

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia



Tese

**Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos em
pesos corporais até três anos de idade em animais
cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore**

Oscar Mario Lema Queijo

Pelotas, 2011

OSCAR MARIO LEMA QUEIJO

Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos em pesos corporais até três anos de idade em animais cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências (área do conhecimento: Melhoramento Animal).

Orientador: Prof. Nelson José Laurino Dionello

Co-Orientador: Pesq. Fernando Flores Cardoso

Pelotas, 2011

Catálogo na publicação:

Maria Fernanda Monte Borges
CRB10/1011

Q3e

Queijo, Oscar Mario Lema

Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos em pesos corporais até três anos de idade em animais cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore / Oscar Mario Lema Queijo ; orientador : Nelson José Laurino Dionello ; co-orientador : Fernando Flores Cardoso. - Pelotas, 2011.
82 f.

Tese (Doutorado em Melhoramento Animal). Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel. Universidade Federal de Pelotas.

1. Bovinos de corte. 2. Animais cruzados. 3. Cruzamentos 4. Heterose. 5. Crescimento. I. Dionello, Nelson José Laurino, orient. II. Cardoso, Fernando Flores, co-orient. III. Título.

CDD 636.2

Banca examinadora:

Prof. Dr. Nelson José Laurino Dionello

Prof. Dr. Eduardo Brum Schwengber

Prof. Dr. José Braccini Neto

Prof. Dra. Isabella Dias Barbosa

Prof. Dr. Heden Luiz Marques Moreira

Prof. Ph.D. Lotar Siewerdt (Suplente)

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Pelotas pela possibilidade de realizar o curso de Pós-Graduação, especialmente a professores, funcionários e colegas do Departamento de Zootecnia.

Ao Departamento de Producción Animal da Facultad de Agronomía da Universidad de la República do Uruguai por fornecer os dados que permitiram a realização desta tese.

Ao Professor Nelson Dionello pela sua orientação, apoio e confiança ao longo destes anos e em especial na realização deste trabalho.

Ao Pesquisador Fernando Flores Cardoso pela sua orientação e contribuições na discussão.

Ao Professor e amigo Diego Gimeno, pela confiança na cessão dos dados e pelo apoio na realização do trabalho. Muchas gracias.

A Eduardo e Margareth pelo apoio, ajuda e bons momentos durante a estadia no Brasil.

Ao amigo e colega Ignacio Aguilar pelas contribuições para o desenvolvimento e discussão dos artigos.

Ao Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria pela liberação do tempo que permitiu concluir este trabalho, em especial a Olga Ravagnolo, Fabio Montossi e Enrique Fernández.

Aos colegas de Inia 33 por me dar as condições para escrever a tese, muito especialmente a Graciela Quintans, Alvaro Roel e Walter Ayala.

Aos amigos encontrados neste lindo Rio Grande do Sul.

A todos aqueles que de alguma maneira colaboraram para a realização deste trabalho e me permitiram concluir esta etapa.

A Diego, Marcos e Ana por serem minhas maiores alegrias, a vocês dedico.

Muchas gracias.

Resumo

LEMA QUEIJO, OSCAR MARIO. **Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos em pesos corporais até três anos de idade em animais cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore.** 2011. 81f. Tese (doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Universidade Federal de Pelotas. Pelotas

Este trabalho foi dividido em duas partes complementarias. O objetivo da primeira foi comparar modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados e verificar diferenças que facilitariam a tomada de decisões para uso dos de melhor ajustamento. Foram utilizados 4003 registros, correspondentes a 39 genótipos produzidos do cruzamento entre as raças Aberdeen Angus (A/A), Salers (S/S) e Nelore (N/N) com a raça Hereford (H/H), da Facultad de Agronomia UDELAR do Uruguai entre os anos de 1993 e 2002 provenientes de dois experimentos. Foram comparados nove modelos mistos, que partindo do modelo aditivo incorporaram gradativamente efeitos não aditivos, além de serem também considerados em todos os modelos os efeitos fixos grupo contemporâneo, sexo e categoria da vaca, as covariáveis idade ao desmame (linear) e peso ao nascimento e o efeito aleatório de reprodutor. Modelos que incluem efeitos aditivos e de dominância não são suficientes para explicar o desempenho de genótipos cruzados. A incorporação de interações epistáticas diretas e maternas é necessária para o planejamento de sistemas de cruzamentos. Modelos que estimam efeitos epistáticos médios entre raças têm menor capacidade de detectar diferenças entre combinações raciais para peso ao desmame que aqueles que estimam interações epistáticas para cada combinação racial. A segunda parte do estudo teve como objetivo obter estimativas de efeitos aditivos e não aditivos para crescimento de bovinos cruzados H/H, A/A, S/S e N/N do nascimento até os três anos de idade. Foram analisados 67.674 registros de peso de 4.050 animais, classificados em 39 genótipos diferentes, progênie de 143 touros e pertencentes aos mesmos experimentos. Foram utilizados um modelo multicaracterística (MAM) para pesos trimestrais do nascimento até os trinta e seis meses de idade e um modelo de medidas repetidas (MMR) com registros do nascimento até os 1.227 dias de idade. No MAM foram utilizados 45.794 pesos divididos em treze características e no MMR todas elas. Em ambos os modelos se considerou o efeito fixo do grupo de contemporâneo (754 para MAM e 1.066 para MMR) o efeito aleatório do reprodutor e covariáveis para efeitos aditivos diretos e maternos (gi, gm), heterose individual e materna (hi, hm) e perdas por recombinação individual e materna (ri, rm) segundo o modelo completo de Dickerson. MMR adicionalmente incluiu o efeito aleatório do ambiente permanente do animal. Para efeitos aditivos e não aditivos diretos se verificou bom ajuste entre as estimativas do MAM e MMR, não ocorrendo o mesmo para efeitos maternos que tiveram maior dificuldade em serem estimados. Observaram-se gi positivos para A/A e S/S e negativos para N/N. Para todas as combinações raciais, em todas as idades, hi incrementa o peso e ri o reduz. A raça zebuína apresentou gm negativos para todas as idades, entretanto A/A apresentou efeitos aditivos e não aditivos positivos em todas elas. Em combinações de S/S e N/N com H/H, hm e rm foram positivas e de maior magnitude do que para as britânicas. Melhores combinações de efeitos aditivos foi obtida com raças britânicas, no entanto maiores valores de heterose e perdas por recombinação foram obtidas com a raça zebuína. A vantagem da utilização de fêmeas cruzadas no crescimento foi mantida até os três anos de idade

para combinações britânicas x britânica e britânica x continental. Esta vantagem em combinações zebuína x britânica foi mantida embora as proporções da primeira fossem menores que as da segunda. Efeitos aditivos e não aditivos maternos tem incidência no crescimento até os trinta e seis meses para todas as combinações raciais.

Palavras-chave: Bovinos de corte, cruzamentos, heterose, crescimento

Abstract

LEMA QUEIJO, OSCAR MARIO. **Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos em pesos corporais até três anos de idade em animais cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore.** 2011. 81f. Tese (doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Universidade Federal de Pelotas. Pelotas

The study was divided into two independent but complementary parts. The first objective was to compare crossbreeding models to for weaning weight to design crossbreeding systems and evaluate the difference that would facilitate the selection of fitting models. A total of 4003 records were used, corresponding to 39 genotypes produced by crosses between Aberdeen Angus (A/A), Salers (S/S) and Nelore (N/N) with Hereford (H/H) breeds. Data were obtained from the Facultad de Agronomía UDELAR of Uruguay between 1993 and 2002. Nine mixed models were compared, starting from the additive model and gradually incorporated non-additive effects. In all models fixed effects were contemporary group, sex and category of the cow (primiparous or multiparous), the lineal covariates age at weaning and birth weight; random effect of sire effect and the residual. Models including additive and dominance genetics effects fit the worst and models including epistatic effects fit the best. Models that estimate average epistatic effect for weaning weight among breeds have less capacity of detecting differences than those that estimate epistatic interaction for each breed combination. The incorporation of direct and maternal epistatic interactions is necessary for designing effective crossbreeding systems. The aim of the second study was to estimate additive and non-additive genetic effects for growth of crossbred H/H, A/A, S/S and N/N from birth to three-year-old of age. Data included 67,674 weight records of 4,050 animals from the same experiments. These records correspond to 39 different genotypes, and 143 sires. Analyses were by a multiple-trait model (MAM), with traits defined from birth to 36 mo and every 3 months; and with a repeated measure model (MMR) with records from birth to 1227 days old. All available weights were used in MMR, but only 45,794 weights were used in MAM analysis. Both models consider the fixed effects of contemporary groups (754 and 1,066 for MAM to MMR), the random effect of sire and covariates for direct and maternal additive effects (g_i , g_m), individual and maternal heterosis (h_i , h_m) and individual and maternal recombination losses (r_i , r_m) according to the comprehensive model of Dickerson. Additionally MMR included the permanent environment random effect of the animal. For direct additive and non-additive effects there was a good fit between the estimates of MAM and MMR, but not for maternal effects, where we found discrepancies between them. A positive effect of g_i was found for A/A and S/S, and a negative effect for N/ N. For all breed combinations and ages the effects of h_i were positive and the effects of r_i were negative. The zebu breed showed a negative g_m for all ages, however A/A showed positive additive and non-additive effects for all ages. Maternal non-additive effects (h_m and r_m) were positive, and these effects were bigger for S/S and N/N compared to A/A. Best combinations of additive effects is achieved with British breeds, but higher values of heterosis and recombination losses are obtained with the Zebu breed. The advantage of using crossbred females in growth is maintained until three-year-old of age for British x British and British x Continental combinations. This advantage for the Zebu x British combinations is maintained but the proportions of the former are lower

than the second. Maternal additive and non-additive effects have effect on growth up to thirty-six months for all breed combinations.

Keywords: additive effects, beef cattle, crossbreeding, heterosis, non-additive effects

LISTA DE FIGURAS

Comparação de modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados

- Figura 1. Pesos ao desmame preditos (expressos como Kg de diferença com a raça Hereford) para raças sintéticas com diferente composição Angus – Hereford e Nelore–Hereford e para as raças puras Angus e Nelore estimados com o modelo de Dickerson (1969, 1973) e com o modelo Hipótese X de Kinghorn (1980).37

Desempenho até os três anos de idade para pesos corporais de cruzas Hereford, Angus, Salers e Nelore: efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos

- Figura 1. Evolução do peso mínimo, médio e máximo o em função da idade (classes definidas cada 45 dias) de machos e fêmeas.51
- Figura 2. Estimativas de efeitos aditivos diretos (gi), heterose individual (hi) e perdas por recombinação individual (ri) para bovinos cruzados obtidas por modelos de medidas repetidas (MMR) com linhas e multicaracterística (MAM) com pontos para as raças Angus, Salers e Nelore com Hereford expressos como diferença em kg com a raça Hereford.62
- Figura 3. Estimativas de efeitos aditivos maternos (gm), heterose materna (hm) e perdas por recombinação materna (rm) para bovinos cruzados obtidas por modelo de medidas repetidas (MMR), com linhas e por modelo multicaracterística (MAM), com pontos para as raças Angus, Salers e Nelore com Hereford expressos como diferença em Kg com a raça Hereford.67
- Figure 4. Estimativas de evolução de peso para diferentes alternativas de cruzamentos de Nelore com Hereford onde se apresentam genótipos maternos entre parêntese (parte superior) e de sintéticas estabilizadas (parte inferior) com diferente proporção de Nelore e Hereford.....69

LISTA DE TABELAS

Comparação de modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados

Tabela 1. Distribuição das observações segundo os genótipos maternos e paternos	24
Tabela 2. Efeitos aditivos e não aditivos individuais e maternos considerados nos modelos comparados neste estudo.	29
Tabela 3 Número de parâmetros (k), valor da função de máxima verossimilhança (-2 Log L), Critérios de Informação de Akaike (AIC), diferença em relação ao modelo com menor AIC (Δ_{AIC}), Critério Bayesiano de Informação (BIC) e diferença em relação ao modelo com menor BIC (Δ_{BIC}) para modelos utilizados na estimação de parâmetros de cruzamentos para peso ao desmame.	31
Tabela 4. Estimativas de efeitos aditivos e não aditivos diretos e maternos para peso ao desmame das raças Aberdeen Angus, Salers e Nelore com Hereford para os modelos de Dickerson (1969) e Hipótese X de Kinghorn (1980).....	35

Desempenho até os três anos de idade para pesos corporais de cruzas Hereford, Angus, Salers e Nelore: efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos

Tabela 1. Idade média, peso médio, desvio padrão, número de registros e número de genótipos para pesagens trimestrais do nascimento até os 36 meses de idade utilizadas na análise multicaracterística e para peso ao desmame.....	52
Tabela 2. Estimativas de efeitos aditivos e não aditivos, diretos e maternos, para pesos trimestrais do nascimento até os trinta e seis meses de idade para bovinos cruzados das raças Aberdeen Angus, Salers, Nelore e Hereford estimados através de um modelo multicaracterística para o modelo de Dickerson (1969, 1973).....	58
Tabela 3. Correlações genéticas (acima da diagonal) e residuais (abaixo da diagonal) para pesos ao nascimento e pesagens trimestrais até os 36 meses de idade, obtidas pelo modelo multicaracterística	61

SUMÁRIO

Resumo.....	6
Abstract	8
Introdução geral	12
Comparação de modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados	18
Resumo	19
Abstract.....	20
Introdução.....	21
Modelo genotípico.....	25
Modelo Aditivo	27
Modelo Aditivo Dominante	27
Modelo Aditivo Dominante com efeitos Maternos.....	27
Modelo perdas recombinação individual Dickerson (1969).	27
Modelo Completo de Dickerson (1969) com efeitos Maternos	27
Modelo Koch et al. (1985)	28
Modelo Hipótese X de Kinghorn (1980)	28
Modelo com interações epistáticas aditivas x aditivos e aditivos x dominante, diretas e maternas (Hill, 1982)	28
Resultados e Discussão	30
Conclusões	39
Referências	40
Desempenho até os três anos de idade para pesos corporais de cruzas Hereford, Angus, Salers e Nelore: Efeitos aditivos, não aditivos, diretos e maternos.....	42
Resumo:	43
Abstract.....	45
Introdução.....	47
Material e Métodos	48
Modelos.....	52
Modelo de Análise Multicaracterística (MAM)	54
Modelo de Medidas Repetidas (MMR)	55
Resultados e Discussão	58
Conclusões	72

Referências	73
Conclusões gerais	76
Referências.....	78

Introdução geral

A produção de carne bovina em uma determinada região ou país é o resultado da utilização dos recursos genéticos, do ambiente e das interações entre eles. Existem varias formas de combinar estes fatores com práticas de manejo e formas de comercialização que determinam diferentes sistemas produtivos. A realização de avaliações que combinem muitas raças, com diferentes sistemas de cruzamentos e em vários ambientes em bovinos de corte se torna inviável por razões econômicas (Madalena, 2001). Nesta situação a utilização de modelos baseados em dados experimentais que permitam prever o desempenho de genótipos não testados torna-se de grande importância dentro da produção pecuária de corte.

Dickerson (1969) conceituou a variação genética entre raças como um recurso natural apontando que poderá ser utilizada para melhorar a eficiência através de três procedimentos alternativos: a seleção da melhor raça, quando existir alguma claramente superior, o uso de cruzamentos de forma sistemática, ou o desenvolvimento de novas raças, a partir de cruzamentos das existentes e assumindo seleção contínua dentro delas.

Cruzamentos permitem combinar recursos genéticos locais com outros mais produtivos do ponto de vista econômico. Diferenças entre indivíduos cruzados ou puros podem ser quantificadas por modelos genéticos que estimam efeitos do cruzamento entre raças: aditivos (diferenças raciais) e não aditivos (dominância e

epistasia). Podendo ocorrer estes efeitos no componente direto ou individual e no componente maternal incidindo no desempenho de animais cruzados.

Para Dickerson (1969) os parâmetros genéticos estimados para efeitos aditivos, de dominância e interações epistáticas, podem ser utilizados para comparar sistemas de cruzamentos, composições raciais dentro de esquemas de cruzamentos e para buscar composições ótimas para populações sintéticas. Partindo de estimações obtidas por modelos apropriados, pode ser predito o desempenho de genótipos não avaliados (Kinghorn e Vercoe, 1989).

A diferença aditiva entre raças é definida como a diferença no desempenho entre raças puras. No caso de um indivíduo (ou grupo) produzido pela combinação de duas raças, o componente aditivo é proporcional à contribuição de cada raça (Cunningham, 1987)

Efeitos de dominância são descritos pela heterosigose, sendo sua expressão proporcional aos locos ocupados por um alelo de cada raça (máxima na F1), sendo em muitos casos o principal componente da heterose definida por Dickerson (1969) como a superioridade no desempenho da geração F1 em relação à média das raças parentais. Segundo Madalena (2001) a heterosigose racial não mede a heterosigosidade, senão apenas a proporção de locos de origem racial diferente que poderiam ser idênticos em estado.

Para Kinghorn (1980) a geração de indivíduos cujos genes são derivados de mais de uma raça, tem o objetivo de explorar os desvios favoráveis de dominância.

No entanto, corre-se o risco da quebra de relações epistáticas favoráveis que foram estabelecidas dentro das raças. Segundo Madalena (2001) casos de coadaptação de complexos de genes são bem documentadas em muitas espécies, embora não seja uma regra universal. Longos períodos de forte seleção dentro de uma raça podem aumentar a frequência de combinações de genes não alélicos que, em conjunto, produzem efeitos favoráveis extras (Fries, 2001).

A epistasia refere-se a interações não alélicas de genes (Kingshorn, 1980). Segundo este autor, em animais cruzados a heterose pode conter um componente negativo, produto da quebra de interações não alélicas favoráveis entre locos acumulados nas raças puras através de anos de seleção natural e/ou artificial. Estas quebras são chamadas perdas de epistasia e envolvem na situação mais simples dois locos e as diferentes configurações de genes em dois locos em relação à raça de origem.

Na teoria de cruzamentos, modelos de diferente complexidade são utilizados para estimar parâmetros para efeitos aditivos, de dominância e epistáticos, diferindo na definição e/ou no número de parâmetros utilizados para descrever estes efeitos (Kamender, 1988). Os modelos diferenciam-se nas bases teóricas que os sustentam, sendo as principais a inclusão (ou não) de interações epistáticas e a natureza das mesmas. Modelos que incluem efeitos epistáticos necessitam de maior número de parâmetros que aqueles que não os incluem. Dentro dos primeiros, quanto maior o detalhe, mais parâmetros serão necessários para descrever os efeitos envolvidos.

O modelo menos parametrizado é o modelo aditivo dominante que inclui somente efeitos das diferenças raciais e de dominância, não considerando os epistáticos. Segundo Hill (1982) a vantagem de modelos de um loco só, em que a heterose é proporcional à heterozigose, é que as predições de um tipo de cruzamentos para outro são simples. Porém, segundo Kinghorn (1982), predições baseadas no modelo aditivo-dominante têm provado ser imprecisas. Isto é de uma importância econômica maior, onde programas de melhoramento de longo prazo são empreendidos para estabelecer sistemas de produção envolvendo complexos animais multirraciais.

Efeitos epistáticos significativos em bovinos de corte foram reportados por Arthur et al. (1999), Fries et al. (2000), Gimeno et al. (2002), Roso et al. (2005), Pimentel et al. (2006), Carvalheiro et al. (2006), em bovinos de leite por Grosshans et al. (1994), Wolf et al. (1995), Demeke et al. (2003), em camundongos (Kinghorn, 1983), em cobaias (Kinghorn et al. 1987) e em suínos por Bidanel (1993) e Cassidy et al. (2002). Contrariamente efeitos epistáticos têm sido reportados como não significativos por Koch et al. (1985) em gado de corte e por Madalena et al. (1990) em gado leiteiro.

Segundo Kinghorn (1983) os modelos que estudam a interação entre um número pequeno de loco podem ser divididos em duas categorias:

- a) Modelo geral de epistasia que não realiza suposições acerca da natureza da interação entre loco, e necessita de parâmetros extras para descrevê-la. Dentro deste grupo de modelos podem ser incluídos os desenvolvidos por Hill (1982) e Wolf et al. (1995).

b) Modelos específicos de epistasia que fazem suposições em relação à natureza da interação entre loco. Estes modelos são mais utilizáveis por incluir menor número de parâmetros. Dento destes se encontram os desenvolvidos por Dickerson (1969, 1973) e por Kinghorn (1980, 1982).

O problema prático é não ter informação suficiente para distinguir entre os modelos e obter estimações adequadas dos efeitos. Muitos experimentos são realizados com baixo número de animais e são gerados poucos genótipos, sendo confundidos muitos efeitos nesta situação (Hill, 1982).

Os resultados de pesquisa indicam que os efeitos epistáticos devam ser considerados, sendo as interações aditivas x aditivas as mais importantes. Estudos de experimentos que servem para comparar modelos de epistasia provavelmente nunca serão muito convincentes. No entanto, as aparentes consistências nos resultados das análises de dados, proporcionam uma medida de confiança de que modelos que incluem efeitos epistáticos aditivos x aditivos são geralmente os mais apropriados quando se analisam dados de cruzamentos ou para prever o comportamento de genótipos cruzados não testados (Kinghorn, 1987).

De forma geral não existe um modelo apropriado para todas as situações. Modelos que desde o ponto de vista teórico resultam melhores não são aplicáveis na estimação de parâmetros de cruzamentos em bovinos de corte pelo grande número de parâmetros e pela quantidade de genótipos necessários para sua estimação. O modelo aditivo-dominante, em situações onde efeitos epistáticos foram importantes,

não teve uma boa predição do desempenho de alguns genótipos. Modelos mais manejáveis por incluir menor número de parâmetros como os de Dickerson, Kinghorn e Fries apresentam limitações. Contudo, apesar das dificuldades na definição do modelo mais adequado e das dificuldades de estimação, os parâmetros de cruzamentos podem ser extremadamente úteis na avaliação de sistemas de cruzamentos e na formação de compostos. Na utilização destes parâmetros devem ser consideradas as pressuposições do modelo pelo qual foram estimados e em todos os casos análises de sensibilidade das alternativas e da precisão na estimação dos parâmetros parecem recomendáveis antes de sua aplicação em cruzamentos comerciais.

Neste contexto e considerando o peso ao desmame e características de crescimento como relevantes em termo econômicos toma importância este estudo que tem por objetivos:

- 1) comparar modelos de cruzamentos para ajuste do peso ao desmame de bovinos
- 2) a partir do modelo de melhor ajustamento obter estimativas para efeitos aditivos e não aditivos, diretos e maternos para bovinos cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore nas características de crescimento até os três anos de idade.

ARTIGO 1

**Comparação de modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos
cruzados**

Comparação de modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados

O. M. Lema¹⁴, D. Gimeno², F.F. Cardoso³⁵, N.J.L. Dionello⁴⁵

¹Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, La Estanzuela, Colonia, Uruguai.
e-mail: mlema@inia.org.uy

²Facultad de Agronomía. Universidad de la República. Uruguai.

³Embrapa Pecuária Sul.

⁴Departamento de Zootecnia - UFPel.

⁵Bolsista CNPq.

Resumo: O objetivo do presente trabalho foi comparar modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados e verificar diferenças que facilitariam a tomada de decisões para uso dos de melhor ajustamento. Foram utilizados 4003 registros, correspondentes a 39 genótipos produzidos do cruzamento entre as raças Aberdeen Angus, Salers e Nelore com a raça Hereford, da Facultad de Agronomia UDELAR do Uruguai entre os anos de 1993 e 2002 provenientes de dois experimentos. Foram comparados nove modelos mistos, que partindo do modelo aditivo incorporaram gradativamente efeitos não aditivos, além de serem também considerados em todos os modelos os efeitos fixos grupo contemporâneo, sexo e categoria da vaca, as covariáveis idade ao desmame (linear) e peso ao nascimento e o efeito aleatório de reprodutor. Modelos que incluem efeitos aditivos e de dominância não foram suficientes para explicar o desempenho de genótipos cruzados. A incorporação de interações epistáticas diretas e maternas é necessária para o planejamento de sistemas de cruzamentos. Modelos que estimam efeitos epistáticos médios entre raças apresentam menor capacidade de detectar diferenças entre combinações raciais para peso ao desmame que aqueles que estimam interações epistáticas para cada combinação racial.

Palavras-chave: Bovinos de corte, cruzamentos, efeitos aditivos, efeitos não aditivos, heterose.

Crossbreeding models comparison for weaning weight

Abstract: The aim of this study is to compare crossbreed models to adjust beef cattle weaning weight to design crossbreeding systems and evaluate the differences that would facilitate the selection of the best-fitting models. A total of 4003 records were used, corresponding to 39 genotypes produced by crosses between Aberdeen Angus, Salers and Nelore with Hereford breeds. Data were obtained from the Facultad de Agronomía UDELAR of Uruguay between 1993 and 2002. Nine mixed models were compared, starting from the additive model and gradually incorporating non-additive effects. In all models fixed effects were contemporary group, sex and category of the cow (primiparous or multiparous), the lineal covariates age at weaning and birth weight; random effect of sire effect and the residual. Models including additive and dominance genetics effects fit the worst and models including epistatic effects fit the best. Models that estimate average epistatic effect for weaning weight among breeds have less capacity of detecting differences than those that estimate epistatic interaction for each breed combination. The incorporation of direct and maternal epistatic interactions is necessary for designing effective crossbreeding systems.

Keywords: additive effects, beef cattle, crossbreeding, heterosis, non-additive effects

Introdução

A variação genética entre raças foi conceituada por Dickerson (1969) como um recurso natural que pode ser utilizado para melhorar a eficiência através da expansão das raças adaptadas mais eficientes, da utilização de cruzamentos sistemáticos de raças selecionadas ou do desenvolvimento de novas raças sintéticas a partir do cruzamento das existentes. Diferenças entre indivíduos cruzados ou puros podem ser quantificadas por modelos genéticos que estimam efeitos do cruzamento entre raças: aditivos (diferenças raciais) e não aditivos (dominância e epistasia). Estes efeitos ocorrem tanto no componente direto ou individual quanto no componente maternal.

A expressão esperada para efeitos aditivos é proporcional à contribuição genética das raças parentais. Efeitos de dominância são descritos pela heterosigose, sendo sua expressão proporcional aos locos ocupados por um alelo de cada raça (máxima na F1). Em muitos casos constitui o principal componente da heterose definida por Dickerson (1969) como a superioridade no desempenho da geração F1 em relação à média das raças parentais. A epistasia refere-se a interações não alélicas de genes (Kinghorn, 1980). Segundo este autor em animais cruzados a heterose pode conter um componente negativo, produto da quebra de interações não alélicas favoráveis entre locos acumulados nas raças puras através de anos de seleção natural e/ou artificial. Estas quebras são chamadas perdas de epistasia e envolvem na situação mais simples dois locos e as diferentes configurações de genes em dois locos em relação à raça de origem.

Modelos que incluem efeitos epistáticos necessitam de maior número de parâmetros que aqueles que os excluem. Segundo Kinghorn e Vercoe (1989) em animais domésticos é impraticável o ajuste de modelos que incluam todos os efeitos epistáticos, dado o número de efeitos e de parâmetros a serem estimados. Por este motivo é necessário conhecer as limitações do modelo utilizado para realizar as estimativas. O menos parametrizado é o modelo aditivo dominante que inclui efeitos das diferenças aditivas e de heterosigose (ou dominância) entre raças (Madalena, 2001).

Os modelos desenvolvidos por Dickerson (1969, 1973), Kinghorn (1980, 1987), Hill (1982) e Koch et al. (1985) incluem interações epistáticas, diferindo na definição da natureza das mesmas e, portanto, no número de parâmetros utilizados para descrevê-las (Komender, 1988). Em cruzamentos de distintas espécies, interações aditivas x aditivas tem sido em geral suficientes para descrever a natureza dos efeitos epistáticos como em camundongos (Kinghorn, 1982), cobaias (Kinghorn, 1987), bovinos de leite (Grosshans, 1994) e bovinos de corte (Demeke et al., 2003). Em outras situações, modelos que somente incluem interações aditivas x aditivas não tiveram o melhor ajustamento e nestes casos a inclusão adicional de interações aditivas x dominantes (Bidanel et al., 1993) ou dominantes x dominantes (Wolf et al., 1995) resultaram em descrições mais adequadas dos resultados.

Estimações de efeitos genéticos de cruzamentos obtidas a partir de modelos apropriados servem para prever o desempenho de genótipos não testados (Kinghorn e Vercoe, 1989), sendo também importante sua inclusão em avaliações genéticas de populações multirraciais (Pollack, 2006). Os objetivos do presente

trabalho foram comparar modelos para ajuste do peso ao desmame de bovinos cruzados e verificar diferenças que facilitariam a tomada de decisões para o uso dos de melhor ajustamento.

Material e Métodos

Foram utilizados 4003 pesos ao desmame (PD) pertencentes a 39 genótipos derivados de cruzamentos das raças Aberdeen Angus (A/A), Salers (S/S) e Nelore (N/N) com a raça Hereford (H/H). Os genótipos analisados podem ser divididos nas raças puras Hereford e Aberdeen Angus, mais 14 genótipos com diferente composição genética A/A – H/H, 12 grupos com diferente composição genética S/S – H/H e 11 grupos com diferente composição genética N/N – H/H. As raças puras S/S e N/N não estavam disponíveis para serem incluídas no estudo. Os dados são provenientes de dois experimentos desenvolvidos pela Facultad de Agronomía (UDELAR) entre os anos 1993 e 2002 na fazenda “Capilla Vieja”, pertencente à Caja Notarial de Seguridad Social, alocada em Pandure no departamento de Paysandú (Uruguai), em 32°13’ latitude sul e 57°21’ longitude oeste. Os experimentos foram conectados pelo uso de touros em comum e repetindo pelo menos um touro por raça por ano para manter a conectabilidade. Foram utilizados 141 touros classificados em: 35 H/H, 37 A/A, 22 S/S, 22 N/N e 25 touros F1 (9 A/H, 8 S/H e 8 N/H). Touros de todos os genótipos foram utilizados para gerar meio irmãos com diferente composição racial, sendo que 58% geraram pelo menos dois grupos genéticos diferentes. Detalhes do desenho experimental encontram-se em Gimeno et al. (1995). Na Tabela 1 se apresenta o número de genótipos utilizados e o número de indivíduos por grupo genético obtidos nos experimentos.

Tabela 1. Distribuição das observações segundo os genótipos maternos e paternos

Genótipos maternos	Genótipos paternos							Total
	HH	AA	SS	NN	AH	SH	NH	
HH	821	850	852	596	14	17	19	3169
AA		201			20			221
AH	111	92			96			299
SH	138		129			98		365
NH	86			87			54	227
H(AH)		20						20
A(AH)	21							21
AH (HH)					3			3
AH (AA)	1				7			8
H (SH)			34					26
S (SH)	8		18					34
H (NH)				18				18
N (NH)	5			7				12
NH (HH)				1			2	3
AH (AH)					12			12
SH (SH)						13		13
NH (NH)							6	6
SH (HH)						9		9
H[A(AH)]		3						3
A[H(AH)]		3						3
S[H(SH)]			1					1
S[S(SH)]			1					1
	1191	1169	1035	709	152	137	81	4474

Dentro dos genótipos paternos as raças puras Hereford, Aberdeen Angus e Salers superaram a raça Nelore por participar do experimento 2 durante todos os anos de duração. Touros F1 das diferentes composições raciais foram utilizados com menor intensidade que touros puros, dada sua utilização para gerar menor número de genótipos e por menos anos. Para genótipos maternos a raça H/H é majoritária por ter sido utilizada como base para a geração dos restantes genótipos a exceção da raça A/A.

Nove modelos foram implementados através do PROC MIXED do Statistical Analyses System (SAS, 2003) para serem comparados:

Modelo genotípico

Este é o modelo mais parametrizado, pois realiza a estimação das médias para peso ao desmame dos diferentes grupos genéticos, sendo definido como:

$$y_{jklmno} = \mu + GG_j + GC_k + S_l + CV_m + \beta ID + \gamma PN + R_n + e_{jklmno} \quad [M1]$$

onde y_{jklmno} corresponde ao peso ao desmame do bezerro o, do genótipo j, pertencente ao grupo contemporâneo k, de sexo l, progênie de uma vaca de categoria m e do reprodutor n. A média geral é representada por μ , se consideram os efeitos fixos de GG_j = grupo genético j ($j=1..39$), GC_k = grupo contemporâneo k ($k=1..31$) constituído por animais nascidos no mesmo ano, pertencentes ao mesmo experimento e com o mesmo manejo, S_l = sexo l (l =macho, 2 =fêmea), CV_m = categoria da vaca m (1 =primípara, 2 =multípara), β e γ correspondem aos coeficientes lineares de idade ao desmame (ID) e peso ao nascimento (PN), o reprodutor foi incluído como efeito aleatório $R_n \sim (0, \sigma_r^2)$ e e_{jklmno} corresponde ao erro aleatório com $e_{jklmno} \sim (0, \sigma_e^2)$.

Os demais modelos mantêm os efeitos fixos e aleatórios do modelo genotípico [M1], exceto GG que é substituído por EGC, representando os efeitos genéticos de cruzamentos calculados para cada animal. O termo EGC considera a incorporação gradativa de efeitos aditivos, de dominância e epistáticos em função do modelo utilizado. O cálculo dos coeficientes foi desenvolvido com base em Wolf et al. (1995) e adaptados em função do desenho experimental. Utilizaram-se os subscritos i (j) para se referir as proporções diretas (maternas) das raças, sendo i (j) = A/A, S/S, N/N ou H/H. Os sob escritos D, M, P, AP e AM, referem-se às proporções em indivíduos, mãe, pai, avô paterno e avó materno respectivamente. Define-se $\alpha_{i(j)}$

como a proporção de genes da raça i (j) no indivíduo (mãe) obtido como a proporção média da raça i (j) nos pais (avós maternos) $\alpha_i^D = (\alpha_i^P + \alpha_i^M) * 0,5$, ($\alpha_j^M = (\alpha_j^{AP} + \alpha_j^{AM}) * 0,5$). Define-se δ_{ii}^D como a probabilidade de que num locus ao acaso as origens dos dois alelos sejam da raça i e define-se δ_{iH}^D como a probabilidade de que um alelo seja da raça i e o outro alelo seja da raça H/H respectivamente. Calcula-se este coeficiente em relação a H/H porque no desenho experimental A/A, S/S e N/N são cruzadas gerando genótipos com diferente composição H/H, mas estas raças não são cruzadas entre elas. Estas proporções são obtidas como $\delta_{ii}^D = \alpha_i^P \alpha_i^M$ e $\delta_{iH}^D = (\alpha_i^P \alpha_H^M) + (\alpha_H^P \alpha_i^M)$. Para evitar dependências lineares, as proporções raciais diretas e maternas são tomadas como diferença em relação a H/H que será utilizada como raça base de comparação (por ex. $\alpha_i^{*D} = \alpha_i^D - \alpha_{H/H}^D$). A partir destas proporções calculam-se os coeficientes para cada modelo.

O modelo geral que inclui efeitos genéticos de cruzamentos (EGC) foi definido como:

$$y_{jklmno} = \mu + EGC + GC_k + S_l + CV_m + \beta ID + \gamma PN + \text{reprodutor}_n + e_{jklmno}$$

Onde os termos são equivalentes aos definidos no modelo genotípico e os coeficientes para os efeitos genéticos de cruzamentos (EGC) são calculados para cada modelo da seguinte forma:

Modelo Aditivo

$$EGC = \sum_{i=A/A}^{S/S} \alpha_i^{*D} g_i^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} \alpha_j^{*M} g_j^M \quad [M2]$$

Onde $g_i^D (g_j^M)$ correspondem aos efeitos aditivos diretos (maternos) da raça i(j) expresso como diferença com H/H.

Modelo Aditivo Dominante

$$EGC = [M2] + \sum_{i=A/A}^{S/S} \delta_{iH}^D d_{iH}^D \quad [M3]$$

Incorpora a [M2] a dominância individual entre a raça i e Hereford (h_{iH}^D).

Modelo Aditivo Dominante com efeitos Maternos

$$EGC = [M2] + \sum_{i=A/A}^{S/S} \delta_{iH}^D d_{iH}^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} \delta_{jH}^M d_{jH}^M \quad [M4]$$

Incorpora a [M2] efeitos de dominância individual (materna) entre a raça i(j) e Hereford $d_{iH}^D (d_{jH}^M)$. Para M5 e M6 d leia-se como h (heterose). Os restantes cinco modelos incorporam a M4 interações epistáticas.

Modelo perdas recombinação individual Dickerson (1969).

$$EGC = [M4] + \sum_{i=A/A}^{S/S} \left((4\alpha_i^D \alpha_H^D) - \delta_{iH}^D \right) r_{iH}^D \quad [M5]$$

Incorpora a [M4] o termo r_{iH}^D , sendo as perdas por recombinação individual entre a raça i e Hereford definidas por Dickerson (1969, 1973).

Modelo Completo de Dickerson (1969) com efeitos Maternos

$$EGC = [M4] + \sum_{i=A/A}^{S/S} \left((4\alpha_i^D \alpha_H^D) - \delta_{iH}^D \right) r_{iH}^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} \left((4\alpha_j^M \alpha_H^M) - \delta_{jH}^M \right) r_{jH}^M \quad [M6]$$

Incorpora a [M4] perdas por recombinação individual (materna) entre a raça i (j) e Hereford, r_{iH}^D (r_{jH}^M), definidas por Dickerson (1969, 1973).

Modelo Koch et al. (1985)

$$EGC = [M4] + \sum_{k=A/A}^{S/S} \alpha_k^{*AM} g_k^{AM} + \sum_{i=A/A}^{S/S} (\alpha_i^D)^2 (\alpha_H^D)^2 gg_{iH}^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} (\alpha_j^M)^2 (\alpha_H^M)^2 gg_{jH}^M \quad [M7]$$

Incorpora a [M4] o efeito aditivo da avó materna (g_k^{AM}) de raça k (k=A/A, S/S, N/N, H/H) expressa como diferença com Hereford e a interações epistáticas aditivas x aditivas diretas (maternas) entre as raças i (j) e Hereford, gg_{iH}^D (gg_{jH}^M), definidas segundo Koch et al. (1985).

Modelo Hipótese X de Kinghorn (1980)

$$EGC = [M4] + \left[1 - \left(\sum_{i=A/A}^{H/H} (\alpha_i^D)^2 \right) \right] e^D + \left[1 - \left(\sum_{j=A/A}^{H/H} (\alpha_j^M)^2 \right) \right] e^M \quad [M8]$$

Incorpora a [M4] perdas de epistasia diretas (maternas), e^D (e^M), definidas segundo a hipótese X de Kinghorn (1980), onde as perdas de epistasia representam em cruzas F1 0,5e.

Modelo com interações epistáticas aditivas x aditivos e aditivos x dominante, diretas e maternas (Hill, 1982)

$$EGC = [M4] + \sum_{i=A/A}^{S/S} (\alpha_i^D)^2 aa_{iH}^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} (\alpha_j^M)^2 aa_{jH}^M + \sum_{i=A/A}^{S/S} \alpha_i^D (\delta_{iH}^D - \delta_{ii}^D - \delta_{HH}^D) ad_{iH}^D + \sum_{j=A/A}^{S/S} \alpha_j^M (\delta_{jH}^M - \delta_{jj}^M - \delta_{HH}^M) ad_{jH}^M \quad [M9]$$

Incorpora a [M4] interações epistáticas aditivas x aditivas, aa_{iH}^D (aa_{jH}^M), e aditivas x dominante diretas (maternas) ad_{iH}^D (ad_{jH}^M), entre as raças i (j) e Hereford definidas segundo Hill (1982).

Os efeitos genéticos estimados por cada modelo são apresentados na tabela 2. Pode-se observar que os modelos M5 a M9 incluem interações epistáticas diretas e os modelos M6 a M9 também incluem interações epistáticas maternas. O modelo M9 é o único que apresenta interações epistáticas aditivas x dominantes diretas e maternas.

Tabela 2. Efeitos aditivos e não aditivos individuais e maternos considerados nos modelos comparados neste estudo.

Modelos	Efeitos genéticos ¹									
		g_i^D	g_j^M	g_j^{AM}	d_{iH}^D ²	d_{jH}^M ³	aa_{iH}^D ⁴	aa_{jH}^M ⁵	ad_{iH}^D	ad_{jH}^M
Genotípico	[M1]									
Aditivo	[M2]	*	*							
Aditivo Dominante	[M3]	*	*		*					
Aditivo Dominante + efeitos maternos	[M4]	*	*		*	*				
Perdas recombinação individual	[M5]	*	*		*	*	*			
Dickerson (1969)	[M6]	*	*		*	*	*	*		
Koch et al. (1985)	[M7]	*	*	*	*	*	*	*		
Kinghorn (1980)	[M8]	*	*		*	*	*	*		
Hill (1982)	[M9]	*	*		*	*	*	*	*	*

¹ g , d , aa e ad correspondem a efeitos aditivos, de dominância e interações epistáticas aditivas x aditivas e aditivas x dominantes respectivamente. Sob escrito D , M e AM indicam efeitos diretos, maternos e da avó materna respectivamente; Subscrito $i(j)$ = Angus (A/A), Nelore (N/N), Salers (S/S), Hereford (H/H). (Por exemplo, modelo de heterose individual contém nove parâmetros de cruzamentos: $g_{A/A}^D$, $g_{S/S}^D$, $g_{N/N}^D$, $g_{A/A}^M$, $g_{S/S}^M$, $g_{N/N}^M$, h_{AH}^D , h_{SH}^D e h_{NH}^D). ² Correspondem a h_{iH}^D para os modelos M5 e M6 ³ Corresponde a h_{jH}^M para os modelos M5 e M6. ⁴ Correspondem a r_{iH}^D para M5 e M6, a gg_{iH}^D para M7 e e^D para M8. ⁵ Correspondem a r_{jH}^M para M6, a gg_{jH}^M para M7 e e^M para M8.

As estimativas foram obtidas por máxima verossimilhança e a significância de cada modelo foi avaliada pelo critério de informação de Akaike, $AIC = -2\log L + 2k$, onde $-2\log L$ corresponde à função de máxima verossimilhança e k ao número de

parâmetros independentes estimados. Na comparação também é considerada a diferença de AIC, $\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$, onde diferenças entre 0 e 2 oferecem apoio empírico substancial para a utilização do modelo i , diferenças entre 4 e 7 oferecem apoio empírico consideravelmente baixo e com diferenças superiores a 10 essencialmente não há apoio empírico para o modelo i (Burham & Anderson, 2002). Também é considerado o critério de informação Bayesiano, $BIC = -2\log L + \log(n) k$, onde n corresponde ao número de observações mantendo os restantes termos do AIC. Para os modelos de melhor ajustamento foram construídos intervalos de confiança para estimações de compostos estabilizados de diferente composição racial de A/A, S/S e N/N com H/H ($\alpha=0,05$) através da opção ESTIMATE do PROC MIXED (SAS, 2003).

Diagnostico de multicolinearidade foi desenvolvido através do PROC IML e PROC MIXED (SAS, 2003) através da análise da matriz $X'X$, dos autovalores, e do índice de condição da matriz X .

Resultados e Discussão

Em relação ao diagnostico de multicolinearidade a matriz $X'X$ foi de posto completo, sendo os autovalores positivos e diferentes de zero para todos os modelos. Para a maioria deles o índice de condição da matriz X não supera o valor de 30 a partir do qual acontecem problemas de multicolinearidade segundo Judge et al. (1988). A exceção foi para o modelo M9 (modelo com maior número de parâmetros) onde o maior autovalor foi 104,9 e o menor 0,009 e o índice de condição da matriz X foi 107,5. Para a análise das estimativas deste modelo devem

levar primeiro em consideração esta restrição. Para os restantes modelos não aconteceram problemas de multicolinearidade.

Resultados do ajustamento dos diferentes modelos avaliados são apresentados na Tabela 3. Segundo o AIC os modelos que incluem efeitos epistáticos diretos e maternos (M6 a M9) têm um melhor ajustamento que aqueles que não os incluem (M2 a M4) e também do modelo M5 que inclui efeitos epistáticos diretos. Assim, este último (M5) não melhora o ajustamento do modelo aditivo dominante com efeitos maternos (M4) indicando que os efeitos epistáticos maternos têm maior significância que os diretos.

Tabela 3 Número de parâmetros (k), valor da função de máxima verossimilhança (-2 Log L), Critérios de Informação de Akaike (AIC), diferença em relação ao modelo com menor AIC (Δ_{AIC}), Critério Bayesiano de Informação (BIC) e diferença em relação ao modelo com menor BIC (Δ_{BIC}) para modelos utilizados na estimação de parâmetros de cruzamentos para peso ao desmame.

Modelos		k	-2 Log L	AIC	Δ_{AIC}	BIC	Δ_{BIC}
Kinghorn (1980)	[M8]	14	34774,2	34872,2	0,0	35016,3	0,0
Dickerson (1969)	[M6]	18	34767,4	34873,4	1,2	35029,3	13,0
Hill (1982)	[M9]	24	34759,8	34877,8	5,6	35051,3	35,0
Koch et al. (1985)	[M7]	21	34766,6	34878,6	6,4	35043,3	27,0
Aditivo Dominante + efeitos maternos	[M4]	12	34789,0	34883,0	10,8	35021,3	5,0
Perdas Recombinação Individual	[M5]	15	34783,1	34883,1	10,9	35030,2	13,9
Genotípico	[M1]	39 ^a	34740,6	34888,6	16,4	35106,3	90,0
Aditivo Dominante	[M3]	9	34860,8	34948,8	76,6	35078,2	61,9
Aditivo	[M2]	6	34919,7	35001,7	129,5	35122,3	106,0

^a Número de parâmetros incluídos para estimar as médias genotípicas

Dentro dos modelos que incluem efeitos epistáticos maternos o modelo de melhor ajustamento é o modelo de Kinghorn (M8), seguido do modelo de Dickerson com efeitos maternos (M6), apresentando este último um valor Δ_{AIC} menor a 2. Segundo Burnham & Anderson (2002) esta diferença não é suficiente para evidenciar a superioridade do modelo de Kinghorn (M8), determinando que ambos possam ser utilizados indistintamente. A importância de realizar o diagnóstico de multicolinearidade prévio a comparação de modelos se observa no resultado obtido com o modelo de Hill (M9). Neste modelo apesar dos problemas de multicolinearidade detectados fica na terceira posição quando comparados pelo AIC, evidenciando que o diagnóstico deve ser considerado previamente a escolha do modelo.

O modelo de melhor ajustamento baseado no BIC também é o de Kinghorn (M8) seguido do modelo aditivo dominante com efeitos maternos (M4), ficando em terceira posição o modelo de Dickerson com efeitos maternos (M6). Considerando este critério o ordenamento dos modelos não é o mesmo que com o AIC, pois este BIC penaliza em forma mais severa o maior número de parâmetros.

Neste estudo o modelo de Kinghorn (M8) apresenta melhor ajustamento por ambos os critérios, não diferindo pelo AIC com o modelo de Dickerson com efeitos maternos (M6). Estimativas para efeitos genéticos de ambos os modelos são apresentadas na Tabela 4. De forma geral efeitos genéticos aditivos diretos e maternos, de dominância/heterose e perdas de epistasia/perdas por recombinação para os dois modelos atuam na mesma direção. Efeitos aditivos diretos e maternos têm o mesmo sentido e magnitudes semelhantes para ambos os modelos, reduzindo

o peso ao desmame para N/N, entretanto efeitos aditivos diretos positivos para S/S e maternos positivos para A/A são observados.

Estimativas de efeitos de dominância (heterosigose) apresentam valores diferentes e alguns casos em sentido contrario nos modelos de Dickerson e de Kinghorn. Isto se deve as suposições dos mesmos, comprovados por estudos de Eisen (1989) e Wolf et al. (1995) os quais demonstraram a equivalência matemática do modelo de Dickerson (1969) e Kinghorn (1980) quando são envolvidas duas raças, obtendo se nesta situação $h_{ij}=d_{ij} + \frac{1}{2} e_{ij}$. Quando aplicada esta transformação, o sentido e a magnitude dos efeitos de heterose são semelhantes aos obtidos com o modelo de Dickerson, ainda que não sejam iguais, pois neste estudo estão envolvidas quatro raças. Para ilustrar isto, por exemplo, tomando-se as estimativas de $h_{SH}^D = -1,3$ e $d_{SH}^D = 16,8$, sendo ambas significativas, quando for adicionado as estimativas do modelo de Kinghorn ($d_{SH}^D + \frac{1}{2} e_{SH}^D = 16,8 + \frac{1}{2}(-36,3) = -1,25$) obtem-se uma estimativa semelhante ao valor de heterose estimado pelo modelo de Dickerson. Efeitos de dominância/heterose diretos são significativos para todas as combinações raciais com H/H para ambos os modelos, entretanto dentro dos efeitos de dominância maternos no modelo de Kinghorn só é significativo para N/H, entanto para o modelo de Dickerson as estimativas são significativas para todas as combinações raciais.

A principal diferença entre os modelos refere-se em como são consideradas as interações epistáticas. Ambos consideram as interações aditivas x aditivas, mas a desvantagem do modelo de Kinghorn (1980) segundo Grosshans et al. (1994) é que os efeitos epistáticos são descritos por um parâmetro que não distingue entre

combinações raciais diferentes. No modelo de Dickerson (1969) isto é considerado e os efeitos epistáticos são descritos por um parâmetro para cada combinação racial com H/H. Neste estudo perdas por recombinação diretas e maternas não foram significativas para combinações de A/A com H/H, mas para combinações de S/S e N/N com H/H se observam perdas por recombinação significativas, diminuindo o peso ao desmame pelas diretas, entretanto havendo incremento dessa característica pelas maternas. No modelo de Kinghorn não é possível observar diferenças entre combinações raciais, as perdas de epistasia direta (e^D) diminuem o peso ao desmame e as maternas (e^M) o incrementam. Considerações em relação às estimativas com o modelo de Dickerson obtidas neste estudo se encontram em Lema et al. (2011).

Em bovinos de leite Grosshans et al. (1994) estudaram o modelo A (interações aditivas x aditivas) que junto ao de Dickerson (1969) obtiveram melhor ajustamento que o de Kinghorn (1980), optando os autores pelo modelo A em função de estimar interações aditivas x aditivas de forma separada. Demeke et al. (2003) compararam para peso ao desmame os modelos de Dickerson (1969), Kinghorn (1980), o modelo A de Grosshans et al. (1994) e o proposto por Wolf et al. (1995) obtendo um melhor ajustamento do de Dickerson (1969). No mesmo sentido De los Reyes et al. (2006) analisando peso ao desmame de cruzamentos entre Nelore e Hereford encontraram o modelo de Dickerson mais adequado que o de Kinghorn (1980).

Tabela 4. Estimativas de efeitos aditivos e não aditivos diretos e maternos para peso ao desmame das raças Aberdeen Angus, Salers e Nelore com Hereford para os modelos de Dickerson (1969) e Hipótese X de Kinghorn (1980).

Efeitos genéticos ^{ab}	Modelo Dickerson (1969) ¹		Efeitos genéticos	Modelo Kinghorn (1980)	
	Estimação	Erro Padrão		Estimação	Erro Padrão
Hereford ^b	134,0	± 0,9			
Efeitos aditivos					
g_A^D	-4,0	± 3,7	g_A^D	-3,3	± 3,7
g_N^D	-12,1	± 4,7**	g_N^D	-11,8	± 4,6*
g_S^D	12,4	± 4,0**	g_S^D	12,0	± 4,0**
g_A^M	18,5	± 5,6***	g_A^M	12,4	± 5,0*
g_N^M	-34,6	± 11,7**	g_N^M	-24,6	± 9,7*
g_S^M	6,4	± 9,1	g_S^M	7,1	± 7,6
Efeitos de dominância/heterose					
h_{AH}^D	5,3	± 2,3*	d_{AH}^D	22,7	± 5,9***
h_{NH}^D	20,2	± 3,1***	d_{NH}^D	37,9	± 6,3***
h_{SH}^D	-1,3	± 2,5***	d_{SH}^D	16,8	± 6,0**
h_{AH}^M	11,9	± 3,1***	d_{AH}^M	-7,3	± 6,5
h_{NH}^M	63,1	± 8,5***	d_{NH}^M	31,9	± 7,8***
h_{SH}^M	24,7	± 6,2***	d_{SH}^M	0,7	± 6,4
Interações epistáticas					
r_{AH}^D	-12,5	± 8,5	e^D	-36,3	± 10,8***
r_{NH}^D	-27,0	± 2,6**	e^M	42,5	± 13,9**
r_{SH}^D	-19,0	± 8,7*			
r_{AH}^M	5,6	± 9,5			
r_{NH}^M	48,2	± 15,5**			
r_{SH}^M	30,7	± 12,1**			

^a Letras *g*, *h*, *d*, *r* e *e* = efeitos aditivos, heterose, dominância, perdas por recombinação e perdas de epistasia respectivamente.

D=efeitos diretos; M=efeitos maternos. Subscrito H=Hereford, A=Aberdeen Angus, N=Nelore e S=Salers. ^bResultados expressos como diferença com a raça Hereford (Kg)

* = P<(0,05), ** = P<(0,01), *** = P<(0,001). ¹aceito para publicação Lema et al. (2011)

Em gerações avançadas de raças sintéticas os efeitos não aditivos se estabilizam e dependendo da composição final podem tomar maior relevância (por

ex. em sintéticas $\frac{1}{2}$ H/H os efeitos não aditivos têm maior incidência que em sintéticas $\frac{7}{8}$ H/H). Enquanto que no modelo de Kinghorn se tem a média dos efeitos epistáticos, no modelo de Dickerson eles são estimados para cada uma das combinações raciais (A/H, S/H e N/H). Isto permite que com o modelo de Dickerson possam ser visualizadas diferenças quando efeitos não aditivos se expressam em maior proporção. Quando a origem das raças é mais distante a magnitude dos efeitos epistáticos se espera maior (Wilham e Pollak, 1987), o que pode ter implicações de maior magnitude nas estimativas para combinações zebuína/britânica em relação a combinações britânica/britânica.

Na Figura 1 se apresentam estimativas do peso ao desmame para raças sintéticas estabilizadas de A/A e N/N com diferente composição H/H. O Modelo Kinghorn assume magnitudes iguais nas interações epistáticas o que tende a reduzir diferenças nas estimativas para as distintas combinações raciais. Diferenças no peso ao desmame para raças sintéticas de N/N e de A/A com composições H/H $\frac{3}{4}$ e $\frac{5}{8}$ podem ser visualizadas pelo modelo de Dickerson e não são detectadas pelo de Kinghorn.

Estimativas de peso ao desmame obtidas pelo modelo de Dickerson para as raças puras A/A (14,4 kg) e S/S (18,8 kg) não diferem significativamente das obtidas pelo modelo de Kinghorn (9,1 e 19,0 kg para A/A e S/S respectivamente), nem entre elas. Por ambos os modelos estas raças superam a H/H significativamente, entretanto para N/N as estimativas são menores a H/H ($P < 0,05$) não diferindo significativamente entre modelos (-46,7 e -36,4 kg para os modelos de Dickerson e Kinghorn respectivamente). O desempenho de sintéticas de S/S para todas as

proporções H/H é superior às sintéticas de A/A (dados que não aparecem na Figura 1), superando as combinações zebuínas a partir de proporções N/N superiores a $\frac{3}{4}$. Em sintéticas de Nelore e Hereford a composição $\frac{5}{8}$ britânica obtém o maior peso ao desmame. A partir desta proporção incrementos na composição N/N o reduzem, sendo inferior a H/H a partir de proporções maiores a $\frac{3}{4}$ Nelore.

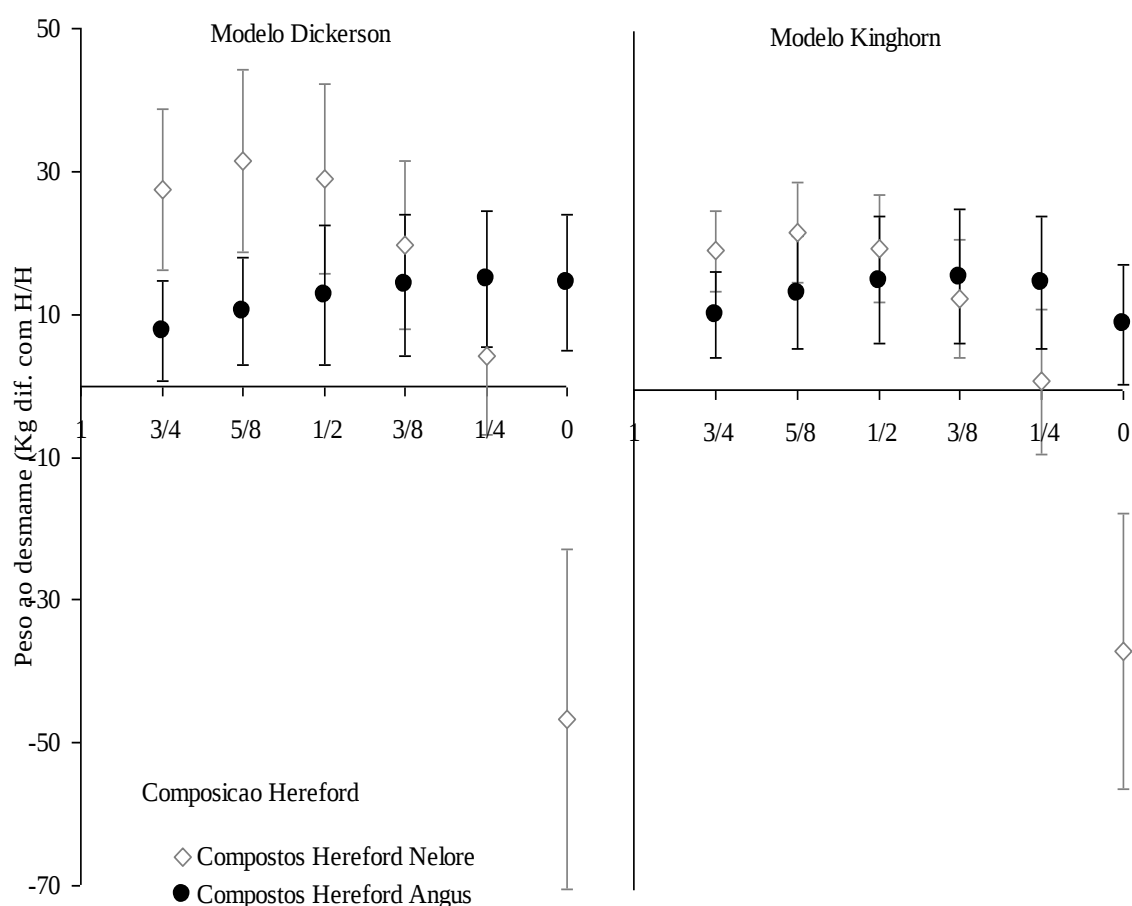


Figura 1. Pesos ao desmame preditos (expressos como Kg de diferença com a raça Hereford) para raças sintéticas com diferente composição Angus – Hereford e Nelore–Hereford e para as raças puras Angus e Nelore estimados com o modelo de Dickerson (1969, 1973) e com o modelo Hipótese X de Kinghorn (1980).

Os erros nas estimativas são maiores para sintéticas de N/N e S/S com H/H que para as sintéticas entre britânicas. As diferenças são mais evidentes nas raças

puras, onde no caso de A/A estava presente nos experimentos, entanto a continental e a zebuína não estavam disponíveis para sua avaliação. Estes resultados são coincidentes com os de Grosshans et al. (1994) e de Demeke et al. (2003) que obtiveram precisões menores nas estimativas quando as raças puras não estavam presentes. Isto pode ser visualizado nos intervalos de confiança maiores para sintéticas com composição N/N e para a raça pura zebuína.

Kinghorn & Vercoe (1989) analisando dados de Koch et al. (1985) de cruzamentos de H/H e A/A concluem que em poucas características se tomariam decisões diferentes quando utilizados distintos modelos que incluem epistasia. Neste trabalho os modelos de melhor ajustamento apresentam diferenças, mudando as estimativas e o ordenamento apesar das diferenças não serem significativas. Para composições $\frac{1}{2}$ H/H o modelo de Dickerson apresenta superioridade de sintéticas com N/N em relação a sintéticas com S/S e com A/A o que não é verificado no modelo de Kinghorn. No mesmo sentido para sintéticas com composição $\frac{3}{8}$ H/H o modelo de Dickerson prediz superioridade de sintéticas com N/N em relação a A/A entanto no modelo de Kinghorn se observa o contrario.

Observa-se a necessidade de considerar interações epistáticas aditivas x aditivas nos estudos de cruzamentos o que é coincidente com os resultados Kinghorn (1980, 1983, 1987), Grosshans et al. (1994), Demeke et al. (2003) e De los Reyes et al. (2006). Segundo Kinghorn (1987) as aparentes consistências nos resultados proporcionam uma medida de confiança de que modelos que incluem este tipo de efeitos epistáticos são geralmente mais apropriados quando se analisam dados de cruzamentos ou para predizer o comportamento de genótipos cruzados

não testados. No entanto este autor aponta que seria impreciso predizer que todas ou a maioria das interações epistáticas sejam desta natureza.

Os resultados mostram um ajustamento semelhante entre os modelos de Kinghorn (1980) e Dickerson (1969), no entanto o segundo permite uma modelagem mais específica para composições raciais diferentes. Isto, somado a sua ampla aplicação em estudos de cruzamentos faz que seja recomendável sua utilização. Em todos os casos análises econômicas e de risco das alternativas, assim como da precisão parecem recomendáveis antes de sua aplicação em cruzamentos comerciais.

Conclusões

Modelos que incluem efeitos aditivos e de dominância não são suficientes para explicar o desempenho de genótipos cruzados. A utilização de modelos que adicionam interações epistáticas deve ser levada em consideração para planejar sistemas efetivos de cruzamentos.

Modelos que estimam efeitos epistáticos médios entre raças têm menor capacidade de detectar diferenças entre combinações raciais para peso ao desmame que aqueles que estimam interações epistáticas para cada combinação racial.

Referências

- BIDANEL, J.P. Estimation of crossbreeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds. III. Dominance and epistatic components of heterosis on reproductive traits. **Genetics, Selection, Evolution**. v.25, p.263-281, 1993.
- BURNHAM, K.P; ANDERSON, D. **Model selection and multimodel inference: a practical information – theoretic approach**. Springer. 488 p. 2002.
- DEMEKE, S.; NESER,, W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of *Bos taurus* x *Bos Indicus* cattle crosses in Ethiopia: Evaluation of different crossbreeding models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.120. p. 39-50, 2003.
- DICKERSON, G.E. Experimental approaches in utilising breed resources. **Animal Breeding Abstracts**. v.37, p. 191-202. 1969
- DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: Proc. Anim. Breed. Genetics Symp. in Honor of J.L. Lush.1973. **Proceeding...**, Champaign, IL. 1973.
- DE LOS REYES, A.; ELZO, M.A.; FRIES, L.A.; ROSO, V.M.; CARVALHEIRO, R. Non –genetic, additive and non-additive genetic effects for animal model analyses of weaning weights in a Nellore x Hereford multibreed population in Brazil. In: Congress on Genetics Applied to Livestock Production. 8th, Belo Horizonte. **Proceedings ...** Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- EINSEN, E.J. Genetic models to predict crossbreed performance: a review. **Revista Brasileira de Genética**. v.12, n.3-supl, 13-26, 1989
- GIMENO, D.; AVENDAÑO, S.; SEVERINO R. Elección de un diseño óptimo de cruzamientos en un experimento con cuatro razas bovinas. Mem. XIV Reunión Latin.-Amér. Prod. Anim. [In Spanish with English abstract] **Revista Argentina de Producción Animal** (Argentina). 15:914-918. 1995.
- GROSSHANS, T.; DISTL, O.; SEELAND, G.; WOLF, J. Estimation of individual cross-breeding effects on milk production traits of the German Black Pied dairy cattle using different genetic models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.111. p. 472-492, 1994.
- HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**.v. 99, p. 161-168. 1982.
- JUDGE, G.; HILL, R.C.; GRIFFITHS, W.; LUTKEPOHL, H.; TSOUNG-CHAO LEE. **Introduction to the theory and practice of econometrics**. Wiley, 2nd edition, 1988.

- KINGHORN, B. The expression of "Recombination Loss" in quantitative traits. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.97, p. 138-143. 1980.
- KINGHORN, B. Genetics effects in crossbreeding. I. Model of merits. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.99, p. 59-68. 1982.
- KINGHORN, B. Genetic effects in crossbreeding III. Epistatic loss in crossbreed mice. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.100, p. 209-222. 1983.
- KINGHORN, B. The nature of 2-locus epistatic interactions in animals: evidence from Sewall Wright's guinea pig data. **Theoretical Applied Genetics**. v.73, 595-604, 1987.
- KINGHORN, B.P. & VERCOE, P.E. The effect of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbreed genotypes. **Animal Production**. v.49, p. 209-216. 1989.
- KOCH, R.; DICKERSON, G.; CUNDIFF, L.; GREGORY, K. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal of Animal Science** v.60, p. 1117 -1132, 1985.
- KOMENDER, P. Crossbreeding in farm animals. III. A general method of comparing models to estimate crossbreeding parameters with an application to diallel crossbreeding experiments. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.105, p. 362-371, 1988.
- LEMA, O. M.; GIMENO, D.; DIONELLO, N.J.L.; NAVAJAS, E.A. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nellore crossbreed calves: individual and maternal additive and non-additive effects. **Livestock Science** Aceito para publicacao 2011.
- MADALENA, F.E. Consideraciones sobre modelos para la predicción del desempeño de cruzamientos en bovinos. **Archivos Latino Americanos de Producción Animal**, 9, v.2. 2001
- POLLACK E.J. Multibreed genetic evaluation of beef cattle in the United States. In: . **8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**, Belo Horizonte. Proceeding .. Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT User's Guide. Release 6.11 Edition Cary: SAS Institute Inc. Cary, NC, USA, 2003.
- WILLHAM, R.L. & POLLAK, E. Theory of heterosis. Symposium: Heterosis and crossbreeding. **Journal of Dairy Science**. v.68. p. 2411-2417. 1985.
- WOLF, J.; DISTL, O.; HYÁNEK, J.; GROSSHANS, T.; SEELAND, G. Crossbreeding in farm animals. V. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.112, p 81-94. 1995.

ARTIGO 2

**Desempenho até os três anos de idade para pesos corporais de cruzas
Hereford, Angus, Salers e Nelore: efeitos aditivos, não aditivos, diretos e
maternos**

**Desempenho até os três anos de idade para pesos corporais de cruzas
Hereford, Angus, Salers e Nelore: efeitos aditivos, não aditivos, diretos e
maternos**

O. M. Lema¹³, I. Aguilar², N.J.L. Dionello^{3 6}, D. Gimeno⁴, F.F. Cardoso^{5 6},

¹Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, La Estanzuela, Colonia, Uruguai.
e-mail: mlema@inia.org.uy

²Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, La Brujas, Canelones, Uruguai.

³Departamento de Zootecnia - UFPel.

⁴Facultad de Agronomía. Universidad de la República. Uruguai.

⁵Embrapa Pecuária Sul.

⁶Bolsista CNPq.

Resumo: O objetivo do presente trabalho foi obter estimativas de efeitos genéticos aditivos e não aditivos para crescimento de bovinos cruzados Hereford (H/H), Angus (A/A), Salers (S/S) e Nelore (N/N) do nascimento até os três anos de idade. Foram analisados 67.674 registros de peso de 4.050 animais, classificados em 39 genótipos diferentes, progênie de 143 touros e pertencentes a dois experimentos desenvolvidos no Uruguai pela Facultad de Agronomía (UDELAR) entre os anos 1993 e 2002. Foram utilizados um modelo multicaracterística (MAM) para pesos trimestrais do nascimento até os trinta e seis meses de idade e um modelo de medidas repetidas (MMR) com registros do nascimento até os 1.227 dias de idade. No MAM foram utilizados 45.794 pesos divididos em treze características e no MMR todas elas. Em ambos os modelos se considerou o efeito fixo do grupo de contemporâneo (754 para MAM e 1.066 para MMR) o efeito aleatório do reprodutor e covariáveis para efeitos aditivos diretos e maternos (gi, gm), heterose individual e materna (hi, hm) e perdas por recombinação individual e materna (ri, rm) segundo o modelo completo de Dickerson. MMR adicionalmente incluiu o efeito aleatório do ambiente permanente do animal. Para efeitos aditivos e não aditivos diretos se

verificou ajuste entre as estimativas do MAM e MMR, não ocorrendo o mesmo para efeitos maternos que tiveram maior dificuldade em serem estimados. Observaram-se gi positivos para A/A e S/S e negativos para N/N. Para todas as combinações raciais, em todas as idades, hi incrementa o peso e ri o reduz. A raça zebuína apresentou gm negativos para todas as idades, entretanto A/A apresentou efeitos aditivos e não aditivos positivos em todas elas. Em combinações de S/S e N/N com H/H, efeitos não aditivos (hm e rm) foram positivos e de maior magnitude do que para as britânicas. Melhor combinação de efeitos aditivos foi obtida com raças britânicas, no entanto maiores valores de heterose e perdas por recombinação foram obtidas com a raça zebuína. A vantagem da utilização de fêmeas cruzadas no crescimento foi mantida até os três anos de idade para combinações britânicas x britânica e britânica x continental. Esta vantagem em combinações zebuína x britânica foi mantida embora as proporções da primeira fossem menores que as da segunda. Efeitos aditivos e não aditivos maternos tem incidência no crescimento até os trinta e seis meses para todas as combinações raciais.

Palavras-chave: Bovinos de corte, cruzamentos, heterose, crescimento.

Growth performance from birth to three-year-old for crossbreed Hereford, Angus, Salers and Nelore: direct and maternal, additive and non-additive effects

Abstract: The aim of this study was to estimate additive and non-additive genetic effects for growth of crossbred Hereford (H / H), Angus (A / A), Salers (S / S) and Nelore (N / N) from birth to three-year-old of age. Data included 67,674 weight records of 4,050 animals from two experiments conducted in Uruguay by Facultad de Agronomía (UDELAR) between 1993 and 2002. These records correspond to 39 different genotypes, and 143 sires. Analyses were by a multiple-trait model (MAM), with traits defined from birth to 36 mo and every 3 months; and with a repeated measure model (MMR) with records from birth to 1227 days old. All available weights were used in MMR, but only 45,794 weights were used in MAM analysis. Both models consider the fixed effects of contemporary groups (754 and 1,066 for MAM to MMR), the random effect of sire and covariates for direct and maternal additive effects (g_i , g_m), individual and maternal heterosis (h_i , h_m) and individual and maternal recombination losses (r_i , r_m) according to the comprehensive model of Dickerson. Additionally MMR included the permanent environment random effect of the animal. For direct additive and non-additive effects there was a good fit between the estimates of MAM and MMR, but not for maternal effects, where we found discrepancies between them. A positive effect of g_i was found for A / A and S / S, and a negative effect for N / N. For all breed combinations and ages the effects of h_i were positive and the effects of r_i were negative. The zebu breed showed a negative g_m for all ages, however A / A showed positive additive and non-additive effects for

all ages. Maternal non-additive effects (hm and rm) were positive, and these effects were bigger for S / S and N / N compared to A / A. Best combinations of additive effects is achieved with British breeds, but higher values of heterosis and recombination losses are obtained with the Zebu breed. The advantage of using crossbred females in growth is maintained until three-year-old of age for British x British and British x Continental combinations. This advantage for the Zebu x British combinations is maintained but the proportions of the former are larger than the second. Maternal additive and non-additive effects have effect on growth up to thirty-six months for all breed combinations.

Keywords: additive effects, beef cattle, crossbreeding, heterosis, non-additive effects

Introdução

A produção de carne depende do efeito conjunto dos recursos genéticos, do ambiente e da interação entre ambos. Cruzamentos entre raças constituem uma ferramenta efetiva para a otimização destes recursos em ambientes específicos, permitindo combinar recursos genéticos locais com outros mais produtivos do ponto de vista econômico. Dentro das características consideradas relevantes se encontra o crescimento e o peso adulto dos animais, que são associadas a características de importância econômica como os pesos de abate, os requerimentos de manutenção e também à reprodução (Bolignon et al., 2008).

A análise de características de crescimento em bovinos de corte tem sido convencionalmente realizada pela utilização de modelos multicaracterística (MAM) que tratam pesos a diferentes idades como características distintas, e proporcionam estimativas de parâmetros somente para idades constantes (Nobre et al., 2003). Outras abordagens para a análise de características de crescimento tem sido a utilização de modelos de medidas repetidas (Bolignon et al., 2008) ou modelos de regressão aleatória (Nobre et al., 2003; Sanchez et al., 2008; Baldi et al., 2010). Todas as alternativas permitem acompanhar mudanças nas curvas de crescimento através da incorporação de covariáveis. Estas covariáveis podem ser modeladas em função da idade através de distintas opções como polinômios de Legendre (Albuquerque & Meyer, 2001) ou os splines lineares ou de grau maior (Baldi, 2010).

O desempenho de animais cruzados pode ser predito para estas características conhecendo-se, entre outros fatores, a magnitude dos efeitos aditivos e não aditivos e sua interação com o ambiente. Experimentos de cruzamentos provêm às bases para a estimação dos parâmetros de cruzamentos, efeitos aditivos (diferenças raciais) e não aditivos (dominância e epistasia) (Dickerson, 1969). Estes efeitos podem ser significativos no componente individual e no maternal. Estimativas de efeitos maternos demonstram que os mesmos se mantêm no tempo e têm incidência no desempenho dos animais em idades avançadas (Costa et al., 2011).

Os objetivos do presente trabalho foram obter estimativas de efeitos aditivos e não aditivos, diretos e maternos para bovinos cruzados Hereford, Angus, Salers e Nelore nas características de crescimento até os três anos de idade.

Material e Métodos

Os dados analisados neste trabalho são provenientes de dois experimentos de cruzamentos em bovinos de corte desenvolvidos no Uruguai pela Facultad de Agronomía (UDELAR) entre os anos 1993 e 2002. Estes experimentos foram implementados na Fazenda “Capilla Vieja”, pertencente à Caja Notarial de Seguridad Social, alocada em Pandule no Departamento de Paysandú (Uruguai), com 32°13' de latitude sul e 57°21' longitude oeste. Detalhes do desenho experimental encontram-se em Gimeno et al. (1995).

Os animais nasceram na primavera (parição de 15 de agosto a 31 de outubro) sendo pesados e identificados ao nascimento, registrada a identificação de sua mãe,

o sexo e a data de nascimento. Depois de finalizado o período de parição, os terneiros foram pesados ao pé da vaca no final do mês de dezembro ou na primeira semana de janeiro, tendo em média 105 dias de idade. Pesagens posteriores foram realizadas em média a cada 45 dias durante a fase experimental. Os terneiros permaneceram junto com suas mães em campo nativo até serem desmamados nos meses de março-abril tendo em média 182 dias de idade. Em função da data de nascimento, os terneiros tiveram até três pesagens prévias ao desmame. Neste momento foram separados machos e fêmeas, sendo o manejo alimentar posterior similar. Não receberam suplementação em nenhum momento da vida e permaneceram em campo nativo até alcançar em média os 18 meses de idade. A partir do segundo inverno todos os grupos foram mantidos em pastagens melhoradas ou pastagens de inverno (aveia ou azevém) em função da disponibilidade na fazenda. Os machos permaneceram em pastagens melhoradas até alcançar os pesos de abate. As fêmeas após receber melhor alimentação no segundo inverno foram mantidas em pastagens em função do estado corporal e do peso para serem inseminadas no começo do verão com 24 a 26 meses de idade.

Foram analisados 67.674 registros de peso de 4.050 animais (2.036 machos e 2.014 fêmeas), tendo em média 16,7 pesagens por animal. O conjunto de animais pode ser classificado em 39 genótipos diferentes, progênie de 143 touros (35 H/H, 38 A/A, 22 S/S, 23 N/N e nove touros F1 A/H, 8 S/H e nove N/H, respectivamente). Em função do desenho experimental a exceção de animais Angus puros, todos os animais tinham uma proporção de genes H/H e (segundo o cruzamento) uma proporção de genes A/A, S/S ou N/N.

O manejo realizado nas pesagens foi similar durante todos os anos e nas diferentes épocas do ano. Lotes de animais manejados juntos foram encerrados a primeira hora da manhã para serem pesados na tarde ou encerrados na última hora da tarde para serem pesados na primeira hora da manhã seguinte. Na pesagem ao desmame e nas anteriores os terneiros permaneceram junto com as vacas. Após o desmame os animais tiveram em média oito horas de período de jejum total para todas as pesagens, com mínimo de cinco e máximo de 14 horas.

Genótipos obtidos nos primeiros cruzamentos (F1) e primeiras retro cruzas apresentam um número importante de animais com registro de peso, assim como pesagens em todas as idades. Os genótipos obtidos a partir de cruzamentos avançados (por exemplo, segundas retro cruzas), apresentam menor número de animais com registro de peso e menor número de pesagens por animal. Informação do número de animais com pesagem por genótipo segundo a classe de idade (45 dias) é apresentada no Anexo 1.

A evolução dos pesos não corrigidos para machos e fêmeas em função de classes de idade (45 dias) é apresentada na Figura 1 (pode-se observar quedas de peso no primeiro e no segundo inverno da vida dos animais, classe cinco a sete e classe 15 a 17 respectivamente). No Uruguai o período do desmame até aproximadamente um ano de idade em geral é crítico para os terneiros, pois além de estarem separados de suas mães sofrem as condições adversas do primeiro inverno pastando em campo nativo de baixa disponibilidade (Gimeno et al., 2002), e o segundo inverno com a mudança de dentição.

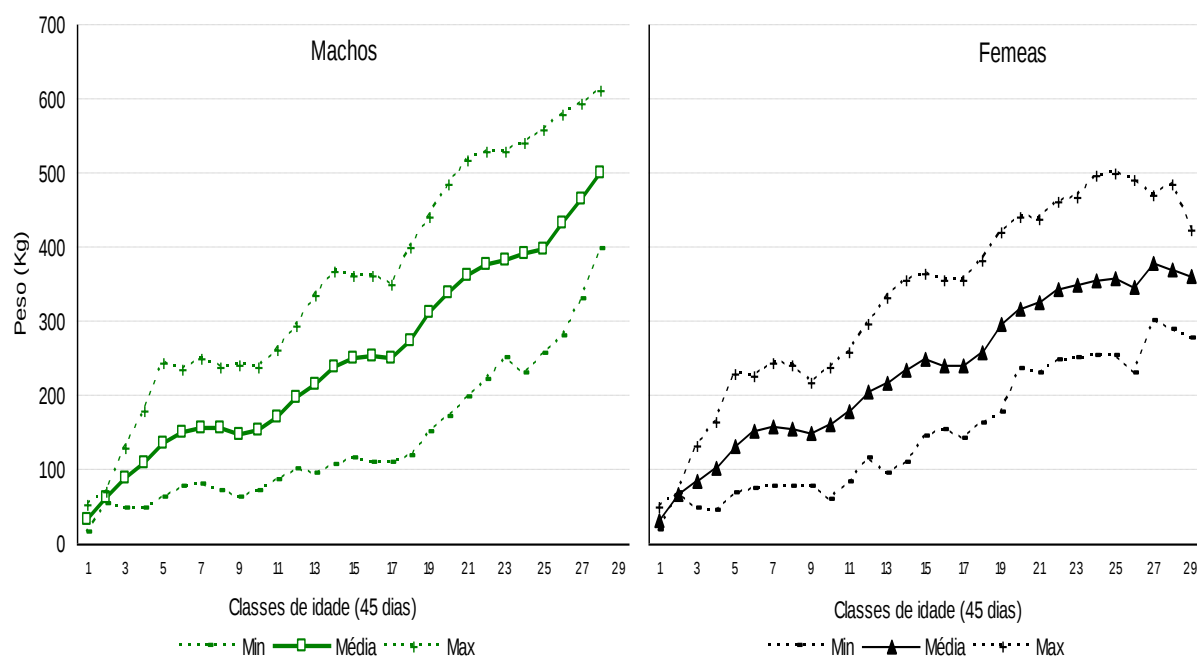


Figura 1. Evolução do peso mínimo, médio e máximo o em função da idade (classes definidas cada 45 dias) de machos e fêmeas.

Foram eliminados registros de animais que ficaram fora do intervalo da média $\pm$ três e meio desvio padrão para cada pesagem. Para a utilização do modelo de análise multicaracterística foram definidos pesos trimestrais, partindo do nascimento até os 36 meses. Para lotes de animais com mais de uma pesagem próxima às idades definidas, foi utilizada a pesagem em que a diferença da média de idades do grupo contemporâneo fosse menor. Para análise de medidas repetidas foram utilizados todos os pesos após a eliminação dos outliers. Na Tabela 1 é apresentada a descrição da informação utilizada para a análise multicaracterística.

Tabela 1. Idade média, peso médio, desvio padrão, número de registros e número de genótipos para pesagens trimestrais do nascimento até os 36 meses de idade utilizadas na análise multicaracterística e para peso ao desmame.

Característica	Idade (dias)	Peso (Kg)		Nº de registros	Nº de genótipos
		Média	DP ¹		
Peso nascer (PN)	1	32,3	4,8	4043	39
Peso 3 meses (P3)	106	102,1	18,3	3793	39
Peso 6 meses (P6)	186	148,2	27,0	4001	39
Peso desmame²	182	147,4	27,1	4050	39
Peso 9 meses (P9)	286	155,6	27,0	3704	39
Peso 12 meses (P12)	372	152,8	28,0	3565	39
Peso 15 meses (P15)	459	192,5	32,5	3510	38
Peso 18 meses (P18)	558	235,0	35,6	3372	35
Peso 21 meses (P21)	652	249,9	34,9	3259	35
Peso 24 meses (P24)	734	263,5	42,8	3102	35
Peso 27 meses (P27)	822	325,1	50,6	2787	35
Peso 30 meses (P30)	923	361,1	49,4	2620	28
Peso 33 meses (P33)	1010	371,1	46,7	2305	23
Peso 36 meses (P36)	1085	390,2	58,8	1683	20

¹DP=desvio padrão; ²peso ao desmame não foi analisado em forma conjunta (apresentado como referencia)

Observa-se que o número de genótipos e de registros reduz-se em pesagens nas idades maiores. Para pesagens em idades avançadas como é esperado se incrementa a média e a variância. A decisão do encerramento dos experimentos no ano 2002 impediu a coleta de informação e registro de pesos em idades maiores destes genótipos.

Modelos

Dois modelos foram utilizados para as análises, o primeiro um modelo de análise multicaracterística e o segundo um modelo de medidas repetidas. Os grupos

contemporâneos para ambos foram formados por animais do mesmo sexo (macho, fêmea), nascidos no mesmo ano (1993..2002), na mesma época de parição (1= anterior a primeiro de outubro, 2=posterior a primeiro de outubro), pertencentes ao mesmo experimento (1,2), filhos de vacas de uma mesma categoria (multípara, primípara) e pesados na mesma data. Este critério de grupo se manteve para todos os pesos a exceção do peso ao nascer em que a data de pesagem não foi considerada. Para a análise multicaracterística se formaram 754 grupos contemporâneos, enquanto 1.066 foram formados para análise de medidas repetidas.

Nos modelos foram incluídas como covariáveis os efeitos genéticos de cruzamentos com base no modelo completo com efeitos maternos de Dickerson (1969, 1973), conforme o melhor ajustamento obtido no capítulo anterior desta tese. O cálculo dos coeficientes foi desenvolvido com base em Wolf et al. (1995) e adaptados em função do desenho experimental. Utilizaram-se os subscritos i para se referir as proporções raciais, sendo i = A/A, S/S, N/N ou H/H. Os sobre escritos I, M e P, referem-se às proporções em indivíduos, mãe e pai, respectivamente. Define-se α_i como a proporção de genes da raça i no indivíduo obtida como a proporção média da raça i nos pais $\alpha_i^I = (\alpha_i^P + \alpha_i^M) * 0,5$. Define-se δ_{ii}^D como a probabilidade de que num locus ao acaso as origens dos dois alelos sejam da raça i e δ_{iH}^I como a probabilidade de que um alelo seja da raça i e o outro alelo seja da raça H/H respectivamente. Calcula-se este coeficiente em relação a H/H porque no desenho experimental A/A, S/S e N/N são cruzadas gerando genótipos com diferente composição H/H, mas estas raças não são cruzadas entre elas. Estas proporções

são obtidas como $\delta_{ii}^I = \alpha_i^P \alpha_i^M$ e $\delta_{iH}^I = (\alpha_i^P \alpha_H^M) + (\alpha_H^P \alpha_i^M)$. Para evitar dependências lineares, as proporções raciais diretas e maternas foram tomadas como diferença em relação a H/H que foi utilizada como raça base de comparação (por ex. $\alpha_i^{*I} = \alpha_i^I - \alpha_{H/H}^I$).

Modelo de Análise Multicaracterística (MAM)

O registro da característica t medida no n -ésimo animal, progênie do touro o e produzida no m -ésimo grupo contemporâneo é definida como:

$$y_{ntmo} = GC_{mt} + \sum_{i=A/A}^{S/S} \alpha_i^{*I} g_{it}^I + \sum_{i=A/A}^{S/S} \delta_{iH}^I h_{iHt}^I + \sum_{i=A/A}^{S/S} \left((4\alpha_i^I \alpha_H^I) - \delta_{iH}^I \right) r_{iHt}^I \\ + \sum_{j=A/A}^{S/S} \alpha_j^{*M} g_{jt}^M + \sum_{j=A/A}^{S/S} \delta_{jH}^M h_{jHt}^M + \sum_{j=A/A}^{S/S} \left((4\alpha_j^M \alpha_H^M) - \delta_{jH}^M \right) r_{jHt}^M + S_s + e_{ntmr}$$

onde o subscrito t representa a característica analisada (PN...P36), GC_{mt} corresponde ao efeito do grupo contemporâneo m para a característica t definido anteriormente. No modelo os termos $\alpha_i^D, \alpha_j^M, \delta_{iH}^I, \delta_{jH}^M$ foram definidos previamente, $g_{it}^I (g_{jt}^M)$ correspondem a efeitos aditivos diretos (maternos) da raça $i(j)$ expresso como diferença com H/H para a característica t , $h_{iHt}^I, (h_{jHt}^M)$ correspondem à heterose individual (materna) da raça $i(j)$ com H/H para a característica t e $r_{iHt}^I, (r_{jHt}^M)$ correspondem a perdas por recombinação individual (maternal) da raça $i(j)$ com H/H para a característica t , sendo o reprodutor incluído como efeito aleatório. Em notação matricial o modelo é definido como:

$$y = X\beta + Zs + e$$

onde, y é o vetor de observações; β = vetor de efeitos fixos (grupo contemporâneo, e os coeficientes de regressão para efeitos aditivos, de heterose e perdas por recombinação diretos e maternos); s = vetor de efeitos aleatórios do reprodutor; e = vetor de efeitos residuais aleatórios; X é a matriz de incidência para os efeitos fixos; e Z_s é a matriz de incidência para os efeitos aleatórios do reprodutor.

A estrutura de variâncias e covariâncias é definida como

$$\text{Var} \begin{bmatrix} s \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G \otimes I_s & \\ & R \otimes I_n \end{bmatrix}$$

onde G é a matriz 13x13 de covariância genética entre as características para os efeitos genéticos aleatórios do reprodutor; R é a matriz de covariância 13x13 dos efeitos residuais aleatórios; I_s e I_n são matrizes identidade de ordem número de reprodutores e número de animais com registros respectivamente; $\otimes$ corresponde ao produto direto.

O modelo multicaracterística foi implementado com o software REMLF90 (Misztal, 2002).

Modelo de Medidas Repetidas (MMR)

No MMR o peso do n -ésimo animal, progênie do touro s e registrado no m -ésimo grupo contemporâneo, medido no momento t é definido no modelo linear como:

$$\begin{aligned}
y_{nmo} = & GC_m + \sum_{k=1}^l \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \alpha_i^{*I} g_i^I + \sum_{k=1}^l \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \delta_{iH}^I h_{iH}^I \\
& + \sum_{k=1}^l \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \left((4\alpha_i^I \alpha_H^I) - \delta_{iH}^I \right) r_{iH}^I \\
& + \sum_{k=1}^u \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \alpha_j^{*M} g_j^M + \sum_{k=1}^u \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \delta_{jH}^M h_{jH}^M \\
& + \sum_{k=1}^u \sum_{i=A/A}^{S/S} \phi_k(t_{tn}) \cdot \left((4\alpha_j^M \alpha_H^M) - \delta_{jH}^M \right) r_{jH}^M + S_s + P_n + e_{ntms}
\end{aligned}$$

onde são mantidos os termos utilizados no modelo multicaracterística, l e u indicam o número de covariáveis para efeitos diretos e maternos respectivamente. Estas covariáveis foram modeladas em função da idade pela adição do termo $\phi_k(t_{tn})$ representando o valor da k -ésima covariável á idade t no indivíduo n , para funções spline lineares calculadas segundo Misztal (2006), ou modeladas por coeficientes de polinômios de Legendre para a idade t do indivíduo n . Para polinômios de Legendre as covariáveis $k=1..l$ para efeitos diretos e $k=1..u$ para efeitos maternos correspondem respectivamente aos graus (n) do polinomio onde $n=0..l-1$ e $n=0..u-1$. Os termos P_n , S_s e e_{ntm} representam o efeito permanente do animal, o efeito aleatório do reprodutor e o efeito aleatório do erro com $P_n \sim (0, \sigma_p^2)$ com $S_s \sim (0, \sigma_s^2)$ e e_{ntmr} corresponde ao erro aleatório com $e_{ntmr} \sim (0, \sigma_e^2)$. Com a finalidade de considerar a heterogeneidade de variâncias residuais em função do tempo foi utilizada uma análise ponderada (weighted analysis), onde as ponderações foram obtidas a partir de análises prévias.

O modelo de medidas repetidas em notação matricial pode ser definido como:

$$y = X\beta + Z_1p + Z_2s + e$$

onde y é o vetor de observações; β = vetor de efeitos fixos (grupo contemporâneo); p = vetor dos efeitos aleatórios permanentes do animal; s = vetor de efeitos aleatórios do reprodutor; e = vetor de efeitos residuais aleatórios; X é a matriz de incidência para os efeitos fixos; e Z_1 e Z_2 são as matrizes de incidência para os efeitos aleatórios permanentes do animal e do reprodutor, respectivamente.

Para modelar as covariáveis em função da idade foram testados polinômios de Legendre para efeitos diretos e maternos com diferente grau (dois a cinco), e alternativas de funções b-splines lineares com diferente número de nós (5/5, 5/3, 6/6, 6/4) para efeitos diretos e maternos respectivamente. Os modelos foram comparados pelos critérios de informação Akaike (AIC) e Bayesiano (BIC) e aqueles de melhor ajustamento foram comparados pela capacidade preditiva de determinados genótipos. Os modelos se implementaram através do PROC MIXED (SAS, 2003).

Foram obtidas estimativas do modelo completo de Dickerson com efeitos maternos utilizando uma função spline linear (5/3), que contem cinco nós para efeitos diretos a um, 182, 365, 730 e 905 dias de idade (peso ao nascimento, desmame, um, dois e dois e meio anos de idade, respectivamente). Para efeitos maternos somente os primeiros três foram considerados, mantendo se os efeitos genéticos de cruzamentos maternos constantes a partir do ano de idade. A partir deste modelo foram realizadas estimativas de evolução de peso para cruzamentos e sintéticas de diferente composição Nelore-Hereford

Resultados e Discussão

Resultados de estimativas de efeitos aditivos e não aditivos obtidos pelo modelo multicaracterística são apresentados na Tabela 2.

Tabela 2. Estimativas de efeitos aditivos e não aditivos, diretos e maternos, para pesos trimestrais do nascimento até os trinta e seis meses de idade para bovinos cruzados das raças Aberdeen Angus, Salers, Nelore e Hereford estimados através de um modelo multicaracterística para o modelo de Dickerson (1969, 1973)

Efeitos ^{bc}	Características ^a												
	PN	P3	P6	P9	P12	P15	P18	P21	P24	P27	P30	P33	P36
g_A^D	-1.0	0.5	1.0	2.3	0.9	1.5	-2.5	-0.8	4.2	7.5	8.1	4.9	8.9
g_S^D	-1.9	6.7	13.1	13.4	16.3	16.2	19.0	18.8	28.5	28.8	31.1	45.9	46.6
g_N^D	3.3	-10.0	-18.9	-19.1	-20.9	-25.7	-19.9	-20.6	-36.7	-42.9	-49.0	-59.5	-63.8
g_A^M	1.9	18.1	20.3	12.2	12.2	12.7	8.6	10.5	7.9	-1.7	6.3	-11.7	-17.6
g_S^M	2.8	3.4	-6.8	1.3	24.8	27.4	10.7	5.2	16.1	29.3	40.9	-4.9	2.3
g_N^M	-7.7	-34.3	-24.7	-23.5	-43.3	-41.4	-17.6	-21.1	-27.6	-24.3	-46.9	34.3	34.9
h_{AH}^D	-0.3	3.0	4.7	5.4	7.0	13.4	17.6	14.5	15.4	16.1	21.8	22.2	22.8
h_{SH}^D	1.7	0.0	-0.3	4.6	4.7	11.4	12.2	12.8	13.2	17.3	23.8	16.0	18.4
h_{NH}^D	2.1	10.3	21.4	29.9	34.6	52.5	60.2	66.4	73.6	75.9	93.1	98.8	92.4
h_{AH}^M	1.6	7.2	10.8	10.2	3.7	4.5	6.5	10.3	10.7	13.8	19.8	17.2	22.3
h_{SH}^M	2.2	20.4	31.4	19.7	3.8	0.4	6.4	13.1	5.7	-1.9	-8.5	2.3	0.0
h_{NH}^M	3.4	48.0	56.9	49.3	53.4	51.8	37.2	38.3	44.8	41.2	52.0	0.0	0.0
r_{AH}^D	-1.8	-5.7	-12.1	-7.4	-0.9	-1.9	-9.4	-21.7	-22.7	-32.5	-45.9	-54.7	-66.9
r_{SH}^D	-3.5	-13.9	-18.8	-7.9	-5.5	-9.8	-8.0	-16.3	-16.2	-32.2	-12.5	-21.7	-27.9
r_{NH}^D	-3.2	-19.2	-25.0	-26.0	-26.4	-36.9	-33.5	-31.1	-42.1	-61.2	-51.3	-56.7	-53.2
r_{AH}^M	2.4	7.5	1.1	0.1	2.1	-5.3	6.9	14.3	13.0	18.9	30.2	27.0	0.0
r_{SH}^M	5.7	18.0	25.7	10.7	-2.9	-12.1	-4.8	-0.3	11.7	16.9	-8.0	19.1	0.0
r_{NH}^M	3.7	30.8	28.0	9.3	1.6	0.9	-47.7	-7.4	-18.6	2.9	69.5	37.1	0.0

^a P significa peso e a continuação N (nascimento) e 3..36 (meses de idade).

^b Letras g, h, d, r e e = efeitos aditivos, heterose e perdas por recombinação respectivamente.

D=efeitos diretos; M=efeitos maternos. Subscrito H=Hereford, A=Aberdeen Angus, N=Nelore e S=Salers. ^cResultados expressos como diferença com a raça Hereford (Kg).

Como foi mencionada a redução do número de genótipos e de animais com registros de peso em idades avançadas traz como consequência a presença de variações importantes na magnitude e no sentido de alguns efeitos, principalmente nos maternos, impedindo a estimação de algum deles para 33 e 36 meses de idade.

O sentido dos efeitos obtidos neste estudo para PN é o mesmo da análise uni característica para estas raças desenvolvido por Lema et al. (2011), entretanto foram verificadas diferenças nos valores das estimativas. Estes autores obtiveram estimativas com modelos uni característica para peso ao desmame (capítulo anterior desta tese) e, embora P6 não seja a mesma característica, pois esta não inclui todos os pesos ao desmame, o sentido dos efeitos é o mesmo para a maioria das estimativas, exceção dos efeitos genéticos aditivos diretos de S/S.

Para os resultados do MAM não serão descritos puntualmente os efeitos para todas as características, mas sim sua tendência em função da idade, a discussão para cada um deles será feita conjuntamente com os resultados do MMR.

Efeitos aditivos diretos da raça A/A são similares aos de H/H, entando os gi de S/S incrementam os pesos e os de N/N os diminuem, sendo sua magnitude maior com a idade. A heterose individual é positiva para todas as combinações raciais sendo de magnitude similar nas combinações britânica x britânica e continental x britânica. A magnitude da heterose individual na combinação N/H é maior em todas as idades em relação as outras. Perdas por recombinação individual reduzem os pesos para todas as combinações raciais em todas as idades, sendo mais negativas para a combinação zebuína x britânica.

Estimativas para efeitos aditivos maternos pelo MAM tendem a serem positivos para A/A e S/S, observandose valores negativos para ambas raças para a combinação de ambas raças com H/H em idades avançadas. Para N/N estes efeitos foram negativos num intervalo de -10 a -50 kg até os trinta meses de idade. Os efeitos de heterose materna foram positivos até os dois anos de idade para todas as combinações com H/H. A heterose materna SH tem o valor máximo aos seis meses (próximo ao desmame) e posteriormente oscila entre valores negativos e positivos a partir do ano de idade. Para AH as estimativas de heterose materna foram positivas e crescentes para todas as idades não superando os 20 kg em idades avançadas. A heterose materna NH é positiva e oscila entre 30 e 60 kg dos três aos trinta meses de idade.

Perdas por recombinação materna tendem a serem positivos até o ano de idade para todas as combinações raciais. Entre doze e os dezoito meses a tendência é a não diferir de H/H, para idades maiores os valores tendem a serem positivos para AH e oscilam entre valores positivos e negativos para as outras combinações raciais.

Na Tabela 3 são apresentadas as correlações genéticas e residuais obtidas pelo MAM para as características analisadas. Como pode ser observado as correlações genéticas entre as características foram de magnitude média a alta, o que concorda com o observado por Mercadante et al. (2004) e por Costa et al. (2011). Verificaram-se correlações menores para pesagens mais distanciadas que para as pesagens mais próximas. As correlações genéticas com o peso ao nascimento foram as mais baixas (0,19 a 0,44), diminuindo até os nove meses. A

partir do ano aumentaram gradualmente até os 30 meses. Resultados similares foram obtidos para a raça Canchim no estudo de Baldi et al. (2010), onde as correlações foram decrescentes desde o nascimento até os dois anos e aumentaram posteriormente. Para a raça Nelore, Boligon et al. (2009) obtiveram maiores correlações do peso ao nascer com pesos a idades adultas (0,43 a 0,81), e as mesmas foram decrescentes entre o nascimento e os 5 anos de idade.

Tabela 3. Correlações genéticas (acima da diagonal) e residuais (embaixo da diagonal) para pesos ao nascimento e pesagens trimestrais até os 36 meses de idade, obtidas pelo modelo multicaracterística

	Característica ¹												
	PN	P3	P6	P9	P12	P15	P18	P21	P24	P27	P30	P33	P36
PN		0.44	0.20	0.11	0.19	0.30	0.33	0.32	0.33	0.37	0.40	0.36	0.37
P3	0.32		0.80	0.83	0.71	0.76	0.76	0.76	0.59	0.70	0.74	0.73	0.73
P6	0.25	0.83		0.85	0.69	0.72	0.73	0.74	0.54	0.54	0.57	0.65	0.60
P9	0.27	0.78	0.85		0.89	0.84	0.79	0.83	0.71	0.71	0.74	0.74	0.73
P12	0.27	0.71	0.78	0.85		0.92	0.85	0.86	0.75	0.69	0.76	0.76	0.76
P15	0.23	0.62	0.70	0.77	0.82		0.94	0.93	0.85	0.77	0.82	0.86	0.85
P18	0.24	0.60	0.69	0.75	0.79	0.82		0.95	0.86	0.80	0.84	0.88	0.84
P21	0.27	0.57	0.64	0.73	0.76	0.79	0.86		0.94	0.88	0.91	0.94	0.91
P24	0.26	0.55	0.62	0.69	0.73	0.75	0.83	0.89		0.92	0.92	0.92	0.91
P27	0.29	0.51	0.58	0.65	0.68	0.70	0.78	0.83	0.87		0.99	0.95	0.96
P30	0.29	0.48	0.55	0.62	0.64	0.67	0.75	0.79	0.83	0.85		0.96	0.97
P33	0.26	0.48	0.54	0.61	0.65	0.66	0.74	0.78	0.82	0.83	0.87		0.99
P36	0.24	0.44	0.50	0.55	0.58	0.58	0.65	0.70	0.73	0.75	0.79	0.88	

¹ P significa peso e a continuação N (nascimento) e 3..36 (meses de idade)

Nos resultados obtidos para o modelo de medidas repetidas o modelo de Dickerson teve melhor ajustamento que o modelo aditivo dominante em todas as alternativas analisadas. Modelos com melhor ajustamento pelos critérios AIC e BIC em relação ao apresentado (dados não publicados) tiveram estimativas não plausíveis para o peso ao nascimento e para pesos em idades avançadas e quando utilizados para prever o desempenho de genótipos específicos se obtiveram valores extremos, sendo descartados por estes motivos.

As estimativas para os efeitos aditivos e não aditivos obtidos pelo MMR (5/3) e pelo MAM são apresentados na Figura 2, para efeitos diretos e na Figura 3 para maternos, respectivamente.

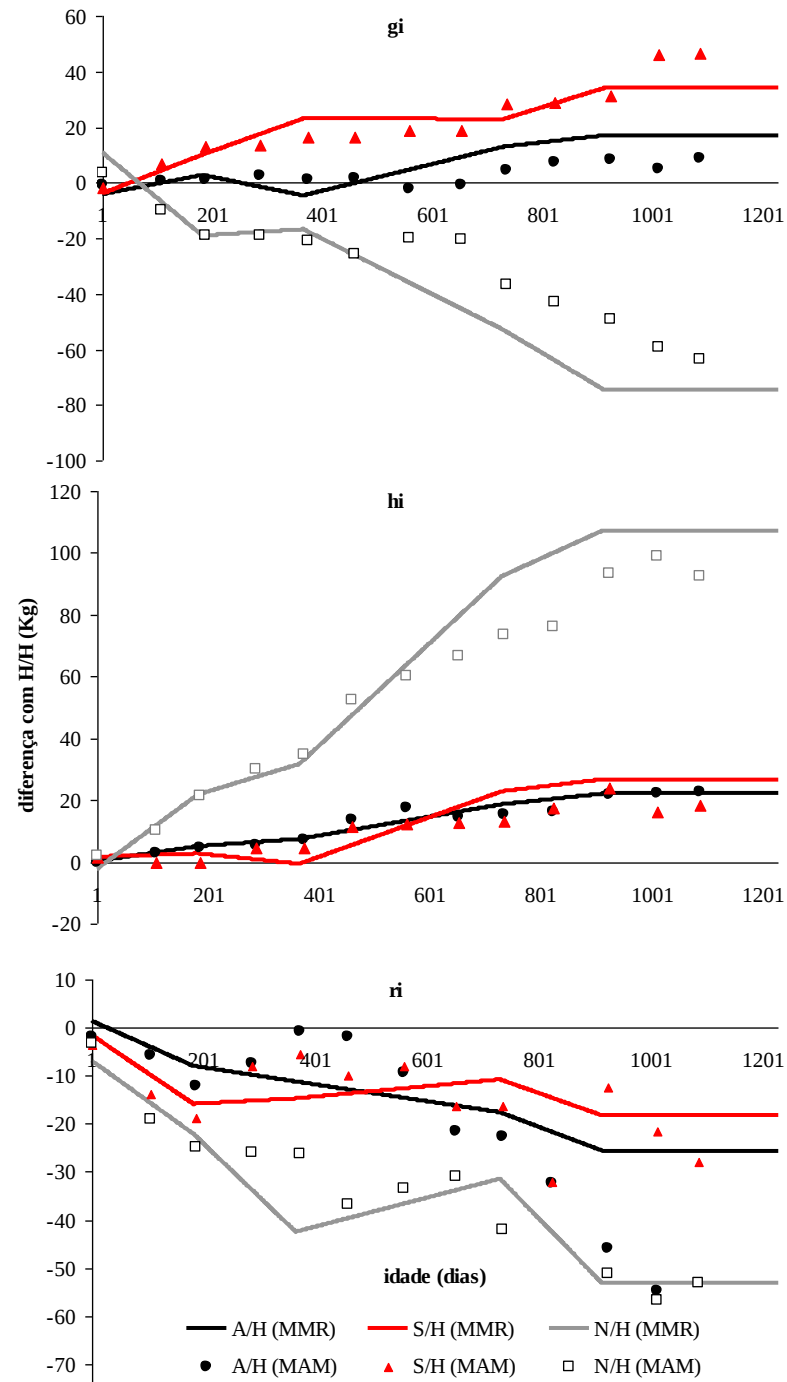


Figura 2. Estimativas de efeitos aditivos diretos (gi), heterose individual (hi) e perdas por recombinação individual (ri) para bovinos cruzados obtidas por modelos de medidas repetidas (MMR) com linhas e multicaracterística (MAM) com pontos para as raças Angus, Salers e Nelore com Hereford expressos como diferença em kg com a raça Hereford.

Para os efeitos diretos se observa um bom ajustamento para todas as combinações raciais entre as estimativas obtidas pelo MAM e o MMR, principalmente para os efeitos aditivos e a heterose individual. Já para perdas por recombinação se observam estimativas mais negativas para combinações A/H obtidas pelo MAM em relação às logradas pelo MMR.

Para peso ao nascer, estimativas obtidas pelo MMR para efeitos aditivos e não aditivos concordam com as obtidas para estas raças por Lema et al. (2011) em análise uni característica. Efeitos aditivos diretos de N/N incrementam o peso ao nascer, entanto para A/A e S/S não se visualizam diferenças com H/H. Efeitos de heterose individual incrementam o peso ao nascer para todas as combinações e perdas por recombinação o diminuem.

Para idades maiores, se observa que de forma geral efeitos aditivos diretos de A/A não diferem dos de H/H, tendendo a ser positivos após os dois anos de idade. Dearborn et al. (1987) obtiveram valores positivos no intervalo 12,7 a 28,0 Kg para idades de dois a sete anos, para este efeito em A/A. Estimativas para esta raça de Gregory et al. (1978) não diferiram dos de H/H para peso aos 400 e 500 dias. Em sentido contrário, valores negativos de 15,3 Kg foram encontrados por Koch et al. (1985) para pesos aos 15 meses entre as raças britânicas.

Efeitos aditivos diretos para S/S são positivos e de magnitude crescentes a idades maiores. Thallman et al. (1999) reportam pesos superiores para novilhas S/S em relação a cruzas A/H aos 400 e 550 dias de idade, enquanto Arango et al. (2004) não verificaram diferenças para vacas de dois a sete anos em relação a cruzas

britânicas. Para outras raças continentais, Simmental, Limousin e Charolais, pesos significativamente superiores em relação a britânicas foram obtidos por Arango et al., (2002).

Para N/N os efeitos aditivos diretos reduzem crescimento após o nascimento, tornando se negativos a idades maiores. Pesos que não diferem de N/N em relação a cruzas britânicas foram obtidos por Arango et al. (2004), para outras raças zebuínas, valores negativos de pesos adultos em relação a britânicas foram reportados para Sahiwal e positivos para Brahman (Arango et al., 2002).

Efeitos positivos para todas as idades e combinações raciais são observados para a heterose individual. Esta se incrementa para todas as combinações em função da idade, sendo o aumento marcadamente superior para a combinação com a raça zebuína. Incrementos menores se verificam nas combinações britânicas x britânica e britânica x continental, alcançando estimativas similares entre elas a partir dos dois anos de idade.

A heterose individual A/H é crescente com a idade, até alcançar estimativas próximas aos 20 Kg. Valores similares para estas raças foram obtidos por Gregory et al. (1978) no intervalo de 19,8 e 20,4 Kg para peso aos 400 e 550 dias. Neste estudo não foi significativa a heterose individual para combinações de Red Poll com A/A e com H/H. Os valores estimados superam os obtidos por Koch et al. (1985), 15,3 Kg para peso aos 15 meses e às estimativas obtidas para heterose individual de peso ao ano entre britânicas de 10 Kg reportadas por Sanchez et al. (2010).

Para a heterose individual S/H não se observam valores significativos até um ano de idade, sendo positivos e inferiores a 19 Kg. Outros estudos com raças continentais estimam valores positivos para a heterose individual entre britânicas e continentais para peso aos 400 e 550 dias, no intervalo de 33,2 a 40,5 Kg para Pardo Suíço com A/A e com H/H (Gregory et al. (1978), 8,3 Kg para britânicas e continentais (Mourão et al. 2006), e 12,3 e 24,3 para Simmental e Limousin com H/H, respectivamente (Comerford et al., 1988)

Estimativas de heterose individual N/H se incrementam até superar as 100 Kg aos dois anos de idade. Estimativas menores para este efeito de 32,2 Kg foram reportadas para peso ao ano, por Gregory et al. (1978) entre Brahman e H/H. Entanto Mourão et al. (2006) não encontraram valores significativos de heterose individual entre zebuínas e britânicas para peso aos 390 dias.

Perdas por recombinação individual são negativas para todas as combinações raciais em todas as idades, tendendo a serem mais negativas em idades maiores. Em gerações avançadas de cruzamentos (onde este efeito tem maior grau de expressão), se espera uma queda no desempenho em relação ao obtido em gerações F1 onde a heterose individual é máxima. Desta forma perdas por recombinação individual contrarrestam os efeitos positivos da heterose individual.

De forma geral os efeitos maternos têm se mostrado de mais difícil modelação que os efeitos diretos para todos os modelos analisados. A provável causa pode ser a estrutura dos dados, fazendo com que não seja possível estimar

os efeitos ou que os mesmos fiquem confundidos pela baixa precisão nas estimativas. A falta de pesagens em idades avançadas dos genótipos obtidos em gerações mais avançadas de cruzamentos em idades maiores, assim como o número de fêmeas cruzadas que aportam informação para perdas por recombinação materna é baixo. Estes fatores determinam a variabilidade das estimativas para alguns efeitos e combinações raciais.

Estimativas para efeitos maternos (g_m , h_m e r_m) são significativamente diferentes entre MMR e MAM. Estimativas de efeitos maternos obtidas para peso ao nascer para o MMR tem como resultado valores não plausíveis, possivelmente associadas a artefatos do modelo que a tornam retilínea (incidência maior de pesos ao desmame e pesos prévios ao desmame em relação ao peso ao nascer).

Efeitos aditivos maternos de A/A incrementam o peso em todas as idades. Resultados positivos para esta raça em idades de dois a sete anos são reportados por Dearborn et al.(1987) no intervalo de 14,5 a 15,4 Kg. Os efeitos aditivos maternos foram estimados não sendo significativos para S/S e negativos para N/N em todas as idades. Na literatura não foram encontradas estimativas para a raça continental e para a zebuína.

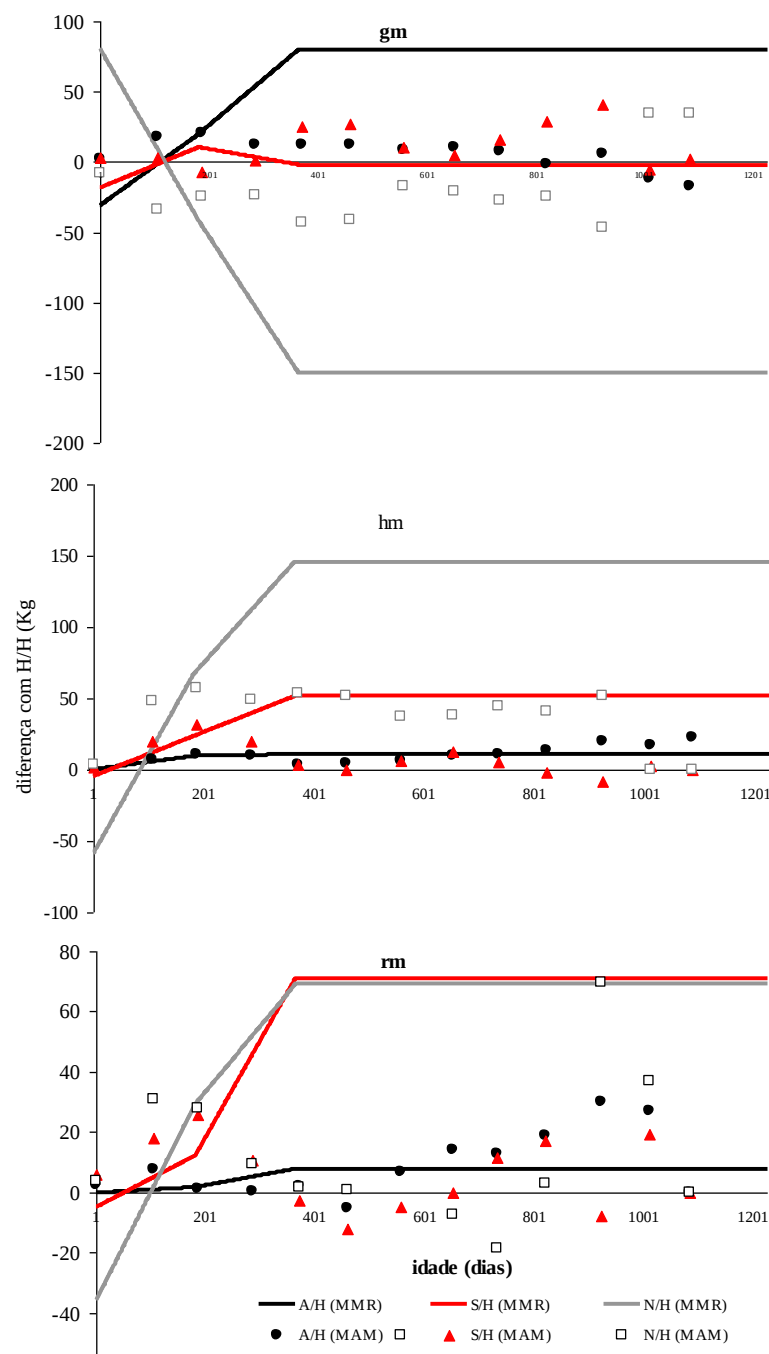


Figura 3. Estimativas de efeitos aditivos maternos (gm), heterose materna (hm) e perdas por recombinação materna (rm) para bovinos cruzados obtidas por modelo de medidas repetidas (MMR), com linhas e por modelo multicaracterística (MAM), com pontos para as raças Angus, Salers e Nelore com Hereford expressos como diferença em Kg com a raça Hereford.

Não foram encontradas estimativas de efeitos não aditivos para peso de bovinos cruzados em idades avançadas, reafirmando de certa forma as dificuldades

da estimaco que eles tm. De forma geral a heterose materna e perdas por recombinao materna incrementam os pesos as diferentes idades, principalmente para a combinao continental x britnica e zebuna x britnica. Desta forma, sendo ambos positivos, em geraes avanadas de cruzamentos se espera a manuteno de efeitos maternos no aditivos. Nesta situao de menor expresso da heterose materna ser compensada, ao menos parcialmente, pela expresso de perdas por recombinao positivas. Efeitos maternos positivos de fmeas cruzadas no crescimento se observam at em idades superiores ao ano.

Considerando que para a combinao A/H os efeitos aditivos tm uma magnitude relativa maior em relao aos no aditivos, sendo tambm positivas a heterose e as perdas por recombinao maternas incrementando a importncia dos efeitos maternos em pesos adultos para esta combinao racial. Costa et al. (2011) encontraram que os efeitos maternos para a raa A/A se mantiveram at os cinco anos de idade. Para cruzamentos de N/N com H/H, propores maiores da zebuna expressam em maior magnitude os efeitos aditivos maternos de N/N e reduzem os efeitos positivos da heterose e das perdas por recombinao materna.

Segundo Willham & Pollack (1984) os efeitos no aditivos esperam-se ser maiores quando as raas so mais distantes pois estes se expressam em funo das freqncias gnicas. Isto pode ser verificado na distribuio dos efeitos de heterose e perdas por recombinao individual e materna, onde principalmente para a raa zebuna, mas tambm para a continental se verificam maiores valores absolutos dos efeitos em comparao as combinaes britnicas para todas as idades.

Implicações das estimativas dos parâmetros genéticos no crescimento até os 36 meses em sistemas de cruzamentos.

Apesar das dificuldades encontradas na estimação de alguns efeitos e sua utilização na predição do desempenho de genótipos específicos apresenta estimativas razoáveis. Somente com fins ilustrativos e com base nas estimativas obtidas pelo MMR foi predita a evolução de peso do nascimento até os 36 meses de idade de oito cruzamentos diferentes de genótipos com distinta proporção de H/H e N/N e de cinco sintéticas estabilizadas com diferente composição destas raças.

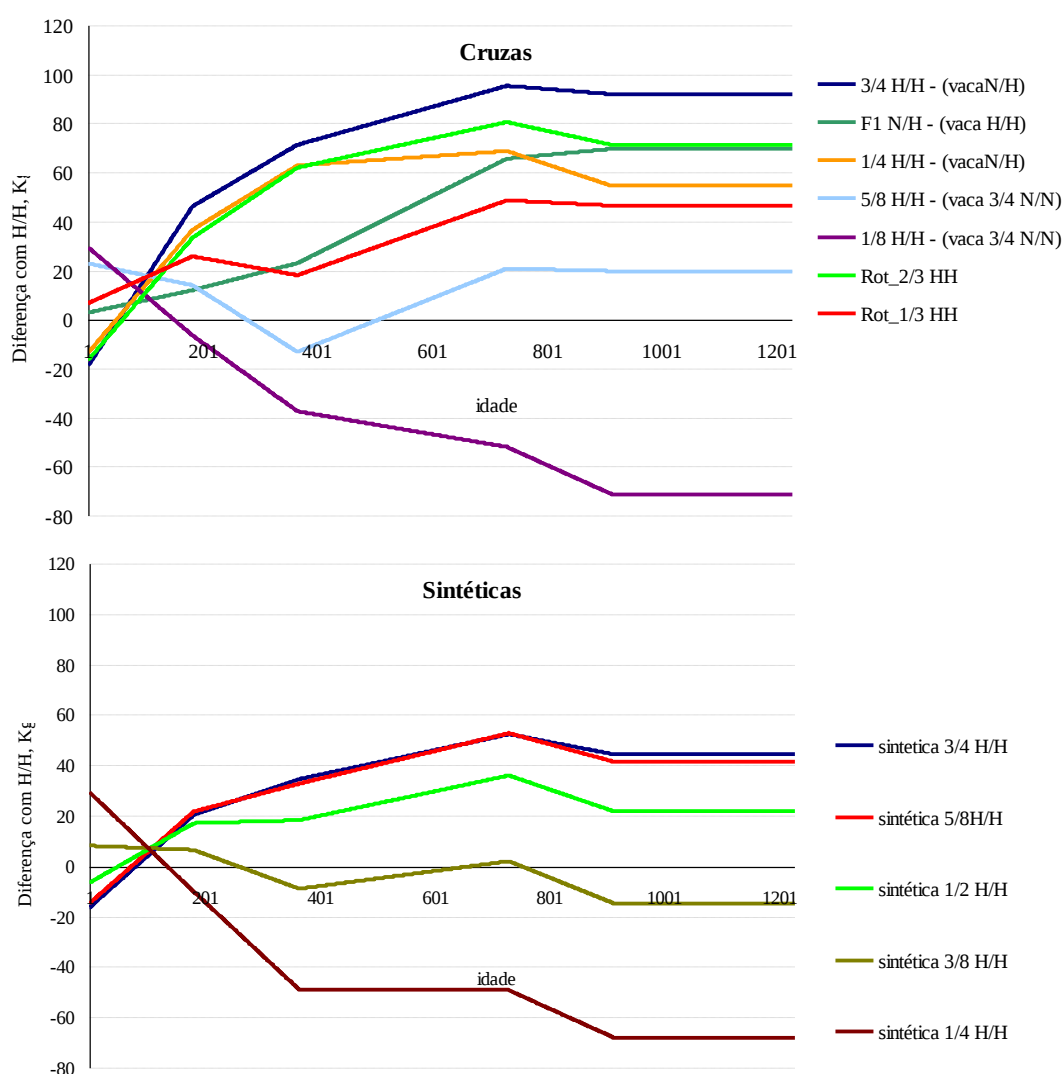


Figure 4. Estimativas de evolução de peso para diferentes alternativas de cruzamentos de Nelore com Hereford onde se apresentam genótipos maternos entre parêntese (parte superior) e de sintéticas estabilizadas (parte inferior) com diferente proporção de Nelore e Hereford.

Na Figura 4 são apresentadas as estimativas de peso para as diferentes alternativas, sendo os resultados apresentados como diferença em relação a H/H. Os genótipos obtidos por cruzamentos têm informação do genótipo materno.

Tal como fora discutido o peso ao nascer deve ser analisado considerando os resultados de análises unicaracterística. Para pesos em outras idades a partir dos resultados obtidos se verificam diferenças importantes em relação a H/H para varios genótipos. A diferente evolução no crescimento comprova a existência de alternativas em termos de utilização dos recursos genéticos para melhorar características de crescimento, incrementar o peso de abate, ou reduzir o tempo em alcançar pesos pré-estabelecidos. Não todas as combinações de cruzamentos e sintéticas obtêm resultados superiores aos obtidos pela raça H/H.

De forma geral o desempenho dos genótipos obtidos por cruzamentos supera às combinações sintéticas estabilizadas com exceção dos cruzamentos provenientes de vacas $\frac{3}{4}$ N/N. Sem considerar estas se obtém superioridade em relação a H/H aos dois anos de idade no intervalo de 45 a 100 Kg. Dentro destas se destaca o desempenho dos animais F1 e dos genótipos obtidos a partir de fêmeas F1 (indivíduos $\frac{3}{4}$ H/H ou $\frac{3}{4}$ N/N). O cruzamento rotacional tem um desempenho intermediário e similar aos animais F1, correspondendo aos efeitos aditivos de N/N a diferença entre ambas fases.. A combinação de efeitos que permitem a obtenção destes resultados é diferente em função do cruzamento específico. Para indivíduos F1 a heterose individual é quem explica o desempenho predito, entanto a heterose materna e que explica o desempenho para cruzamentos em base a fêmeas F1 (vacas N/H). O somatório de efeitos diretos é positivo para acasalamentos de

fêmeas F1 com touros H/H e negativos para acasalamentos com touros N/N em todas as idades. Para fêmeas cruzadas $\frac{3}{4}$ N/N os efeitos maternos se tornam negativos a partir do desmame. Quando acasaladas com N/N (progênie $\frac{1}{8}$ H/H) o desempenho é inferior ao obtido pela raça H/H pura, devido a que os efeitos diretos também são negativos. Quando estas fêmeas são acasaladas com H/H (progênie $\frac{5}{8}$ H/H) os efeitos diretos são positivos e compensam os maternos permitindo um desempenho superior a H/H.

Em sintéticas estabilizadas se verificam pesos superiores a H/H no intervalo de 20 a 40 kg a partir dos dois anos. De forma geral, em sintéticas com maiores proporção H/H obtém-se pesos superiores à britânica pura. Quando as proporções de N/N superam o 50% se obtém desempenhos similares ou inferiores H/H e na medida que a proporção zebuína se incrementa os desempenhos se tornam negativos em relação a H/H. A combinação de efeitos diretos é negativa para todas as idades a exceção da sintética $\frac{3}{4}$ H/H onde os mesmos se tornam positivos a partir do ano de idade. Para proporções britânicas inferiores a 0,75 os efeitos diretos se tornam mais negativos na medida em que se incrementa a composição zebuína. A obtenção de efeitos maternos positivos é o que determina o desempenho superior de sintéticas estabilizadas com proporção $\frac{3}{4}$, $\frac{5}{8}$ e $\frac{1}{2}$ H/H,

Os resultados obtidos neste estudo provem de estimativas em ambiente temperado em condições de produção de forragem pobre em volume e/ou pobre em qualidade nas diferentes estações do ano. Sabendo-se que o crescimento é uma característica relevante em termos econômicos, uma ampla avaliação de sistemas de cruzamentos demanda a estimação de parâmetros de cruzamentos para outras características relevantes como os requerimentos de manutenção, o desempenho

reprodutivo e a idade para alcançar a puberdade. O melhor ajustamento dos modelos obtidos e a análise de outras características como a qualidade da carne trarão informações necessárias para avaliar raças e sistemas de cruzamentos num ponto de vista global.

Conclusões

Melhores combinações de efeitos aditivos foi obtida com raças britânicas, entretanto maiores valores de heterose e perdas por recombinação foram obtidas com a raça zebuína

A vantagem da utilização de fêmeas cruzadas no crescimento é mantida até os três anos de idade para combinações britânicas x britânica e britânica x continental. Esta vantagem em combinações zebuína x britânica é mantida, entretanto as proporções da primeira foram maiores que as da segunda.

Efeitos aditivos e não aditivos maternos mantêm a importância no crescimento até os trinta e seis meses para todas as combinações raciais.

A melhor combinação para crescimento é obtida com fêmeas F1 Nelore/Hereford pela exploração da máxima heterose materna e a metade da heterose individual o que compensa os efeitos aditivos negativos da zebuína.

Referências

- ALBUQUERQUE, L.G.; MEYER, K.; VAN VLECK, L.D. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nellore cattle. **Journal of Animal Science**. v.79. p. 2776-2789. 2001
- ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Breed comparisons of Angus, Charolais, Hereford, Jersey, Limousin, Simmental and Shorthorn Devon for weight, weight adjusted for body condition score, height, and body conditions score of cows. **Journal of Animal Science**. v.80. p. 3123-3132. 2002
- ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Comparisons of Angus, Charolais, Galloway, Hereford, Longhorn, Nellore, Piedmontese, Salers, and Shorthorn breeds for weight, weight adjusted for condition score, height, and condition score of cows. **Journal of Animal Science**. v.82. p. 74-84. 2004
- BALDI, F.; ALENCAR M.M; ALBUQUERQUE, L.G. Random regression analyses using B-splines functions to model growth from birth to adult age in Canchim cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v.127, p. 433-441. 2010
- BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Models for genetic evaluation of Nelore cattle mature body weight **Journal of Animal Science** v.86, p. 2840 -2844, 2008
- BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Herdabilidades e correlações entre pesos do nascimento à idade adulta em rebanhos da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.38, n.12, p. 2320-2326. 2009
- COSTA, R.B.; MISZTAL, I.; ELZO, M.A.; BERTRAND, K.; SILVA, L.O.C.; LUKASZEWICZ, M. Estimation of genetic parameters for mature weight in Angus cattle. **Journal of Animal Science** doi:10.2527/jas2010-3574. 2011.
- DEARBORN, D.D; GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V; KOCH, R.M. Heterosis and breed maternal and transmitted effects in beef cattle. V. Weight, height and condition score of females. **Journal of Animal Science** v.64, p. 706 -713, 1987.
- DICKERSON, G.E. Experimental approaches in utilising breed resources. **Animal Breeding Abstracts**. v.37, p. 191-202. 1969
- DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: Proc. Anim. Breed. Genetics Symp. in Honor of J.L. Lush.1973. **Proceeding...**, Champaign, IL. 1973.
- GIMENO, D.; AVENDAÑO, S.; SEVERINO R. Elección de un diseño óptimo de cruzamientos en un experimento con cuatro razas bovinas. Mem. XIV Reunión Latin.-Amér. Prod. Anim. [In Spanish with English abstract] **Revista Argentina de Producción Animal** (Argentina). 15:914-918. 1995.

- GIMENO, D; AGUILAR, I.; AVENDAÑO, S.; NAVAJAS, E.A.; Períodos de crecimiento: destete – tres años de edad.In: **Seminario de Actualización Técnica en cruzamientos de Bovinos**. ST 295. p. 21-30. 2002
- GREGORY, K.E.; LASTER, D.B.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M.; SMITH, G.M. Heterosis and breed maternal and transmitted effects in beef cattle.II. Growth rate and puberty in females. **Journal of Animal Science**. v.47. n.5, p. 1142 -1053, 1978.
- KOCH, R.; DICKERSON, G.; CUNDIFF, L.; GREGORY, K.E Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal of Animal Science** v.60, p. 1117 -1132, 1985.
- LEMA, O.M.; GIMENO, D.; DIONELLO, N.J.L.; NAVAJAS, E.A. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nellore crossbreed calves: individual and maternal additive and non-additive effects. **Livestock Science** Aceito para publicacao 2011.
- MERCADANTE, M.E.Z; RAZOOK, A.G.; TROVO, J.B.F. Parâmetros genéticos do peso no início da estação de monta , considerando indicativo do peso adulto de matrizes Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.33, n.5, p. 1135-1144. 2004
- MISTZTAL, I.; TSURUTA, S.; STRABEL, T.; AUVRAY, B.; DRUET, T.; LEE, D. H. BLUPF90 and related programs (BGF90). Commun. No. 28–07 in 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France. 2002
- MISTZTAL, I.; Properties of random regression models using linear splines. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v.123, p. 74-80. 2006
- MOURAO, G.B.; FERRAZ, J.B.S.; BUENO, R.S.; ELER, J.P.; BALIEIRO, J.C.C; MATTOS, E.C.; FIGUEIREDO L.G.G.. Estimation of non additive effects on growth performance of a composite (*Bos taurus x Bos Indicus*) beef cattle population In: Congress on Genetics Applied to Livestock Production. 8th, Belo Horizonte. **Proceedings** ... Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- NOBRE, P.C.R.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S.; BERTRAND, K.; SILVA, L.O.C.; LOPES, P.S. Analyses of growth curves of Nellore cattle by multiple-trait and random regression models. **Journal of Animal Science** v.86, p. 267 -277, 2008.
- SANCHEZ, J.P.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; BERTRAND, K. Genetic evaluation of growth in a multibreed beef cattle population using random regression-linear spline models. **Journal of Animal Science** v.81, p.918 -926, 2003.
- SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT User's Guide. Release 6.11 Edition Cary: SAS Institute Inc. Cary, NC, USA, 2003.
- THALLMAN, R.M.; CUNDIFF, L.V.; GREGORY, K.E. KOCH, R.M. Germplasm evaluation in beef cattle--Cycle IV: postweaning growth and puberty of heifers. **Journal of Animal Science**. v.77, p. 2651 -2659. 1999.
- WILLHAM, R.L. & POLLAK, E. Theory of heterosis. Symposium: Heterosis and crossbreeding. **Journal of Dairy Science**. v.68. p. 2411-2417. 1985.

ANEXO 1. Distribuição de pesagens por genótipo em funcão de classes de idade cada 45 dias

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
H H	731		89	690	684	636	578	569	626	512	663	555	619	579	549	466	534	523	602	450	458	489	389	314	370	260	100	27	9
A A	178		20	161	142	128	135	115	143	109	157	122	129	127	93	103	107	98	126	73	93	80	63	42	50	49	24	12	2
A H	787		87	723	728	713	602	605	655	562	729	595	643	665	569	495	578	554	664	495	507	503	441	335	396	309	106	37	10
S H	773	1	72	727	727	697	609	619	665	568	695	575	647	622	580	505	557	589	653	500	66	561	463	363	440	331	99	44	13
N H	554	1	111	522	484	485	395	463	432	401	449	442	440	417	369	397	356	378	422	301	349	341	274	242	284	125	33		5
H A	18		1	16	14	12	10	10	13	5	14	11	6	7	4	8	4	5	9	3	3	2	2						
H AH	93	1	9	78	86	79	61	68	79	57	82	63	66	69	47	53	51	53	67	33	57	38	24	18	29	25	8	15	3
A AH	85	0	15	75	78	69	62	58	65	57	69	54	57	60	41	52	43	45	57	36	43	38	17	24	25	24	15	16	1
AH H	12	0	5	9	14	10	13	11	10	10	10	9	6	11	7	5	15	8	7	8	6	5	8	4	6	6	3	1	
AH A	19	1	3	18	18	19	19	18	18	16	17	17	16	14	16	7	27	16	15	13	15	12	18	7	12	11	5	4	
H SH	119	0	30	105	100	100	78	95	93	76	108	86	88	89	60	71	76	65	84	52	68	61	26	30	44	26	19	11	4
S SH	112	0	23	96	105	80	69	78	75	73	84	67	73	68	54	55	65	61	70	41	0	52	23	20	31	22	21	12	3
SH H	16	0	0	0	16	16	16	16	16	15	17	16	14	16	14	9	26	15	16	14	14	13	18	9	14	10	5	3	
H NH	77	0	16	68	70	63	60	61	61	55	71	48	64	55	41	52	53	50	54	45	49	44	16	24	37	20	8	6	2
N NH	75	0	24	65	58	60	52	65	50	40	63	44	48	50	33	44	36	35	39	35	35	34	14	28	23	16	12	3	
NH H	17	0	7	15	18	13	18	13	17	11	17	15	10	15	12	8	20	14	14	13	13	13	14	10	9	9	7	2	
H A HA	1				1										2	2			2										
AH AH	4		1	1	4	1	1	3	3	1	3	2	2	1	2	1	1		1	1									
AH AH_																													
A	8			5	8	5	1	6	5	4	7	3	4	5	6	3	5	1	5	2	3	1							
A H AH	20		1	16	18	9	8	6	14	5	12	8	8	6	6	4	5	2	6	2	1	2	3						
H AH H	3		1	2	3		2	2	2	1	1	2																	
H S SH	4		2	1	3	2	3	1	3	1	2	1			1														
S H SH	26		3	18	23	9	15	12	12	16	18	9	7	7	12	5	7	2	10	3	0	3	1						
S S SH	13		6	0	16	6	8	8	10	0	9	9	8	7	5	6	4	3	6	4	3	3	1						
SH SH_																													
H	8			5	7	4	2	3	5	2	5	3	2	2	5	2	2	0	3	1	512	1							
H N NH	2		3	5	5	2	2	4	3	4	1	2	4	0	2	2	1	1											
N HN	19		7	13	15	9	13	12	9	12	10	12	5	5	6	8	5	7	7	2	1	3							
N N NH			1	2			2	1																					
NH NH_																													
H	3		1	2	3	1	1		3	1	2	2		1	2	1													
H NH	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1													
H SHH	2		1	1	2		1		1	1	1	1			1	1	1												
AH AH	85	0	11	65	74	67	53	54	65	48	66	54	43	51	47	32	39	37	50	26	30	39	11	19	18	20	14	5	5
SH SH	83	1	15	64	80	61	57	54	61	48	67	55	46	50	33	38	39	33	51	29	35	37	13	16	12	16	10	1	
NH NH	52	0	13	43	47	39	41	38	40	33	40	37	32	31	25	29	25	27	31	22	21	21	6	14	14	7	5	7	0
AH AH_																													
AH	10			8	8	3	6	4	3	4	7	3	1	1	2	1	3	1	3		1	1							
SH SH																													
SH	8		1	6	7	3	6	5	3	2	6	2	1	1	3	1	2	1	3	1	2	1							
NH NH																													
NH	5			4	5		3	4	2	1	4	1	1	1	1	1													
A H A																													
AH	3				3	3	3	0	3		3																		
S S H																													
SH	1			1		1	1	1				1																	
S SSSH	1				1		1	1																					
	4028	5	579	3631	3676	3405	3008	3084	3266	2751	3511	2926	3090	3033	2651	2468	2687	2624	3082	2205	2385	2398	1845	1519	1814	1286	494	236	58

Conclusões gerais

Modelos que incluem efeitos aditivos e de dominância não são suficientes para explicar o desempenho de genótipos cruzados. A utilização de modelos que adicionam interações epistáticas deve ser levada em consideração para planejar sistemas efetivos de cruzamentos.

Modelos que estimam efeitos epistáticos médios entre raças têm menor capacidade de detectar diferenças entre combinações raciais para peso ao desmame que aqueles que estimam interações epistáticas para cada combinação racial.

Melhores combinações de efeitos aditivos foi obtida com raças britânicas, entretanto maiores valores de heterose e perdas por recombinação foram obtidas com a raça zebuína

A vantagem da utilização de fêmeas cruzadas no crescimento é mantida até os três anos de idade para combinações britânicas x britânica e britânica x continental. Esta vantagem em combinações zebuína x britânica é mantida, entretanto as proporções da primeira foram maiores que as da segunda.

Efeitos aditivos e não aditivos maternos mantêm a importância no crescimento até os trinta e seis meses para todas as combinações raciais.

A melhor combinação para crescimento é obtida com fêmeas F1 Nelore/Hereford pela exploração da máxima heterose materna e a metade da heterose individual o que compensa os efeitos aditivos negativos da zebuína.

Referências

- ALBUQUERQUE, L.G.; MEYER, K.; VAN VLECK, L.D. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nellore cattle. **Journal of Animal Science**. v.79. p. 2776-2789. 2001
- ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Breed comparisons of Angus, Charolais, Hereford, Jersey, Limousin, Simmental and Shorthorn Devon for weight, weight adjusted for body condition score, height, and body condition score of cows. **Journal of Animal Science**. v.80. p. 3123-3132. 2002
- ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Comparisons of Angus, Charolais, Galloway, Hereford, Longhorn, Nellore, Piedmontese, Salers, and Shorthorn breeds for weight, weight adjusted for condition score, height, and condition score of cows. **Journal of Animal Science**. v.82. p. 74-84. 2004
- ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P.D.; Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing Bos Indicus and Bos Taurus cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**. v.57, p.231-241, 1999.
- BALDI, F.; ALENCAR M.M; ALBUQUERQUE, L.G. Random regression analyses using B-splines functions to model growth from birth to adult age in Canchim cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v.127, p. 433-441. 2010
- BIDANEL, J.P. Estimation of crossbreeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds. III. Dominance and epistatic components of heterosis on reproductive traits. **Genetics, Selection, Evolution**. v.25, p.263-281, 1993.
- BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Models for genetic evaluation of Nelore cattle mature body weight **Journal of Animal Science** v.86, p. 2840 -2844, 2008
- BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Herdabilidades e correlações entre pesos do nascimento à idade adulta em rebanhos da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.38, n.12, p. 2320-2326. 2009
- BURNHAM, K.P; ANDERSON, D. **Model selection and multimodel inference: a practical information – theoretic approach**. Springer. 488 p. 2002.
- CARVALHEIRO, R.; PIMENTEL, E.C.G.; CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A.; FRIES, L.A. Genetic effects on preweaning weight gain of Nelore-Hereford calves according to different models and estimation methods. **Journal of Animal Science**. v.84, p. 2925-2933, 2006.
- CASSADY, J.P.; YOUNG, L.D.; LEYMASTER, K.A. Heterosis and recombination effects on pig reproductive traits. **Journal of Animal Science**. v.80, 2303-2315, 2002.

- COSTA, R.B.; MISZTAL, I.; ELZO, M.A.; BERTRAND, K.; SILVA, L.O.C.; LUKASZEWICZ, M. Estimation of genetic parameters for mature weight in Angus cattle. **Journal of Animal Science** doi:10.2527/jas2010-3574. 2011
- CUNNINGHAM, E.P. Crossbreeding - The Greek Temple Model. **Journal of Animal Breeding Genetics**. v.104, 2–11. 1987.
- DEARBORN, D.D; GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V; KOCH, R.M. Heterosis and breed maternal and transmitted effects in beef cattle. V. Weight, height and condition score of females. **Journal of Animal Science** v.64, p. 706 -713, 1987.
- DEMEKE, S.; NESER, W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of *Bos taurus* x *Bos Indicus* cattle crosses in Ethiopia: Evaluation of different crossbreeding models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.120. p. 39-50, 2003.
- DICKERSON, G.E. Experimental approaches in utilising breed resources. **Animal Breeding Abstracts**. v.37, p. 191-202. 1969
- DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: Proc. Anim. Breed. Genetics Symp. in Honor of J.L. Lush.1973. **Proceeding...**, Champaign, IL. 1973.
- DE LOS REYES, A.; ELZO, M.A.; FRIES, L.A.; ROSO, V.M.; CARVALHEIRO, R. Non –genetic, additive and non-additive genetic effects for animal model analyses of weaning weights in a Nellore x Hereford multibreed population in Brazil. In: Congress on Genetics Applied to Livestock Production. 8th, Belo Horizonte. **Proceedings ...** Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- EINSEN, E.J. Genetic models to predict crossbreed performance: a review. **Revista Brasileira de Genética**. v.12, n.3-supl, 13-26, 1989
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H.; GRASER, H.U. Predicting results of advanced generations of *Bos Indicus* x *Bos Taurus* crosses in subtropical environments. **Asian-Australasian Journal of Animal Science**. 13. Supl. B. p. 202. 2000
- FRIES, L.A. Perdas por recombinação, epistazigose e epistasia em cruzamentos de gado de corte. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, 2001, Piracicaba, SP. **Anais...** Piracicaba, CD código 0933, 2001.
- GIMENO, D.; AVENDAÑO, S.; SEVERINO R. Elección de un diseño óptimo de cruzamientos en un experimento con cuatro razas bovinas. Mem. XIV Reunión Latin.-Amér. Prod. Anim. [In Spanish with English abstract] **Revista Argentina de Producción Animal** (Argentina). 15:914-918. 1995.
- GIMENO, D; AGUILAR, I.; AVENDAÑO, S.; NAVAJAS, E.A.; Períodos de crecimiento: destete – tres años de edad. In: **Seminario de Actualización Técnica en cruzamientos de Bovinos**. ST 295. p. 21-30. 2002
- GREGORY, K.E.; LASTER, D.B.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M.; SMITH, G.M. Heterosis and breed maternal and transmitted effects in beef cattle.II. Growth rate

- and puberty in females. **Journal of Animal Science**. v.47. n.5, p. 1142 -1053, 1978.
- GROSSHANS, T.; DISTL, O.; SEELAND, G.; WOLF, J. Estimation of individual cross-breeding effects on milk production traits of the German Black Pied dairy cattle using different genetic models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.111. p. 472-492, 1994.
- HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**.v. 99, p. 161-168. 1982.
- JUDGE, G.; HILL, R.C.; GRIFFITHS, W.; LUTKEPOHL, H.; TSOUNG-CHAO LEE. **Introduction to the theory and practice of econometrics**. Wiley, 2nd edition, 1988.
- KINGHORN, B. The expression of "Recombination Loss" in quantitative traits. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.97, p. 138-143. 1980.
- KINGHORN, B. Genetics effects in crossbreeding. I. Model of merits. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.99, p. 59-68. 1982.
- KINGHORN, B. Genetic effects in crossbreeding III. Epistatic loss in crossbreed mice. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**. v.100, p. 209-222. 1983.
- KINGHORN, B. The nature of 2-locus epistatic interactions in animals: evidence from Sewall Wright's guinea pig data. **Theoretical Applied Genetics**. v.73, 595-604, 1987.
- KINGHORN, B.P. & VERCOE, P.E. The effect of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbreed genotypes. **Animal Production**. v.49, p. 209-216. 1989.
- KOCH, R.; DICKERSON, G.; CUNDIFF, L.; GREGORY, K. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal of Animal Science** v.60, p. 1117 -1132, 1985.
- KOMENDER, P. Crossbreeding in farm animals. III. A general method of comparing models to estimate crossbreeding parameters with an application to diallel crossbreeding experiments. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.105, p. 362-371, 1988.
- LEMA, O. M.; GIMENO, D.; DIONELLO, N.J.L.; NAVAJAS, E.A. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nellore crossbreed calves: individual and maternal additive and non-additive effects. **Livestock Science** Aceito para publicacao 2011.
- MADALENA, F.E.; TEODORO, R.L.; LEMOS, A.M.; MONTEIRO, J.B.N.; BARBOSA, R.T.; Evaluation of strategies for crossbreeding of dairy cattle in Brazil. **Journal of Dairy Science**. v.73, 1887-1901, 1990.

- MADALENA, F.E. Consideraciones sobre modelos para la predicción del desempeño de cruzamientos en bovinos. **Archivos Latino Americanos de Producción Animal**, 9, v.2. 2001
- MERCADANTE, M.E.Z; RAZOOK, A.G.; TROVO, J.B.F. Parâmetros genéticos do peso no início da estação de monta , considerando indicativo do peso adulto de matrizes Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.33, n.5, p. 1135-1144. 2004
- MISTZTAL, I.; TSURUTA, S.; STRABEL, T.; AUVRAY, B.; DRUET, T.; LEE, D. H. BLUPF90 and related programs (BGF90). Commun. No. 28–07 in 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France. 2002
- MOURAO, G.B.; FERRAZ, J.B.S.; BUENO, R.S.; ELER, J.P.; BALIEIRO, J.C.C; MATTOS, E.C.; FIGUEIREDO L.G.G.. Estimation of non additive effects on growth performance of a composite (*Bos taurus x Bos Indicus*) beef cattle population In: Congress on Genetics Applied to Livestock Production. 8th, Belo Horizonte. **Proceedings ...** Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- NOBRE, P.C.R.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S.; BERTRAND, K.; SILVA, L.O.C.; LOPES, P.S. Analyses of growth curves of Nelore cattle by multiple-trait and random regression models. **Journal of Animal Science** v.86, p. 267 -277, 2008.
- PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A; CARVALHEIRO, R.; FRIES, L.A. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.35, n.3 (suplemento), 1020-1027. 2006
- POLLACK E.J. Multibreed genetic evaluation of beef cattle in the United States. In: . **8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**, Belo Horizonte. Proceeding .. Belo Horizonte, 2006. CD Room.
- SANCHEZ, J.P.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; BERTRAND, K. Genetic evaluation of growth in a multibreed beef cattle population using random regression-linear spline models. **Journal of Animal Science** v.81, p.918 -926, 2003.
- SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT User's Guide. Release 6.11 Edition Cary: SAS Institute Inc. Cary, NC, USA, 2003.
- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P.; SCHAEFFER, L.R. Estimation of genetics effects in the presence of multicollinearity in multibreed beef cattle evaluation. **Journal of Animal Science**. v.83. 1788-1800. 2005 a.
- THALLMAN, R.M.; CUNDIFF, L.V.; GREGORY, K.E. KOCH, R.M. Germplasm evaluation in beef cattle--Cycle IV: postweaning growth and puberty of heifers. **Journal of Animal Science**. v.77, p. 2651 -2659. 1999.
- WILLHAM, R.L. & POLLAK, E. Theory of heterosis. Symposium: Heterosis and crossbreeding. **Journal of Dairy Science**. v.68. p. 2411-2417. 1985.
- WOLF, J.; DISTL, O.; HYÁNEK, J.; GROSSHANS, T.; SEELAND, G. Crossbreeding in farm animals. V. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.112, p 81-94. 1995.