had the maternal and direct genetic effects and the reproductive traits had only the direct genetic effect); S_a and S_e are hyperparameters of the the inverse Wishart distribution; and ν_a and ν_e are degrees of freedom of inverse Wishart distribution of genetic covariances; ν_{mp} and S_{mp} are the hyperparameters of inverse chi-square distributions; $R = R_0 \otimes I_{NR_i}$ is the residual covariance matrix; R_0 is the residual covariance matrix between the pre-weaning growth and reproductive traits. Information about the *a posteriori* complete conditional distributions can be found in Sorensen and Gianola (2010).

The complete conditional distribution samples were obtained through Gibbs sampler by using the GIBBS1F90 software (Misztal et al., 2015). We considered 1,100,000 chains with initial burn in of 100,000 samples and samples of covariance component values at each 100 cycles. The chain size were defined by preliminary analyses, according to the Raftery and Lewis (1992) method, available in the BOA Package (Smith, 2005) of the R software (The R Foundation for Statistical Computing, 2015). The chains convergence was evaluated according to the criterion proposed by Geweke (1992), also available in the same software, and by visual inspection of the sample values at each interaction.

The *a posteriori* distribution samples of each two-trait analysis were grouped in such a way that there were genetic parameters of 40,000 samples of pre-weaning growth traits and 20,000 samples of the reproductive traits. The calculated genetic parameters were heritability from direct (h_d^2) and maternal (h_m^2) effects and the ratio of permanent maternal environmental variance and the phenotypic variance (c^2), as follow:

$$h_d^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}; h_m^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma_p^2}; c^2 = \frac{\sigma_{mp}^2}{\sigma_p^2};$$

in which $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{mp}^2 + \sigma_{am} + \sigma_e^2$ represents the phenotypic variance for pre-weaning growth traits; and $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$ represents the phenotypic variance for reproductive traits

The average of the analyzed genetic parameters were obtained as well as the highest posterior density interval with 90% of the *a posteriori* samples (HPD90) aiming to verify the uncertainty on the prediction. The high density intervals are created for each parameter of the model from the cumulative function distribution of the samples as the shortest interval to which the difference in the estimated values for cumulative

distribution of samples at the end of each interaction is a nominal probability, assuming a unimodal distribution (Plummer et al., 2016). The correlation in which HPD90 values include zero value did not differ from zero.

3.5.2. Supplementary tables

Table 5. Number of records of pre-weaning growth¹ and calving intervals² (diagonal) and number of animals with pre-weaning growth and reproductive traits (above diagonal)

	BW120	BW205	CI1	CI2	CI3	CI4
BW120	16,062	14,936	2,027	1,533	1,150	878
BW205		16,812	2,157	1,637	1,238	955
CI1			2,536	1,895	1,420	1,099
CI2				1,915	1,435	1,113
CI3					1,436	1,113
CI4						1,114

¹BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; ²CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval.

Table 6. Posterior means (lower and upper limits of the highest posterior density interval with 90% of samples) of the (co)variance components¹ of pre-weaning growth² and calving intervals³

	BW120	BW205	CI1	CI2	CI3	CI4
σ_a^2	51.42 (39.39; 62.75)	91.84 (71.86; 111.90)	2,517 (842; 4,186)	1,845 (745; 2,908)	1,859 (583; 3,158)	1,834 (165; 3,617)
σ_m^2	23.34 (16.12; 30.27)	33.59 (22.74; 44.25)				
σ_{am}	-6.33 (-3.10; 0.59)	0.82 (-9.78; 12.01)				
σ_{mp}^2	30.78 (25.47; 35.73)	56.78 (47.55; 66.01)				
σ_e^2	128.01 (121.10; 134.70)	223.50 (211.80; 235.20)	26,432 (24,680; 28,410)	17,706 (16,350; 19,030)	16,606 (14,990; 18,140)	15,901 (13,670; 18,020)
σ_p^2	227.22 (221.20; 233.18)	406.54 (395.61; 417.48)	28,949 (27,508; 30,367)	19,552 (18,384; 20,637)	18,465 (17,206; 19,659)	17,736 (16,389; 19,136)

¹ σ_a^2 = additive genetic variance; σ_m^2 = maternal genetic variance; σ_{am} = additive and maternal genetic (co)variance; σ_{mp}^2 = maternal permanent genetic variance; σ_e^2 = environmental variance; σ_p^2 = phenotype variance; ²BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; ³CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval.

Table 7. Estimates of regression coefficient for genetic trend and lower and upper limits of confidence interval with 90%¹ (CI90) probability of direct and maternal effects of pre-weaning growth traits²

Traits ²	BW120		BW205	
	Slope (sd)	CI90	Slope (sd)	CI90
Direct effect (kg/day)				
CI1	2.23 (0.11)	2.06; 2.41	1.58 (0.07)	1.46; 1.69
CI2	1.80 (0.10)	1.64; 1.97	1.56 (0.08)	1.43; 1.69
CI3	1.50 (0.12)	1.31; 1.70	1.66 (0.09)	1.51; 1.81
CI4	1.00 (0.10)	0.84; 1.15	1.74 (0.11)	1.56; 1.92
Maternal effect (kg/day)				
CI1	3.84 (0.14)	3.61; 4.06	3.01 (0.11)	2.83; 3.18
CI2	2.15 (0.14)	1.92; 2.38	2.87 (0.12)	2.68; 3.07
CI3	3.26 (0.14)	3.02; 3.49	2.92 (0.13)	2.70; 3.14
CI4	2.60 (0.09)	2.44; 2.75	3.02 (0.15)	2.77; 3.27

¹The confidence intervals constructed were according to the equation

$$slope \pm t_{gl_{erro}} \sqrt{\frac{s_e^2}{\sum_{i=1}^n X_i^2 - \left(\sum_{i=1}^n X_i\right)^2 / n}}$$

in which: $t_{gl_{erro}}$ represents the value of the F test; s_e^2

is the variance of the error; X_i is the effect of the independent variable of the model; and n is the number of observations. BW120 = body weight adjusted to 120 days of age; BW205 = body weight adjusted to 205 days of age; CI1 = first calving interval; CI2 = second calving interval; CI3 = third calving interval; CI4 = fourth calving interval; within parenthesis is the standard error. Each linear regression coefficient of the calculated estimated breeding value was according to each combination analysis two-trait; all linear regression coefficient were significant ($P < 0.0001$).

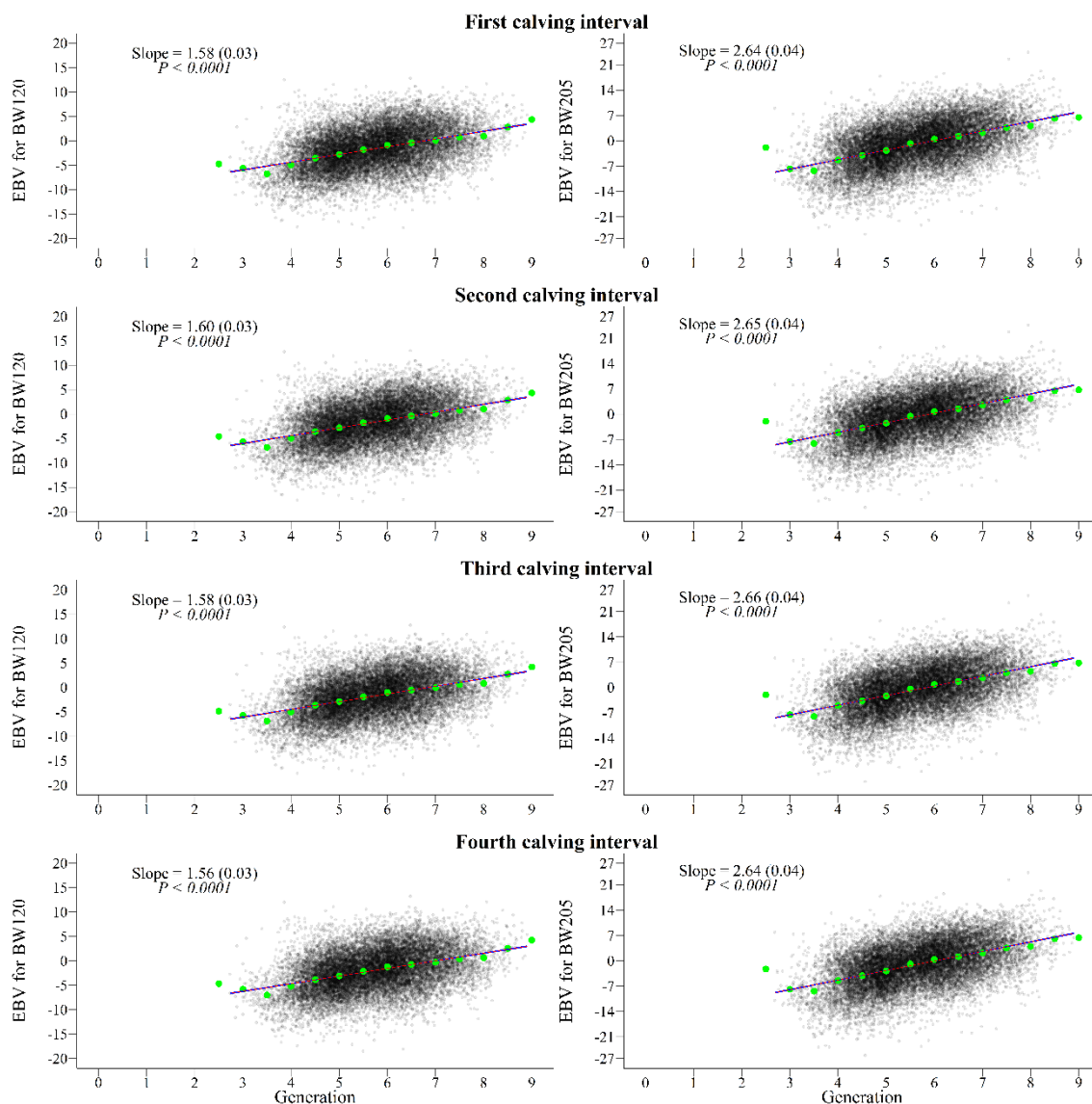


Fig 3. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generations. The EBV of each animal is represented by gray dots, the means of EBV for each generation, by green dots), genetic trends of EBV, by red line, and the confidence interval by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

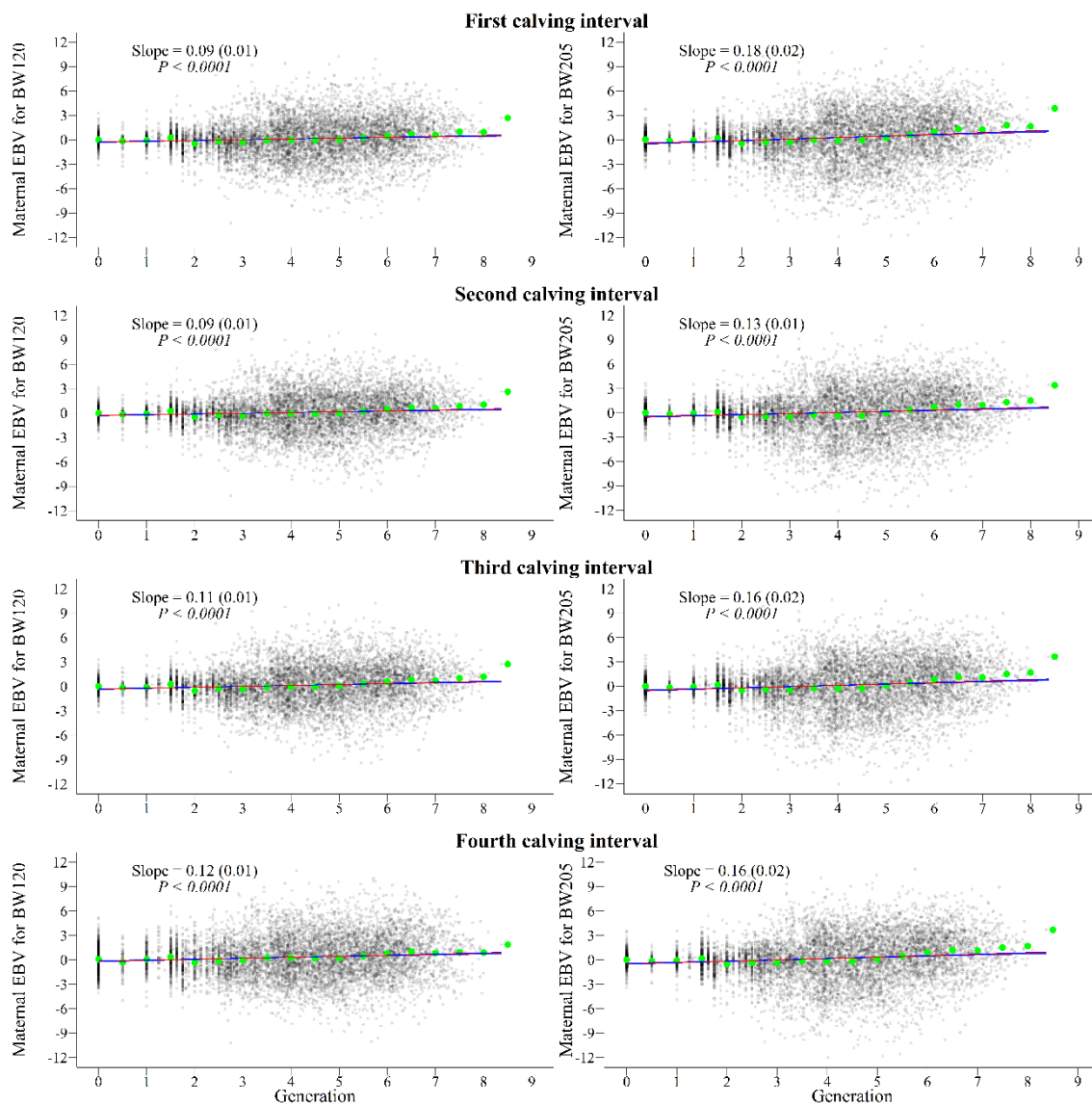


Fig 4. Variation of estimated breeding values (EBV) for maternal effects for body weight at 120 (left) and 205 (right) days of age (BW120 and BW205) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by the red line, and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

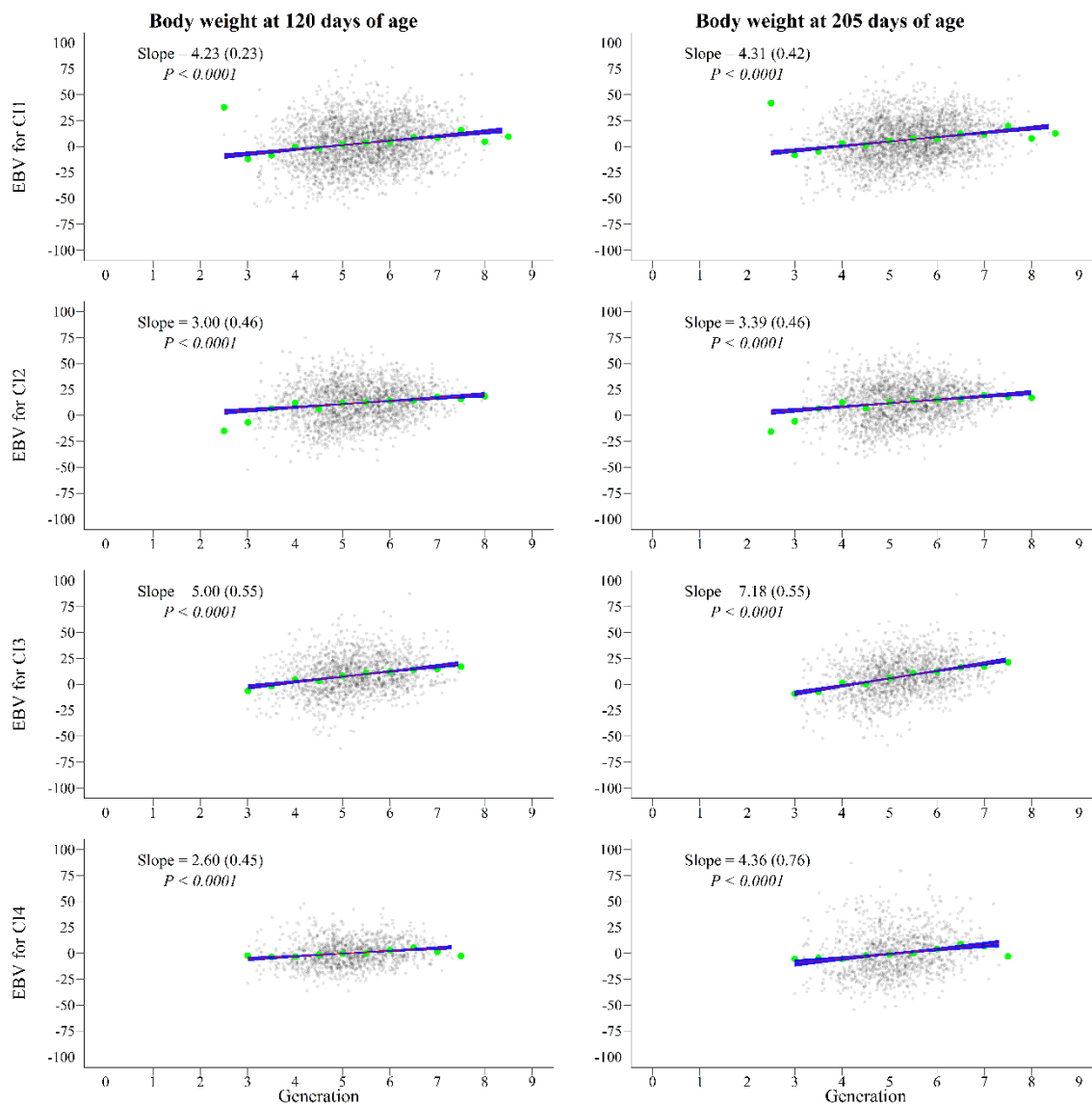


Fig 5. Variation of estimated breeding values (EBV) for direct effects for first calving interval (CI1), second calving interval (CI2), third calving interval (CI3) and fourth calving interval (CI4) along generation. The EBV of each animal is represented by gray dots, means of EBV for each generation, by green dots, genetic trends of EBV, by red line and the confidence interval, by blue line. Slope (standard error) and significant level are showed for each analysis of pre-weaning growth and calving intervals.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A avaliação genética do efeito materno é realizada em muitos programas de melhoramento genético no Brasil, no intuito de aumentar a eficiência dos sistemas de produção melhorando a capacidade materna das mães em deixar descendentes de melhor desempenho e qualidade. Poucos são os trabalhos que verificam a correlação genética entre o efeito materno das características de crescimento e características reprodutivas de fêmeas bovinas. Trabalhos com outras espécies de animais demonstram que fêmeas que proporcionam progênes mais pesada produzem menos descendentes, este fato foi comprovado neste estudo por meio das regressões dos valores genéticos do efeito direto para o intervalo de partos em função dos valores genéticos para o efeito materno das características de crescimento pré-desmama. Esses resultados apontam que a seleção de bovinos de corte deve ser repensada e a busca por animais com maiores habilidades materna ocasiona em animais com maiores intervalos de partos.

Neste estudo, identificamos trade-offs em nível genético entre os efeitos diretos e maternos das características de crescimento e os efeitos diretos das características reprodutivas. As relações entre esses efeitos foram comprovadas pelas regressões dos valores genéticos para os efeitos diretos das características reprodutivas em função dos valores genéticos para os efeitos direto e materno das características de crescimento. Essas regressões confirmaram principalmente que animais que possuem maiores efeitos genéticos maternos são os que possuem maiores intervalos entre partos.

É importante destacar que os trade-offs entre o efeito genético materno das características de crescimento pré-desmama e o efeito direto das características reprodutivas ocorrem porque existem diversas funções que o organismo desempenha, como por exemplo, manutenção, produção e reprodução. Dessa forma, quando é dada ênfase na seleção de produção de leite por mais que haja disponibilidade de alimentos para o

animal a quantidade de energia ingerida pelo animal pode ser insuficiente para sua manutenção e produção, logo faltará energia para desempenhar alguma função do organismo.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, L.R.A.; MOTA, L.F.M.; FERREIRA, T.A.; PEREIRA, I.G.; PIRES, A.V.; VILLELA, S.D.J.; MERLO, F.A.; MARTINS, P.G.M.A. Genetic evaluation of bodyweight, scrotal circumference, and visual appraisal scrotes in *Bos indicus* cattle. *Animal Production Science*, v.57, p.A-K, 2017.

ABY, B.A.; AASS, L.; SEHESTED, E.; VANGEN, O. Effects of changes in external production conditions on economic values of traits in Continental and British beef cattle breeds. *Livestock Science*, v.150, p.80-93, 2012.

AMBROSINI, D.P.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARNEIRO, P.L.S.; Interação genótipo x ambiente via modelos de norma de reação para características de crescimento em bovinos Nelore. *Pesquisa Brasileira Agropecuária*, v.51, p.177-186, 2016.

ARAÚJO, C.V.; NEHLS, W.F.; LAUREANO, M.M.M.; ZUBLER, R.; LÔBO, R.B.; FIGUEIREDO, L.G.G.; ARAÚJO, S.I.; BEZERRA, L.A.F. Modelos de regressão aleatória para característica de crescimento de bovinos da raça Nelore do Estado de Mato Grosso. *Arquivo Brasileiro Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.68, p.448-456, 2016

BERNARDES, P.A.; GROSSI, D.A.; SAVEGNAGO, R.P.; BUZANSKAS, M.E.; URBINATI, I.; BEZERRA, L.A.; LÔBO, R.B.; MUNARI, D.P. Estimates of genetics parameters and genetics trends for reproductive traits and weaning weight in Tabapuã cattle. *Journal of Animal Science*, v.93, p.5175-5185, 2015.

BERTAZZO, R.P.; FREITAS, R.T.F.; GONÇALVES, T.M.; PEREIRA, I.G.; ELER, J.P.; FERRAZ, J.B.S.; OLIVEIRA, A.I.G.; ANDRADE, I.F. Parâmetros genéticos de

longevidade e produtividade de fêmeas da raça Nelore. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.33, p.1118-1127, 2004.

BOLIGON, A.A.; MERCADANTE, M.E.Z.; FORNI, S.; LÔBO, R.B.; ALBUQUERQUE, L.G.; Covariance functions for body weight from birth to maturity in Nellore cows. *Journal of Animal Science*, v.88, p.849-859, 2010.

CAMPOS, W.E.; SAUERESSIG, M.G.; SATURNINO, H.M.; SOUZA, B.M.; AMARAL, T.B.; FERREIRA, F. Manejo reprodutivo em gado de corte. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005.

CORTÉS-LACRUZ, X.; CASASÚS, I.; REVILLA, R.; SANZ, A.; BLANCO, M.; VILLALBA, D. The milk yield of dams and its relation to direct and maternal genetic components of weaning weight in beef cattle. *Livestock Science*, v.202, p.143-149, 2017.

CREWS, D.H.; WANG, Z. Illustration of the maternal animal model used for genetic evaluation of beef cattle. *Journal of Animal Science*, v.85, p.1842-1848, 2007.

CRUZ, A.; CERVANTES, I.; BURGOS, A.; MORANTE, R.; GUTIÉRREZ, J.P. Genetic parameters estimation for preweaning traits and their relationship with reproductive, productive and morphological traits in alpaca. *Animal*. v.10, p.1-9, 2016.

DAVID, I.; BOUVIER, F.; BANVILLE, M.; CANARIO, L.; BALMISSE, E.; GARREAU, H. The direct-maternal genetic correlation has little impact on genetic evaluations. *Journal of Animal Science*, v.93, p.5639-5647, 2015.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. Introduction to quantitative genetics. (4th ed) Trends Genetics 1996.

GARLAND, T.J. Trade-offs. *Current Biology*.v.24, p.60–61. 2014.

GARRICK, D.J. Maternal effects on growth in beef cattle. In: AUSTRALIAN ASSOCIATION OF ANIMAL BREEDING AND GENETICS, 11., p.397-400, 1990.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments. *Bayesian Statistical*, v.4. p.169-193. 1992.

GONÇALVES, F.M.; PIRES, A.V.; PEREIRA, I.G.; GARCIA, D.A.; FARAH, M.M.; MEIRA, C.T.; CRUZ, V.A.R. Avaliação genética para peso corporal em um rebanho Nelore. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.63, n.1, p.158-164, 2011.

GUTERRES, L.F.W.; RORATO, P.R.N.; BOLIGON, A.A.; WEBER, T.; LOPES, J.S.; SOUZA, P.R.S. Inclusão da covariância direta-materna no modelo para estimar parâmetros e prever valores genéticos para ganho de peso em bovinos da raça Angus. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.35, p.2268-2274, 2006.

HEAD, M.L.; BERRY, L.K.; ROYLE, N.J.; MOORE, A.J. Paternal care: direct and indirect genetic effects of fathers on offspring performance. *Evolution*. v.66, p.3570–581. 2012.

HENDERSON, C.R. Sire evaluation and genetic trends. *Journal of Animal Science*. v.1973, p.10–41. 1973.

HEYDARPOUR, M.; SCHAEFFER, L.R.; YAZDI, M.H. Influence of population structure on estimates of direct and maternal parameters. *Journal of Animal Breeding and Genetic*, v.125, p.89-99, 2008.

HOFFMANN, A.A.; MERILÄ, J.; KRISTENSEN, T.N. Heritability and evolvability of fitness and nonfitness traits: lessons from livestock. *Evolution*, v.70, p.1770–1779, 2016.

HOHENBOKEN, W.D. Maternal effects. In: Chapman, A.B. Ed. General and Quantitative Genetics, Chap. 7. World Animal Science, Vol.A4. Elsevier, Amsterdam, p.135–149, 1985.

JORGE JÚNIOR, J.; CARDOSO, V.L.; ALBUQUERQUE, L.G. Objetivos de seleção e valores econômicos em sistemas de produção de gado de corte no Brasil. *Revista Brasileira Zootecnia*, v.36, p.1549-1558, 2007.

KOCH, R. M. The role of maternal effects in animal breeding. VI. Maternal effects in beef cattle. *Journal of Animal Science*, v.35, p.1316-1323, 1972.

KÖLLIKER, M.; BOOS, S.; WONG, J.W.; RÖLLIN, L.; STUCKI, D.; RAVEH, S.; WU, M.; MEUNIER, J. Parent-offspring conflict and the genetic trade-offs shaping parental investment. *Nature Communication*, v.6, p.1-8, 2015.

LIM, J.N.; SENIOR, A.M.; NAKAGAWA, S. Heterogeneity in individual quality and reproductive trade-offs within species. *Evolution*, v.68, n.8, p.2306-2318, 2014.

LIRA, T.S.; PEREIRA, L.S.; LOPES, F.B.; FERREIRA, J.L.; LÔBO, R.B.; SANTOS, G.C.J. Tendência genética para características de crescimento em rebanhos nelore criados na região do trópico úmido do Brasil. *Ciência Animal Brasileira*, v.14, p.23-31, 2013.

LJUNGSTRÖM, G.; STJERNSTEDT, M.; WAPSTRA, E.; OLSSON, M. Selection and constraints on offspring size-number trade-offs in sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolution and Biology*, v.29, p.979-990, 2016.

LOPES, F.B.; MAGNABOSCO, C.U.; PAULINI, F.; SILVA, M.C.; MIYAGI, E.S.; LÔBO, R.B. Genetic Analysis of Growth Traits in Polled Nelore Cattle Raised on Pasture in Tropical Region Using Bayesian Approaches. *Plos One*, v.8, 6.p, 2013.

LOPES, F.B.; SILVA, M.C.; MAGNABOSCO, C.U.; NARCISO, M.G.; SAINZ, R.D. Selection Indices and Multivariate Analysis Show Similar Results in the Evaluation of Growth and Carcass Traits in Beef Cattle. *Plos One*, v.11, 21.p, 2016.

MACNEIL, M.D.; MOTT, T.B. Genetic analysis of gain from birth to weaning, milk production, and udder conformation in Line 1 Hereford cattle. *Journal of Animal Science*, v.84, p.16939-1645, 2006.

MANIATIS, N.; 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.

MARTÍNEZ, R.A.; DASSONNEVILLE, R.; BEJARANO, D.; JIMENEZ, A.; EVEN, G.; MÉSZÁROS, G.; SOLKNER, J. Direct and maternal genetic effects on growth, reproduction, and ultrasound traits in Zebu Brahman cattle in Colombia. *Journal of Animal Science*, v.94, p.2761–2769. 2016.

MELLO, S.P.; ALENCAR, M.M.; SILVA, L.O.C.; BARBOSA, R.T.; BARBOSA, P.F. Estimativas de (co) variância e tendências genéticas para pesos em um rebanho Canchim. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.31, p.1707-1714, 2002.

MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B.; OLIVEIRA, H. Estimativas de (co) variâncias entre características de reprodução e de crescimento em fêmeas de um rebanho Nelore. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.29, p.997–1004. 2000.

MERCADANTE, M.E.Z.; PACKER, I.U.; RAZOOK, A.G.; CYRILLO, J.; FIGUEIREDO, L.A. Direct and correlated responses to selection for yearling weight on reproductive performance of Nelore cows *Journal of Animal Science*, v.81, p.376–384. 2003.

MISZTAL, I.; TSURUTA, S.; LOURENCO, D.; AGUILAR, I.; LEGARRA, A.; VITEZICA, Z. Manual for BLUPF90 family of programs [Internet]. Athens: University of Georgia; 2015. Available: ftp://tech.obihiro.ac.jp/suzuki/blupf90_all2.pdf

MOORE AJ, BRODIE ED, WOLF JB. Interacting phenotypes and the evolutionary process: I. Direct and indirect genetic effects of social interactions. *Evolution*. v.51, p.1352–1362. 1997.

MOUSSEAU, T.A.; FOX, C.W. Maternal effects as adaptations. Oxford Univ. Press, New York, 1998.

MRODE, R.A. Linear models for the prediction of animal breeding values: 3rd Edition. Cabi; 2014.

NEBEL, R.L.; MCGILLIARD, M.L. Interactions of high milk yield and reproductive performance in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, v.76, p.3257–3268. 1993.

NRC. Nutrient Requirements of Beef Cattle [Internet]. 8th ed. Washington, D.C.: National Academies Press; 2016.

PASSAFARO, T.L.; FRAGOMENI, B.O.; GONÇALVES, D.R.; MORAES, M.M.; TORAL, F.L.B. Análise genética do peso em um rebanho de bovinos Nelore. *Pesquisa Brasileira Agropecuária*, v.51, p.149-158, 2016.

PENCAI, F.W.; KOZICKI, L.E.; COSTA, C.E.M.P.; SILVA, N.L.; MOLLETA, J.L.; MOTTA, J.B.O. Indução ao estro pós puerperal em bovinos mestiços de corte mediante o emprego de diferentes protocolos de amamentação. *Veterinária e Zootecnia*, Botucatu, v.18, p.53-62, 2011.

PEROTTO, D. Habilidade materna em bovinos de corte. In: VII CONGRESSO BRASILEIRO DE RAÇAS ZEBUÍNAS, Uberaba. Anais...: Minas Gerais: [s.n] 22.p, 2008.

PEROTTO, D.; ABRAHÃO, J.J.S.; KROETZ, I.A. Intervalo de partos de fêmeas bovinas Nelore, Guzerá x Nelore, Red Angus x Nelore, Marchigiana x Nelore e Simental x Nelore¹. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v.35, p.733-741, 2006.

PIRES, A.V.; LOPES, P.S. Efeito materno em suínos. *Ceres*, v.48, p.115-125, 2001.

PLUMMER, M.; BEST, N.; COWLES, K.; VINES, K. Package “coda.” R News. 2016; Available: <ftp://cran.wu-wien.ac.at/pub/R/web/packages/coda/coda.pdf>

RAFTERY, A.E.; LEWIS, S.M. One long run with diagnostics: implementation strategies for Markov chain Monte Carlo. *Statistical Science*, v.7, p.492–497. 1992.

ROFF, D.O. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman e Hall, London, 1992.

ROYLE, N.J.; SMISETH, P.T.; KÖLLIKER, M. The Evolution of Parental Care. Oxford University Press, 2012.

SARTORI, R.; GUARDIEIRO, M.M. Fatores nutricionais associados à reprodução da fêmea bovina. *Revista Brasileira de Zootecnia*. v.39, p.422–432. 2010.

SCHRODERUS, E.; KOIVULA, M.; KOSKELA, E.; MAPPE, T.; OKSANEN, T.A.; POIKONEN, T. Can number and size of offspring increase simultaneously? - a central life-history trade-off reconsidered. *BMC Evolutionary Biology*, v.12, p.1-7, 2012.

SMITH, B.J. Bayesian output analysis program (BOA) version 1.1 user's manual [Internet]. 2005. Available: <http://www.public-health.uiowa.edu/boa/boa.pdf>

SORENSEN, D.; GIANOLA, D. Likelihood, Bayesian and MCMC methods in quantitative genetics. Springer; 2010.

STEARNS, S.C. The evolution of life histories [Internet]. Oxford University Press Oxford; 1992. Available: <http://www.ulb.tu-darmstadt.de/tocs/2418442X.pdf>

STEARNS, S.C. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*. v.3, p.259–268. 1989.

VARGAS, G.; BUZANSKAS, M.E.; GUIDOLIN, D.G.F.; GROSSIN, D.A.; BONIFÁCIO, A.S.; LÔBO, R.B.; FONSECA, R.; OLIVEIRA, J.A.; MUNARI, D.P. Genetic parameter estimation for pre-and post-weaning traits in Brahman cattle in Brazil. *Tropical Animal Health and Production*, v.46, p.1271-1278, 2014.

WALKER, R.S.; GURVEN, M.; BURGER, O.; HAMILTON, M.J. The trade-off between number and size of offspring in humans and other primates. *Proceedings of the Royal Society B Biological Science*, v.275, p.827-834, 2008.

WILLHAM R.L. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, v.35, p.1288-1293, 1972.

WILLHAM, R.L. Problems in estimating maternal effects. *Livestock Production Science*, v.7, p.405-418, 1980.

WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics*, v.19, p.8-27, 1963.

WILSON, A.J.; PEMBERTON, J.M.; PILKINGTON, J.G.; CLUTTON-BROCK, T.H.; KRUK, L.E. Trading offspring size for number in a variable environment: selection on reproductive investment in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, v.78, p.354-364, 2009.

WOLF, J.B.; BRODIE, E.D.; CHEVERUD, A.M.; MOORE, A.J.; WADE, M.J. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends in Ecology & Evolution*, v.13, p.64-69, 1998.

WOLF, J.B.; WADE, M.J. Evolutionary genetics of maternal effects. *Evolution*. v.70, p.827-839, 2016.

WOLF, J.B.; WADE, M.J. What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, v.364, p.1107-1115, 2009.

YIN T, KÖNIG S. Genetic parameters for body weight from birth to calving and associations between weights with test-day, health, and female fertility traits. *Journal of Dairy Science*. v.3, p.2158-2170. 2017.

ZUIN, R.G.; BUZANSKAS, M.E.; CAETANO, S.L.; VENTURINI, G.C.; GUIDOLIN, D.G.F.; GROSSI, D.A.; CHUD, T.C.S.; PAZ, C.C.P.; LÔBO, R.B.; MUNARI, D.P.

Genetic analysis on growth and carcass traits in Nelore cattle. *Meat Science*, v.91, p.352-357, 2012.