

**HETEROSE,  
HETEROSE RESIDUAL  
E EFEITOS DA  
RECOMBINAÇÃO EM  
SISTEMAS DE  
CRUZAMENTO DE  
BOVINOS**

**Pedro Franklin Barbosa**

Pesquisador Científico, área de Melhoramento Genético Animal,  
Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste/EMBRAPA,  
Caixa Postal 339,  
13560-970 São Carlos, SP, Brasil

# ÍNDICE

<b>HETEROSE, HETEROSE RESIDUAL E EFEITOS DA RECOMBINAÇÃO EM SISTEMAS DE CRUZAMENTO DE BOVINOS</b>	135
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	135
<b>2. HETEROSE</b>	136
2.1. Histórico e definições	136
2.2. Teorias da heterose	137
2.2.1. Dominância	137
2.2.2. Sobredominância	139
2.2.3. Epistasia	141
2.2.4. Heterozigose propriamente dita	142
2.3. Considerações gerais sobre as teorias da heterose	143
2.4. Tipos de heterose	144
2.5. Aspectos genético-quantitativos da heterose	145
2.5.1. Dominância	146
2.5.2. Sobredominância	152
2.5.3. Epistasia	153
2.5.4. Efeitos maternos	163
2.5.5. Interação genótipo x ambiente	168
2.5.6. Efeitos citoplasmáticos	172
<b>3. HETEROSE RESIDUAL EM GERAÇÕES SECUNDÁRIAS</b>	174
3.1. Dominância	174

3.2. Sobredominância	179
3.3. Epistasia	179
3.4. Dominância e epistasia	184
<b>4. EFEITOS DA RECOMBINAÇÃO</b>	186
<b>5. EVIDÊNCIAS EXPERIMENTAIS</b>	192
5.1. Introdução	192
5.2. Bovinos de leite	192
5.3. Bovinos de corte	208
<b>6. RESUMO E CONCLUSÕES</b>	230
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	234

# HETEROSE, HETEROSE RESIDUAL E EFEITOS DA RECOMBINAÇÃO EM SISTEMAS DE CRUZAMENTO DE BOVINOS

## 1. INTRODUÇÃO

No Brasil, existe um grande número de raças de bovinos, que são exploradas para produção de carne, leite e outros produtos. Com base nos dados organizados por MASON (1988), os bovinos existentes no Brasil, que podem ser considerados como pertencentes a uma determinada raça zootécnica, classificam-se em 35 raças de corte, 14 raças de leite e 13 raças de dupla aptidão, sem considerar as novas raças em fase de formação. Portanto, há possibilidade de exploração desses recursos genéticos de várias maneiras, para produção comercial de proteínas de origem animal no País.

As diferenças entre as várias raças, quanto às características morfológicas e fisiológicas, podem ser atribuídas às diferentes pressões de seleção natural e artificial às quais elas foram submetidas durante o processo evolutivo. Assim, cada uma das raças de bovinos é dotada de uma composição genética provavelmente diferente. Esta diversidade genética entre as raças pode ser utilizada, segundo DICKERSON (1969), de três maneiras: (1) utilização da "raça pura" melhor adaptada ao sistema de produção; (2) desenvolvimento de novas raças; e (3) utilização permanente de sistemas de cruzamento entre as raças existentes. As duas primeiras formas de utilização da diversidade genética podem ser atingidas através da realização de cruzamentos transitórios por algumas gerações, uma vez que o objetivo final, em ambos os casos, é a introdução de uma "raça pura" melhor adaptada ou o desenvolvimento de uma nova raça adequada às condições de produção, manejo e comercialização existentes em uma determinada região.

A utilização de sistemas de cruzamento, por outro lado, é uma forma permanente de aproveitamento da diversidade genética entre as raças. O uso de sistemas de cruzamentos entre raças de bovinos é uma prática bastante difundida na produção comercial. As principais razões para a adoção dos sistemas de cruzamento são a utilização do vigor híbrido ou heterose, o aproveitamento das diferenças genéticas entre raças, a possibilidade de explorar o fenômeno da complementariedade

(CARTWRIGHT, 1970), e a maior flexibilidade proporcionada aos sistemas de produção. Embora os efeitos das diferenças genéticas entre raças e da complementariedade possam ser tão importantes quanto aos da heterose na produção comercial de bovinos, este último fenômeno tem sido a razão mais discutida e estudada, tendo em vista a implementação de sistemas de cruzamento entre raças de bovinos.

A utilização de qualquer uma das alternativas disponíveis, para aproveitar a diversidade genética existente entre as raças de bovinos, com o objetivo de melhorar a eficiência da produção animal, depende das condições e recursos ambientais disponíveis. Além disso, a escolha de qualquer alternativa depende da quantidade da heterose observada na primeira geração que é retida nas gerações secundárias, comparativamente à heterose máxima obtida em um determinado sistema de cruzamento ou em um esquema de formação de uma nova raça.

O objetivo do presente trabalho é discutir as bases genéticas dos conceitos de heterose, heterose residual e efeitos da recombinação, bem como suas aplicações e implicações na escolha de alternativas para utilizar a variabilidade genética existente entre raças de bovinos, da maneira mais eficiente possível. Para atingir este objetivo, características quantitativas de bovinos de corte e bovinos de leite são consideradas para relacionar os efeitos da heterose e da recombinação gênica ao desempenho dos animais. Tanto quanto possível, os modelos propostos para quantificar a magnitude dos efeitos da heterose, da heterose residual e das perdas por recombinação, serão apresentados e discutidos em vista de resultados experimentais obtidos em bovinos, tanto para confirmar quanto para ressaltar as diferenças em relação às expectativas teóricas.

As tabelas deste trabalho foram organizadas e adaptadas pelo autor, com os objetivos de sumarizar os dados relatados na literatura, por um lado, e evitar, na medida do possível, a repetição das tabelas dos trabalhos originais por outro lado. Portanto, as falhas e os erros porventura cometidos devem ser atribuídos ao autor deste trabalho.

## 2. HETEROSE

### 2.1. Histórico e definições

Os aumentos em vigor e produtividade, observados em progênies resultantes de cruzamentos entre variedades, raças e gêneros passaram a receber atenção dos geneticistas, segundo SPRAGUE (1983), a partir dos três últimos decênios do século passado. A superioridade dos híbridos sobre as variedades paternas foi observada em vários experimentos com milho, mas a produção comercial de híbridos varietais não atingiu aceitação generalizada. Os resultados obtidos naquela época proporcionaram a difusão da prática de cruzamentos entre variedades de milho, para produção comercial, apesar da pequena contribuição dada ao entendimento do fenômeno do vigor híbrido.

O termo heterose foi criado em 1912 por SHULL (1948), para evitar a implicação de que o vigor híbrido era apenas de origem Mendeliana.

Em animais domésticos, o reconhecimento da superioridade das progênes resultantes de cruzamentos entre diferentes raças foi feito, pela primeira vez, em 1907 por Q.I. SIMPSON, segundo SHULL (1952).

Heterose ou vigor híbrido é definida por vários autores (PIRCHNER, 1969; TURNER e YOUNG, 1969) como a superioridade, para uma determinada característica, das progênes cruzadas em relação à média das raças paternas. Uma outra definição de heterose, segundo TURNER e YOUNG (1969), é dada pelo desvio do desempenho, para uma determinada característica, das progênes cruzadas em relação à raça paterna com desempenho superior. O termo superior significa, nesse caso, que o desempenho é melhor para a característica em questão e não implica, necessariamente, que tal nível de desempenho é superior em termos da eficiência do sistema de produção como um todo.

## 2.2. Teorias da heterose

Desde as primeiras tentativas para explicar, em termos mendelianos, os efeitos favoráveis do vigor híbrido e os efeitos prejudiciais da endogamia, várias teorias foram propostas para relacionar a heterose com os tipos de ação e interação gênicas (dominância, sobredominância e epistasia), embora o termo heterose tenha sido criado originalmente como livre de implicações genéticas (SPRAGUE, 1983). Outras teorias, que não se baseiam em processos genéticos para explicar a heterose, também foram propostas. Entre essas, pode-se incluir a teoria da heterozigose propriamente dita. Os aspectos mais importantes das teorias da heterose são discutidos resumidamente a seguir.

### 2.2.1. Dominância

A teoria da dominância de fatores favoráveis, em híbridos de duas variedades diferentes de ervilhas (*Pisum sativum*), foi proposta por KEEBLE e PELLEW (1910) com base na relação positiva observada entre dominância e efeitos benéficos para número de nós e comprimento do internódio das plantas híbridas. Os híbridos eram mais altos que as plantas das variedades paternas. A altura maior dos híbridos foi interpretada pelos autores como sendo resultante dos efeitos complementares de alelos dominantes nos dois locos. Dessa forma, com a hibridação, alguns dos alelos recessivos desfavoráveis, transmitidos ao zigoto híbrido por um dos pais, são tornados ineficazes pelos seus alelos dominantes, transmitidos ao zigoto híbrido pelo outro pai. O resultado

final é um aumento em vigor que, por sua vez, é proporcional às diferenças nas frequências gênicas das variedades cruzadas para obtenção do híbrido.

A teoria da dominância de fatores favoráveis para a heterose foi criticada por vários autores e em diferentes aspectos. A crítica mais citada na literatura é aquela feita por CROW (1948, 1952). Dadas as suposições da teoria, isto é, dominância dos alelos favoráveis, adição dos efeitos entre locos e equilíbrio de ligação das populações paternas, o autor usa três parâmetros populacionais ( $n$  = número de locos,  $u$  = taxa de mutação e  $s$  = coeficiente de seleção contra o recessivo), para demonstrar que a redução da média do valor genético de uma população, devida a um recessivo prejudicial, é igual ao produto do coeficiente de seleção contra o recessivo ( $s$ ) pela frequência dos indivíduos portadores daquele alelo recessivo ( $u/s$ ), ou seja,  $(s)(u/s) = u$  = taxa de mutação. A partir de valores arbitrários dados aos parâmetros  $n$ ,  $u$  e  $s$ , CROW (1948) obteve uma estimativa de que a média, para o ganho em produção, em uma população na qual todos os alelos recessivos tivessem sido substituídos pelos seus alelos dominantes favoráveis, não deveria ser muito maior do que 5%. Este valor poderia, então, ser considerado como a média máxima do melhoramento no vigor, medida em termos da vantagem seletiva, que poderia ocorrer devido à hibridação (CROW, 1952). Assim, a teoria da dominância não poderia explicar, sob as condições postuladas acima, aumentos no vigor que fossem maiores do que 5%. Contudo, vários experimentos de cruzamentos entre variedades de milho e de seleção massal, revisados por SPRAGUE (1983), mostram que os ganhos em produção são maiores que os 5% postulados por CROW (1952).

O segundo aspecto que tem sido criticado na teoria de dominância é baseado na suposição de que, se a heterose não é produto da heterozigose propriamente dita, seria possível obter por seleção, indivíduos homozigotos para todos os alelos dominantes favoráveis, em gerações diferentes da  $F_1$ ; estes indivíduos, por sua vez, teriam o mesmo nível de desempenho que aqueles da geração  $F_1$ . Esta objeção à teoria da dominância para explicar a existência da heterose foi minimizada por JONES (1917), que postulou a existência de grupos de ligação (haplótipos) mantendo vários genes dominantes e recessivos ligados e sendo transmitidos em conjunto à progênie híbrida e às gerações secundárias. Daí a impossibilidade de se obter indivíduos homozigotos para todos os alelos dominantes favoráveis, mesmo sob seleção intensa.

A terceira objeção à teoria da dominância, é representada pela situação em que a distribuição fenotípica de uma característica, medida nos indivíduos da geração  $F_2$ , seria assimétrica, uma vez que os locos dominantes e recessivos estariam distribuídos de acordo com a expansão de uma expressão do tipo  $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$ , onde  $n$  é o número de pares de genes, ao invés de ser simétrica (STRICKBERGER, 1976). A explicação oferecida para contrapor esta objeção é que a ligação entre grupos de genes favoráveis e desfavoráveis produz distribuições simétricas. De fato, COLLINS (1921) mostrou que, quando há um grande número de genes, a assimetria da distribuição fenotípica da geração  $F_2$  desaparece, mesmo que não haja ligação gênica.

Finalmente, desde que a probabilidade de obter todos os genes dominantes benéficos, em uma linhagem homocigota, torna-se menor à medida que o número de genes envolvidos aumenta, as objeções à teoria da dominância se mantêm somente quando um pequeno número de genes afeta a característica sendo considerada. Estimativas do número de genes afetando características quantitativas em bovinos não foram encontradas na literatura. Para porcentagens de óleo e de proteína no grão, DUDLEY (1977) obteve estimativas de 54 e 122 genes, respectivamente, com base nos resultados de 76 gerações de seleção divergente, em milho, para maior e menor conteúdo de óleo e proteína no grão. Para peso às 6 semanas de idade, em camundongos submetidos a seleção divergente durante 25 gerações, FALCONER (1981) obteve estimativa de 32 genes controlando a característica. Para tamanho da ninhada, o mesmo autor encontrou o valor de 2 genes.

### 2.2.2. Sobredominância

A segunda teoria para explicar a heterose baseia-se na interação entre alelos do mesmo loco. A este tipo de ação gênica, HULL (1945) deu o nome de sobredominância. Em termos Mendelianos, sobredominância significa que há locos nos quais o heterocigoto é superior a ambos os homocigotos e que o vigor aumenta em proporção direta à quantidade de heterocigose. Esta idéia, segundo CROW (1952), tem sido chamada de estimulação pela heterocigose, superdominância, sobredominância, heterose de um gene, ação cumulativa de alelos divergentes e heterose simplesmente. O termo sobredominância é o mais frequentemente usado na literatura.

O conceito de estimulação pela própria heterocigose, proposto por EAST (1936), baseia-se na divergência entre os alelos de um mesmo loco. Esta divergência envolve um tipo de função fisiológica, de tal maneira que o heterocigoto desempenha aquela função mais eficientemente que qualquer um dos homocigotos, numa amplitude maior de ambientes e condições. De acordo com ALLARD (1960), cada um dos alelos em um loco heterocigoto desempenharia funções diferentes e a soma de seus diferentes produtos seria superior ao produto simples de qualquer um dos alelos no estado homocigoto.

Para que haja sobredominância não é necessário que os produtos gênicos do heterocigoto excedam em quantidade ou variedade aqueles de ambos os homocigotos. O efeito do heterocigoto pode ser intermediário aos dois homocigotos, em termos do produto gênico imediato, e mesmo assim resultar em um produto final maior ou melhor. De acordo com as considerações de CROW (1952) sobre ação gênica e sobredominância, qualquer tipo de situação na qual alguma coisa é produzida e para a qual uma quantidade intermediária é ótima, poderia ser tal que o heterocigoto aproxima-se mais desse ótimo do que qualquer dos homocigotos. Uma forma de ação que parece mais provável para explicar a ocorrência da sobredominância é aquela na qual os dois alelos diferem

qualitativamente ou cada um deles produz algo que o outro não produz. Este é o tipo de ação gênica postulado por EAST (1936) com base na ação cumulativa de alelos divergentes. Mas, segundo CROW (1952), não é necessário que os efeitos sejam completamente cumulativos. Se o efeito líquido no fenótipo for maior no heterozigoto do que nos homozigotos, isto já é suficiente para que a explicação da heterose seja a sobredominância. Assim, qualquer sistema no qual os alelos atuam sobre substratos diferentes para gerar produtos iguais ou diferentes ou, ainda, converter o mesmo substrato em produtos diferentes, poderia resultar em sobredominância.

A proposição da teoria da sobredominância por SHULL (1948) foi sugerida com base nos resultados obtidos em programas de melhoramento de milho, os quais não poderiam ser adequadamente explicados pela teoria da dominância. Algumas das deficiências citadas por SHULL (1952) incluem: a produção de um híbrido  $F_1$  geralmente é maior que a soma das produções dos dois pais, a falha da seleção massal (individual) em promover aumentos na produção, e híbridos envolvendo linhagens de segundo ou terceiro ciclos de seleção produzem apenas um pouco mais do que os híbridos envolvendo as linhagens paternas originais.

A primeira limitação da teoria da dominância, conforme o argumento de HULL (1945), é facilmente compreendida quando se raciocina que a produção do híbrido não pode ser maior que a soma das produções dos pais com genes dominantes atuando de maneira totalmente aditiva, a não ser que plantas com nenhum dos alelos dominantes favoráveis tivessem produção negativa, isto é, menor que zero.

As outras limitações propostas por HULL (1945), entretanto, não foram confirmadas por resultados de pesquisa obtidos mais recentemente, principalmente em programas de melhoramento de milho (GARDNER, 1961, 1969; SCHNELL, 1975; DUDLEY, 1977; MARECK e GARDNER, 1979; SPRAGUE, 1983).

Embora a sobredominância tenha sido detectada como causa da heterose em híbridos de milho (HULL, 1945) e aves (PIRCHNER e MERGL, 1977), esta teoria para a heterose não encontrou aceitação generalizada pela maioria dos geneticistas, principalmente devido à falta de evidências experimentais significativas. Além disso, na maioria das situações, as teorias da dominância e da sobredominância têm as mesmas expectativas teóricas (CROW, 1952). Em ambos os casos, há um decréscimo em vigor com a endogamia e um ganho com o cruzamento. WRIGHT (1922) mostrou que, com base na teoria da dominância, o declínio no vigor é proporcional ao decréscimo na heterozigose, sem considerar a relação entre o número de genes dominantes e recessivos e o grau de dominância. A mesma redução no vigor com a diminuição da heterozigose é observada com a sobredominância (CROW, 1952).

A maior objeção à teoria da sobredominância, como explicação para o fenômeno da heterose, foi feita por JINKS (1955), com base nos resultados obtidos pelo emprego do método de JINKS e HAYMAN (1953) para calcular a importância da dominância e detectar a epistasia em característica de linhagens endogâmicas.

Analisando dados de variedade de plantas em cruzamentos em dialelo, JINKS (1955) encontrou que, nos casos onde havia evidência de sobredominância, também havia evidência da presença simultânea de interações gênicas não-alélicas. Portanto, a possibilidade de interações dentro e entre locos estarem, ao mesmo tempo, envolvidas na heterose não pode ser descartada.

### 2.2.3. Epistasia

A epistasia, incluindo todos os tipos de interações gênicas não-alélicas, é a terceira teoria proposta para explicar a heterose (GOWEN, 1952). Conforme discutido anteriormente, WRIGHT (1922) estabeleceu que a relação entre a média do desempenho para uma determinada característica e a redução na heterozigose deveria ser linear, independente do grau de dominância (parcial, completa, ou sobredominância), a não ser que ligação gênica ou epistasia estivessem envolvidas na heterose. Assim, qualquer efeito não linear entre a heterozigose das progênes resultantes de cruzamento e a heterose para a característica analisada pode ser atribuído à epistasia.

SHERIDAN (1980), com base em resultados de estimativas de heterose obtidos para produção de ovos em galinhas resultantes de cruzamento entre White Leghorns e Australorps, propôs que a heterose devida à epistasia poderia resultar de duas situações diferentes. A primeira, denominada epistasia paterna, refere-se à possibilidade de diferentes combinações gênicas epistáticas, presentes em homozigose nas raças paternas, serem passadas às progênes cruzadas. A segunda situação, denominada epistasia do F<sub>1</sub>, seria caracterizada pela interação de diferentes genes, presentes nas raças paternas, nas progênes cruzadas.

Apesar da existência de alguns resultados mostrando a importância da epistasia na heterose em aves (SHERIDAN e RANDALL, 1977), esta teoria não tem sido declarada como uma causa importante da heterose. De fato, em genética e melhoramento animal os efeitos epistáticos têm sido supostos como negligíveis para propósitos práticos (FALCONER, 1960; PIRCHNER, 1969). Em melhoramento de milho, de acordo com os experimentos revisados por SPRAGUE (1983), a magnitude dos efeitos epistáticos é pequena e pode ser ignorada com segurança. No entanto, quantidades significativas de epistasia podem existir em certas combinações específicas, como ressalta o último autor, e experimentos adicionais são necessários para identificação daquelas combinações.

A suposição de que os efeitos epistáticos podem ser ignorados quando se estuda a heterose precisa ser qualificada. Na genética quantitativa, em geral o caminho usual é tentar explicar, tanto quanto possível, a variação existente em termos dos efeitos genéticos aditivos. Então, se a ação gênica aditiva não é suficiente para tal, a variação residual pode ser creditada aos desvios de dominância. Somente quando ambos os tipos

de ação gênica não são suficientes para explicar a variação, é que a epistasia é tida como uma causa importante para a variação residual dos valores genotípicos.

A existência de epistasia para uma determinada característica demonstra claramente a falta de aditividade entre os efeitos dos diferentes locos. Assim, a epistasia é uma interação estatística entre locos. HILL (1982) desenvolveu parâmetros para expressar a heterose em termos dos efeitos de dominância (incluindo sobredominância) e de epistasia. Deste modo, ambos os tipos de interação (dentro e entre locos) podem ser quantificados quanto aos seus efeitos no fenômeno da heterose para características quantitativas. O modelo de HILL (1982) para a heterose será discutido nos aspectos biométricos da heterose e juntamente com os efeitos de recombinação, uma vez que suas utilidades são comparáveis na interpretação de resultados de cruzamentos.

MANGELSDORF (1952) apresentou um conceito sobre a interação gênica na heterose que difere daqueles já mencionados nesse trabalho. Além das limitações impostas pelo ambiente, um gargalo fisiológico pode resultar da interação de um loco em particular com o restante do genótipo. Assim, a superioridade de um dado genótipo não é determinada pelos efeitos complementares mais fortes, mas sim pelo elo mais fraco do conjunto de efeitos complementares que influencia o fenótipo para a característica sob consideração. O termo elo mais fraco do conjunto de efeitos epistáticos complementares, de acordo com o conceito de MANGELSDORF (1952), refere-se a um par de genes, em um loco, que em determinado momento da vida do indivíduo comporta-se de maneira inadequada ao desempenhar a tarefa exigida daquele loco, atuando como um fator limitante, isto é, um gargalo em um processo fisiológico essencial. Um efeito desse tipo pode resultar da deficiência de um produto gênico essencial ou do excesso de um produto gênico.

#### 2.2.4. Heterozigose propriamente dita

Supondo que exista uma relação linear entre os efeitos de dominância e de recombinação e, por outro lado, uma relação linear do efeito líquido de ambos os efeitos e a porcentagem de heterozigose dos indivíduos, conforme proposto por DICKERSON (1969), então a heterose pode ser relacionada diretamente com a heterozigose. Mas, EAST (1936), seguindo suas idéias originais de 1912, já sugeria que a heterozigose por si só explicava a heterose. De acordo com suas observações, o declínio no vigor devido à endogamia em espécies de fertilização cruzada e o aumento no vigor, resultante do cruzamento entre estas espécies, eram evidência do mesmo fenômeno.

Experimentos com animais de laboratório e plantas, revisados por MCGLOUGHLIN (1980), demonstram que há relação linear entre heterose e heterozigose quando os efeitos de confundimento (efeito materno, efeito da diferença aditiva entre raças, etc) são adequadamente considerados na avaliação do efeito da heterose.

A heterose é um fenômeno genético resultante da heterozigose (SRIVASTAVA, 1983), mas como a heterozigose por si só conduz à heterose ainda não foi explicado em termos moleculares e operacionais. Contudo, há evidências mostrando que os híbridos são dotados de uma maior homeostase através da existência de caminhos genéticos alternativos mais flexíveis (LEWIS, 1954). Assim, o heterozigoto seria melhor preparado para se adaptar às condições desfavoráveis de ambiente (ASHBY, 1937).

### 2.3. Considerações gerais sobre as teorias da heterose

As teorias discutidas anteriormente não são mutuamente exclusivas porque a heterose observada em qualquer cruzamento pode ser devida à combinação de várias destas possíveis explicações, em qualquer proporção. Este aspecto foi ressaltado por BOWMAN (1959). Além disso, evidências experimentais foram encontradas para todas as teorias como, por exemplo, dominância (CARTWRIGHT *et al.*, 1964, CUNNINGHAM, 1982), sobredominância (PIRCHNER e MERGL, 1977), epistasia (SHERIDAN, 1980) e heterozigose propriamente dita (McGLOUGHLIN, 1980).

Uma discussão prática sobre as possíveis causas da heterose foi apresentada por TURNER e YOUNG (1969). Se a média da geração  $F_1$  é intermediária às médias dos pais, tanto a dominância como a epistasia não são importantes. Se a média da geração  $F_1$  para uma determinada característica desvia-se da média dos pais, mas está entre as médias de ambos os pais, os genes envolvidos podem ser dominantes ou parcialmente dominantes. Por outro lado, se a média da geração  $F_1$  está fora da amplitude das médias dos pais, tanto a sobredominância como a epistasia, ou ambas, são importantes como causas da heterose; a importância relativa destas causas, contudo, não é conhecida.

Qualquer que seja a base molecular para a heterose, a sua existência levantou um dilema teórico para os geneticistas de populações (GOODENOUGH, 1978). Se há uma pequena vantagem dos indivíduos heterozigotos em um loco qualquer, considerando que a média da heterozigose seja de 20% dos locos do indivíduo, a desvantagem seletiva acumulada de ser homozigoto para os outros 80% dos locos deveria resultar, pelo menos em termos teóricos, em níveis elevados de falta de adaptação da população. Esta sobrecarga é geralmente chamada de carga genética balanceada, em contraste à carga genética mutacional (acúmulo de mutações deletérias), proposta por MULLER (1950).

A magnitude e a importância da carga genética balanceada têm sido minimizadas pela utilização de dois argumentos. O primeiro refere-se ao fato de que a seleção atua sobre o fenótipo do indivíduo e não nos locos individuais. Assim, não é válido somar milhares de processos seletivos como se eles fossem eventos individuais. Ao contrário, é necessário supor apenas que a heterozigose em alguns locos já é suficiente para que os indivíduos tenham vantagens sob pressão de seleção. A vantagem do heterozigoto para um loco pode, por outro lado, trazer junto uma grande quantidade

de homozigose em locos fortemente ligados àquele para o qual o indivíduo é heterozigoto.

O segundo argumento é que um grande número dos alelos de uma população são neutros em termos seletivos, de modo que a presença de dois alelos diferentes em um loco pode proporcionar maior vantagem seletiva ao indivíduo do que a existência de dois alelos idênticos. Este postulado resolve o dilema da carga genética balanceada (GOODENOUGH, 1978). Contudo, quando ocorre heterose para uma determinada característica, a maior aptidão do heterozigoto pode ser explicada em termos de uma quantidade relativamente pequena de heterozigose verdadeiramente vantajosa. Os locos heterozigotos restantes são, portanto, indiferentes às pressões seletivas.

Uma outra consideração importante sobre as teorias da heterose refere-se ao conceito de "heterose lucrativa", proposto por MOAV (1966a). Mesmo na ausência de efeitos genéticos não-aditivos, a utilização de cruzamentos pode contribuir para um maior lucro, através da exploração das diferenças entre as raças e linhagens disponíveis. MOAV (1966a) definiu a heterose como o desvio da lucratividade de uma combinação de pai e mãe da progênie cruzada em relação à média aritmética dos pais. Essa heterose, por sua vez, pode ser dividida em 5 classes: (1) heterose para características componentes; (2) heterose ligada ao sexo; (3) heterose para efeitos maternos; (4) heterose não-linear; e (5) heterose devida ao par de indivíduos escolhidos como pais da progênie cruzada. Com base neste conceito, procedimentos para a escolha das combinações paternas mais lucrativas foram desenvolvidos, tanto quando as características componentes do lucro são aditivas (MOAV, 1966b) como quando são não-aditivas (MOAV, 1966c). Além disso, MOAV e HILL (1966) compararam critérios de seleção de linhagens paternas e maternas especializadas para maior heterose do lucro na produção de aves.

Finalmente, uma consideração mais abrangente sobre as teorias da heterose. De acordo com FRANKEL (1983), as causas da heterose são desconhecidas até hoje, tanto a nível fisiológico como bioquímico. As análises de dados de cruzamentos, com base nos modelos de genética quantitativa, indicam que a dispersão de genes complementares é a causa principal do fenômeno. Contudo, os programas de melhoramento de milho, para a obtenção de cultivares híbridos ainda são baseados na aplicação cautelosa dos parâmetros resultantes da controvérsia entre as teorias da dominância e da sobredominância. Assim, há utilização do vigor híbrido, principalmente em milho, apesar da compreensão limitada sobre os fatores causadores e mecanismos da heterose.

## 2.4. Tipos de Heterose

Sem levar em consideração as suas possíveis causas, a heterose pode ser classificada em vários tipos. NITTER (1978), numa revisão sobre a utilização de raças de ovinos e heterose, classificou-a nos seguintes tipos:

(1) heterose individual ( $h_i$ ), que é definida como a superioridade do desempenho de um indivíduo em relação à média dos seus pais, que não pode ser atribuída aos efeitos paternos, maternos ou ligados ao sexo;

(2) heterose materna ( $h_m$ ), definida como a heterose observada em uma população devido ao uso de mães cruzadas em vez de mães de raças ou linhagens puras; e

(3) heterose paterna ( $h_p$ ), a qual refere-se a qualquer vantagem obtida pela utilização de pais cruzados, em vez de pais puros, no desempenho das progênesis.

## 2.5. Aspectos genético-quantitativos da heterose

No início dos estudos sobre a heterose, a proposta de HULL (1945), sobre a inadequação da teoria da dominância de fatores favoráveis para explicar a superioridade dos híbridos em relação às linhagens paternas de milho, apesar de não ter sido aceita de imediato pelos geneticistas, estimulou a expansão da teoria de genética quantitativa. Além disso, a teoria da sobredominância provocou uma reformulação dos procedimentos de melhoramento de milho usados naquela época (SPRAGUE, 1983). Vários autores contribuíram para o desenvolvimento dos aspectos genético-quantitativos da heterose. Os aspectos mais importantes são discutidos a seguir.

A análise da heterose, em termos das ações e interações gênicas dos tipos bem conhecidos na genética Mendeliana clássica, tem despertado o interesse de vários geneticistas das áreas de genética quantitativa e genética de populações. Os procedimentos desenvolvidos por WRIGHT (1922), FALCONER (1960), MATHER e JINKS (1971, 1982), DICKERSON (1973), SHERIDAN (1981), HILL (1982), WILLHAM e POLLACK (1985), CUNNINGHAM (1987), CUNNINGHAM e CONNOLLY (1989) e EISEN (1989), entre outros, objetivam a quantificação da heterose na geração  $F_1$  dos produtos resultantes de cruzamento, bem como a determinação de suas causas. Assim, os modelos propostos serão discutidos para cada tipo de ação ou interação gênicas e combinação de teorias para explicar a heterose, começando pela teoria da dominância.

Como na literatura são encontradas várias escalas dos valores genotípicos, foi estabelecida a seguinte tabela de equivalência das escalas para efeito de comparação:

Genótipos	Valores genotípicos		
	(1)	(2)	(3)
$A_1A_1$	$\mu$	$\mu + a$	$d$
$A_1A_2$	$a\mu$	$\mu + d$	$h$
$A_2A_2$	$-\mu$	$\mu - a$	$-d$

(1) COMSTOCK e ROBINSON (1952).

(2) FALCONER (1960).

(3) MATHER e JINKS (1971).

### 2.5.1. Dominância

A probabilidade de uma linhagem endogâmica tornar-se homocigota para todos os alelos dominantes benéficos é muito pequena, se o número de genes é grande ou se há ligação (CROW, 1952). Conseqüentemente, deve haver uma diminuição no vigor com o aumento da endogamia e, pela mesma razão, uma recuperação do vigor com a hibridação. Assim, a heterose é um fenômeno complementar à depressão endogâmica ou, como propuseram FALCONER (1960) e DICKERSON (1973), a heterose é o reverso da depressão endogâmica.

FALCONER (1960) demonstrou que a média da heterose, em cruzamentos entre pares de linhagens endogâmicas tomadas ao acaso, é igual à depressão endogâmica com o sinal inverso, isto é, heterose =  $2d\bar{p}\bar{q}F$ , onde  $\bar{p}$  e  $\bar{q}$  são as médias das freqüências gênicas de dois alelos ( $A_1$  e  $A_2$ ),  $d$  é o grau de dominância e  $F$  é o coeficiente de endogamia. Se uma população é subdividida em linhagens e os pares de linhagens são tomados ao acaso para cruzamentos, então o quadrado da média das diferenças nas freqüências gênicas entre os pares de linhagens ( $\bar{Y}$ ) é igual ao dobro da variância da freqüência gênica entre as linhagens, isto é,  $(\bar{Y}_2) = 2\sigma_q^2$  (FALCONER, 1960). Mas, de acordo com a variância das freqüências gênicas ( $Y^2$ ) expressa em termos do coeficiente de endogamia,  $2\sigma_q^2 = 2\bar{p}\bar{q}F = \bar{Y}^2$  e, então, heterose =  $dy^2 = 2d\bar{p}\bar{q}F$ , se apenas um loco é considerado. Para  $n$  locos, a heterose nos híbridos da geração  $F_1$  é dada pela equação  $HF_1 = \Sigma dy^2 = \Sigma 2d\bar{p}\bar{q}F$ . Esta equação supõe que os valores genotípicos, atribuídos a cada um dos  $n$  locos para os quais as duas populações paternas são diferentes, combinam-se aditivamente e, assim, a heterose seria o resultado da soma das contribuições separadas de cada loco.

Alguns aspectos da equação derivada por FALCONER (1960) para heterose na geração  $F_1$  são ressaltados a seguir. O primeiro aspecto refere-se à diferença entre as freqüências gênicas ( $Y$ ) das populações paternas. Se  $Y$  for igual a zero, então não deve haver heterose. Da mesma forma, se o grau de dominância for igual a zero (isto é, ação gênica aditiva ou ausência de dominância), a heterose será nula para a característica observada nos indivíduos da geração  $F_1$ . O terceiro aspecto importante é que a heterose depende de dominância direcional para sua ocorrência. Se alguns alelos são dominantes em uma direção (aumento do tamanho a uma dada idade, por exemplo) e outros são dominantes na direção oposta, ambos ocorrendo com a mesma freqüência, os seus efeitos se cancelam (se forem de mesma magnitude) e, apesar da existência de dominância nos locos individuais, nenhuma heterose seria observada nos produtos resultantes do cruzamento entre as populações paternas (JINKS, 1983). Entretanto, a ausência de heterose para uma determinada característica não deve ser interpretada como indicativa de ausência de dominância em locos individuais.

JINKS (1983), com base nos procedimentos desenvolvidos por MATHER e JINKS (1971), discute as equações para os componentes das médias fenotípicas das populações paternas, da geração  $F_1$  e da heterose para uma determinada característica.

Supondo que existam duas linhagens homocigotas ( $P_1$  e  $P_2$ ), diferentes em  $k$  locos ( $k = 1$  até infinito), cujas diferenças fenotípicas podem ser atribuídas aos efeitos aditivos ( $d$ ) e dominantes ( $h$ ) dos alelos nos  $k$  locos não ligados e aos efeitos aditivos do ambiente ( $e$ ), e que, para cada loco, as duas linhagens sejam homocigotas para os alelos alternativos, isto é, para o loco  $A$ ,  $a$ , por exemplo, a linhagem  $P_1$  seja  $AA$  e a linhagem  $P_2$  seja  $aa$ . Considerando, ainda, que a combinação  $AA$  contribua  $+d$  para a média fenotípica e que  $aa$  contribua  $-d$ , e que a linhagem com maior média fenotípica seja  $P_1$  (isto é,  $P_1 > P_2$ ), então a média fenotípica da linhagem  $P_1$ , homocigota para o alelo  $A$  em  $k-k'$  dos  $k$  locos e para o alelo  $a$  nos restantes  $k'$  locos, será:

$$\bar{P}_1 = m + \sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i, \text{ onde}$$

$$m = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) \quad \text{e} \quad \sum_{i=1}^k d_i > 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i.$$

A média fenotípica da linhagem  $P_2$ , homocigota para o alelo  $a$  em  $k-k'$  dos  $k$  locos e para o alelo  $A$  nos demais  $k'$  locos, então será dada por:

$$\bar{P}_2 = m - \sum_{i=1}^k d_i + 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i.$$

Das equações acima pode-se inferir duas situações diferentes. Primeiro, se os alelos de efeitos semelhantes estão associados nas duas linhagens, isto é, todos os alelos  $A$  em  $P_1$  e todos os alelos  $a$  em  $P_2$ , então  $k'$  será igual a zero. Neste caso, as médias fenotípicas de  $P_1$  e  $P_2$  mostrarão o efeito total das diferenças genéticas aditivas em todos

os  $k$  locos, que é igual a  $\sum_{i=1}^k d_i$ , e  $P_1$  e  $P_2$  serão, então, homocigotos extremos com respeito

às diferenças alélicas nos  $k$  locos. Por outro lado, se os alelos de efeitos semelhantes estão completamente dispersos, isto é,  $P_1$  e  $P_2$  tem os alelos  $A$  e  $a$  em frequências iguais

nos  $k$  locos, então  $\sum_{i=1}^k d_i = 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i$ . Nesse segundo caso, nenhum dos efeitos genéticos

aditivos nos  $k$  locos será mostrado como uma diferença entre as médias fenotípicas de  $P_1$  e  $P_2$  e ambas serão iguais a  $m$ .

Como a maioria das linhagens não é homocigota para todos os locos e para todos os alelos favoráveis (desfavoráveis) ao mesmo tempo, há um determinado grau de associação (ou dispersão) nos  $k$  locos para os quais as linhagens são diferentes. O grau de associação (ou dispersão) pode ser medido, segundo JINKS (1983), em uma escala de 0 (dispersão completa ou nenhuma associação) a 1 (associação completa) através de um coeficiente,  $r_d$ , definido como:

$$r_d = \frac{\sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i}{\sum_{i=1}^k d_i} \text{ ou, ainda,}$$

$$r_d \sum_{i=1}^k d_i = \sum_{i=1}^k d_i - 2 \sum_{i=1}^{k'} d_i = d.$$

Assim, as médias fenotípicas de  $P_1$  e  $P_2$  podem ser expressas da seguinte maneira:

$$\bar{P}_1 = m + r_d \sum_{i=1}^k d_i = m + d,$$

$$\bar{P}_2 = m - r_d \sum_{i=1}^k d_i = m - d.$$

Finalmente, a geração  $F_1$ , obtida a partir do cruzamento das linhagens  $P_1$  e  $P_2$ , será heterozigota para todos os  $k$  locos, não importando a maneira como os alelos estão distribuídos entre elas. Desde que cada loco contribui com um desvio de dominância ( $h$ ), a média fenotípica do  $F_1$  será:

$$\bar{F}_1 = m + \sum_{i=1}^k h_i = m + h.$$

Da mesma forma que na equação desenvolvida por FALCONER (1960), isto é,  $HF_1 = \sum_{i=1}^n dy_2 = \sum_{i=1}^n 2d p q F$ , a heterose será devida aos efeitos dominantes se, e somente se, a dominância for unidirecional. Em cada loco, tanto o alelo para aumento como o alelo para redução do valor fenotípico pode ser dominante. Portanto, os indivíduos da geração  $F_1$  mostrarão apenas o efeito líquido dos desvios de dominância. Caso contrário, a média fenotípica da geração  $F_1$  será igual à média das populações paternas, isto é,  $m = \frac{1}{2} (P_1 + P_2)$ .

Um modelo genético para avaliação dos efeitos aditivos e da dominância (modelo aditivo-dominante) foi descrito por CUNNINGHAM (1982). No caso de um grupo de indivíduos resultante do cruzamento de duas linhagens endogâmicas, o componente genético-aditivo do desempenho é proporcional à contribuição genética de cada linhagem. Na geração  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$ ), por exemplo, o valor genético-aditivo ( $a$ ) é igual a  $\frac{1}{2} (P_1 + P_2)$ .

O efeito da dominância, considerando um loco com dois alelos ( $A_1$  e  $A_2$ ) nas frequências  $p$  e  $q$ , pode ser explicado como segue. Primeiro, define-se a média genotípica determinada pelos demais locos gênicos como  $m$ ; em segundo lugar, atribui-se ao genótipo  $A_1A_1$  o valor  $m + a$ , ao genótipo  $A_2A_2$  o valor  $m - a$ , e ao genótipo  $A_1A_2$  (heterozigoto) o valor  $m + d$ , onde  $d$  é o grau de dominância. Terceiro, considere  $d$  como o desvio do valor do heterozigoto ( $A_1A_2$ ) em relação à média dos homozigotos ( $A_1A_1$  e  $A_2A_2$ ). A média genotípica ( $M$ ) é a média dos três valores genéticos, que pode ser obtida pela multiplicação dos valores genéticos pelas respectivas frequências dos genótipos e, finalmente, somando-se estes produtos, como mostrado abaixo:

Genótipos	Frequências (F)	Valores genéticos (VG)	F x VG
$A_1A_1$	$p^2$	$m + a$	$p^2 (m + a)$
$A_1A_2$	$2pq$	$m + d$	$2pq (m + d)$
$A_2A_2$	$q^2$	$m - a$	$q^2 (m - a)$

$$M = p^2 (m + a) + 2pq (m + d) + q^2 (m - a)$$

$$M = p^2 m + p^2 a + 2pqm + 2pqd + q^2 m - q^2 a$$

$$M = m (p^2 + 2pq + q^2) + a (p^2 - q^2) + 2pqd$$

mas, como  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$  (por definição), e ainda,  $(p^2 - q^2) = (p + q) (p - q) = (p - q)$  porque  $(p + q) = 1$  (por definição), então  $M = m + a (p - q) + 2pqd$ .

Os dois primeiros termos da equação anterior não são influenciados pelo aumento ou diminuição da heterozigose porque, na ausência de seleção, o aumento ou a diminuição do nível de heterozigose numa população não muda as frequências gênicas ( $p$  e  $q$ ) mas sim as proporções relativas de homozigotos e heterozigotos (frequências genotípicas). O terceiro termo da equação é o resultado da multiplicação da frequência de heterozigotos ( $2pq$ ) pelo grau de dominância ( $d$ ) entre os alelos do loco sob consideração. No caso de haver dominância (parcial ou completa), a média genotípica é então uma função linear da proporção de heterozigotos.

Quando não há forças seletivas atuando na população, as frequências gênicas estão em equilíbrio ( $p = q$ ) e o grau de dominância para o loco em questão é nulo, pode-se inferir facilmente que  $M = m$ , isto é, a média genotípica da população é igual à média determinada pelos efeitos dos demais locos gênicos.

Expandindo o modelo aditivo-dominante de um para  $N$  locos independentes, pode-se verificar que a média genotípica da população ( $M$ ) deve aumentar linearmente com o aumento da heterozigose. Esta expectativa teórica fundamenta-se no argumento

desenvolvido por FISHER (1931), que a evolução tende a ter como resultado a dominância dos genes favoráveis e, como conseqüência, a recessividade dos genes indesejáveis. O valor do heterozigoto pode ser modificado pelo efeito da seleção gênica (FISHER, 1931) ou, ainda, a evolução da dominância de genes favoráveis pode ser uma conseqüência da maneira pela qual as enzimas interagem nas diferentes vias metabólicas (WRIGHT, 1977; KACSER e BURNS, 1981). Essas proposições são confirmadas pelas evidências experimentais demonstrando que, na maioria das vezes, os mutantes desfavoráveis tendem a ser recessivos.

O modelo aditivo-dominante, ao nível de populações compostas de animais de raças puras e de mestiços, pode ser descrito como segue. A média fenotípica ( $\bar{P}$ ) de um grupo de animais mestiços, para uma característica não influenciada por efeitos maternos, pode ser representada pelo seguinte modelo:

$$\bar{P} = m + x_1A + x_2H + \epsilon, \text{ onde}$$

$m$  = média da população, incluindo os desempenhos das raças puras;

$A$  = diferença genético-aditiva entre as médias das raças puras (em geral,  $A = \bar{P}_2 - \bar{P}_1$ ) sendo  $P_1$  a raça local e  $P_2$  a raça exótica;

$H$  = heterose na primeira geração de cruzamento ( $F_1 = P_1 \times P_2$  e  $P_2 \times P_1$ );

$x_1$  = proporção de genes nos animais mestiços que é originária da raça  $P_2$  quando  $A = \bar{P}_2 - \bar{P}_1$ ;

$x_2$  = nível de heterozigose nos animais mestiços; e

$\epsilon$  = erro aleatório associado a cada observação do desempenho para a característica em questão.

Para a obtenção da estimativa da média do valor fenotípico de um grupo de animais mestiços, há necessidade de se conhecer quatro parâmetros:  $A$ ,  $H$ ,  $x_1$  e  $x_2$ . Os fatores de ponderação ( $x_1$  e  $x_2$ ) podem ser deduzidos a partir do sistema de cruzamentos, como mostrado mais adiante. Os valores de  $A$  e  $H$  devem ser obtidos a partir de observações feitas nas condições ambientais para as quais se pretende fazer recomendações sobre estratégias de utilização dos recursos genéticos. Além disso, os valores fenotípicos observados precisam ser corrigidos (ajustados) para as causas de variação de natureza ambiental, com o objetivo de aumentar a precisão das estimativas dos componentes genéticos da variação ( $A$  e  $H$ ).

Em um animal mestiço qualquer, a proporção de locos que contém um gene de uma raça paterna ( $P_1$ ) e outro gene da outra raça paterna ( $P_2$ ), isto é, a sua heterozigose ( $x_2$ ), pode ser calculada utilizando-se a seguinte equação (F.E. MADALENA, 1989, comunicação pessoal):

$$x_2 = u(1 - v) + v(1 - u)$$

onde  $u$  é a composição genética do pai em termos de uma das raças ( $P_1$  ou  $P_2$ ), e  $v$  é a composição genética da mãe para a mesma raça em que  $u$  foi expressa. Alguns exemplos ilustram a aplicação da equação. Definindo-se  $P_1$  como a base para expressar  $u$  e  $v$ , a heterozigose ( $x_2$ ) em animais  $F_1$  é igual a:  $x_2 = 1(1 - 0) + 0(1 - 1) = 1$  ou 100%; em animais mestiços  $\frac{5}{8} P_2 + \frac{3}{8} P_1$  filhos de pais  $P_2$  e mães  $\frac{3}{4} P_1 + \frac{1}{4} P_2$ ,  $x_2 = 0(1 - \frac{3}{4}) + \frac{3}{4}(1 - 0) = \frac{3}{4} = 0,75$  ou 75%, porque  $u = 0$  e  $v = \frac{3}{4}$ ; em animais bimestiços  $\frac{5}{8} P_2 + \frac{3}{8} P_1$ ,  $u = \frac{3}{8}$  e  $v = \frac{3}{8}$ , e  $x_2 = \frac{3}{8}(1 - \frac{3}{8}) + \frac{3}{8}(1 - \frac{3}{8}) = \frac{3}{8}(\frac{5}{8}) + \frac{3}{8}(\frac{5}{8}) = \frac{15}{64} + \frac{15}{64} = \frac{30}{64} = 0,4687$  ou 46,87%.

O uso do modelo aditivo-dominante, para descrever a média fenotípica de animais mestiços, pode ser exemplificado por meio da sua aplicação aos primeiros seis grupos genéticos que podem ser produzidos cruzando-se animais de duas raças puras ( $P_1$  e  $P_2$ ), ou seja,  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$  ou  $P_2 \times P_1$ ),  $F_2$  ( $F_1 \times F_1$ ),  $B_1$  ( $P_1 \times F_1$  ou  $F_1 \times P_1$ ),  $B_2$  ( $P_2 \times F_1$  ou  $F_1 \times P_2$ ),  $R_1$  ( $P_1 \times B_2$  ou  $B_2 \times P_1$ ), e  $R_2$  ( $P_2 \times B_1$  ou  $B_1 \times P_2$ ). Considerando ainda que o desempenho dos diferentes grupos genéticos é representado por  $\bar{P}_1$ ,  $\bar{P}_2$ ,  $\bar{F}_1$ ,  $\bar{F}_2$ ,  $\bar{B}_1$ ,  $\bar{B}_2$ ,  $\bar{R}_1$  e  $\bar{R}_2$ , respectivamente, então um modelo em termos de  $A$  e  $H$ , para cada grupo genético, é o seguinte:

$$\bar{P}_1 = m + \epsilon_1$$

$$\bar{P}_2 = m + A + \epsilon_2$$

$$\bar{F}_1 = m + \frac{1}{2} A + H + \epsilon_3$$

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} H + \epsilon_4$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{4} A + \frac{1}{2} H + \epsilon_5$$

$$\bar{B}_2 = m + \frac{3}{4} A + \frac{1}{2} H + \epsilon_6$$

$$\bar{R}_1 = m + \frac{3}{8} A + \frac{3}{4} H + \epsilon_7$$

$$\bar{R}_2 = m + \frac{5}{8} A + \frac{3}{4} H + \epsilon_8$$

Os termos  $\epsilon_1$  até  $\epsilon_8$  são os erros associados às observações de cada grupo genético, com variâncias  $\sigma^2/n_i$  (para  $i = 1 \dots 8$ ), onde  $n_i$  é o número de repetições no  $i$ ésimo grupo e  $\sigma^2$  é a variância entre os animais do grupo, suposta como sendo semelhante em todos os oito grupos.

As relações entre os valores esperados do desempenho de vários grupos genéticos, de acordo com o modelo aditivo-dominante, foram colocadas em um gráfico por CUNNINGHAM (1987), dando como resultado um desenho semelhante à elevação da parte frontal de um templo grego clássico; por isso, o autor denominou-o de Modelo do Templo Grego.

## 2.5.2. Sobredominância

CROW (1952) mostrou que a variância na aptidão de uma população, onde os genótipos AA, Aa e aa tem valores seletivos de 1, 1 e 1-s, respectivamente, é igual a su, isto é, o produto do coeficiente de seleção contra o recessivo pela taxa de mutação. Assim, a variância da aptidão de uma população, sob a hipótese de dominância dos fatores favoráveis para a heterose, depende muito da magnitude do coeficiente de seleção contra os genótipos homocigotos recessivos, uma vez que a taxa de mutação é pouco variável. Esta conclusão tem implicações importantes quando se considera a teoria da sobredominância e seus efeitos sobre a variância da população para características de adaptação.

A importância da sobredominância como causa da heterose pode ser detectada pelo estudo do grau de dominância, estimado pela proporção entre os componentes de variância dos efeitos aditivos e dominantes. COMSTOCK e ROBINSON (1952) apresentaram delineamentos experimentais para a obtenção de estimativas da média do grau de dominância dos genes que influenciam uma característica quantitativa.

A terminologia usada por COMSTOCK e ROBINSON (1952) é a seguinte:

$2u$  = diferença entre as médias dos dois genótipos homocigotos para a característica em questão; e

$au$  = desvio do efeito do genótipo heterocigoto em relação à média dos genótipos paternos.

Assim, se estas duas diferenças são estimadas como componentes de variância, então a média do grau de dominância ( $\bar{a}$ ) é dada por:

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{\Sigma a^2 u^2}{\Sigma u^2}}$$

Os valores numéricos de  $\bar{a}$  indicam o tipo de ação gênica, da seguinte forma:

$\bar{a} = 0$ , ausência de dominância;

$\bar{a} = 1$ , dominância completa;

$0 < \bar{a} < 1$  = dominância incompleta; e

$\bar{a} > 1$  = sobredominância.

As estimativas do grau de dominância podem ser inflacionadas pelos efeitos da ligação gênica. Esta situação é discutida por JINKS (1983) e pode ser minimizada pela utilização de contrastes entre os resultados da geração  $F_2$  e de uma população derivada da  $F_2$  após n gerações de acasalamento ao acaso.

Um aspecto biométrico muito importante da teoria da sobredominância é o efeito dos locos sobredominantes na variação da população, como demonstrado por

CROW (1952). Para um loco sobredominante, onde os valores seletivos dos genótipos AA, Aa e aa são 1-s, 1 e 1-s, a variância em aptidão da população é igual a  $\frac{s^2}{4}$ . Considerando a teoria da dominância, esta variância é dada por su, isto é, o produto do coeficiente de seleção contra o recessivo pela taxa de mutação. A proporção entre as variâncias, isto é,  $\frac{(s^2/4)}{su} = \frac{s}{4u}$ , significa que um loco sobredominante causa um efeito s/4u vezes maior na variância da aptidão da população do que um loco recessivo com a mesma desvantagem seletiva em ambos os casos. Portanto, se 4u for igual a  $10^{-5}$  e s for igual a 0,01, um loco sobredominante é equivalente a 1000 locos recessivos quanto ao efeito na variância da população. A importância de locos sobredominantes, com heterozigotos superiores em termos de adaptação, para o aumento da variância em populações naturais foi enfatizada por HALDANE (1949). Assim, com base no raciocínio desenvolvido por CROW (1952), pode-se concluir que não há necessidade de se ter uma proporção elevada de locos sobredominantes para que a sobredominância seja o fator mais importante na variância genética de uma população.

JINKS (1983) utiliza a proporção entre os componentes de variância de efeitos aditivos ( $D = \Sigma d_i^2$ ) e de dominância ( $H = \Sigma h_i^2$ ) para estimar a magnitude da sobredominância. Quando  $\sqrt{H/D} > 1$  então a sobredominância é tida como uma causa da heterose.

### 2.5.3. Epistasia

Em geral, a evidência da presença de interações gênicas não-alélicas, como causa da heterose, resulta da falha dos modelos que incluem os efeitos de dominância e de sobredominância para explicar as diferenças entre as médias fenotípicas das populações cruzadas e paternas. Há várias maneiras de se detectar esta falha, conforme discutido a seguir.

Uma das maneiras de se detectar a presença de epistasia baseia-se nos testes de escala de MATHER (1949). Estes testes dependem das relações simples que existem entre as médias das diferentes gerações de um sistema de cruzamento. Quando o modelo de dominância é satisfatório, então as seguintes relações não são estatisticamente diferentes de zero:

$$4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 = 0;$$

$$2\bar{B}_1 - \bar{F}_1 - \bar{P}_1 = 0;$$

$$2\bar{B}_2 - \bar{F}_1 - \bar{P}_2 = 0,$$

onde  $\bar{P}_1$  e  $\bar{P}_2$  são as médias fenotípicas para a característica em questão nas populações paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ),  $\bar{F}_1$  e  $\bar{F}_2$  são as médias fenotípicas das progênes cruzadas  $F_1$  e  $F_2$ , e  $\bar{B}_1$  e  $\bar{B}_2$  são as médias fenotípicas das retrocruzadas  $B_1$  ( $P_1 \times F_1$ ) e  $B_2$  ( $P_2 \times F_1$ ). Assim, a

presença de interações gênicas não-alélicas pode ser inferida a partir de testes estatísticos envolvendo os contrastes entre as médias fenotípicas. Se a diferença entre as médias for significativamente diferente de zero, então há contribuição da epistasia para a heterose, desde que as causas potenciais das falhas naquelas relações (efeitos maternos, efeitos ligados ao sexo e herança polissômica) tenham sido adequadamente eliminadas. Os efeitos maternos e ligados ao sexo podem ser detectados, sem confundimentos, através da criação de famílias recíprocas nas gerações anteriores de um determinado cruzamento (MATHER e JINKS, 1971; JINKS, 1983).

A presença de interações gênicas não-alélicas também pode ser detectada, e os seus efeitos também podem ser estimados, pela utilização de modelos que incorporem as suas respectivas contribuições para as médias fenotípicas, variâncias e covariâncias das várias gerações que são obtidas em cruzamentos. JINKS (1983) apresenta um modelo com as características dos três componentes necessários para definir todas as possíveis interações entre dois alelos em cada um de dois locos. Uma descrição resumida do modelo é apresentada a seguir.

Os componentes do modelo de JINKS (1983) são: a interação quando há homozigose em ambos os locos (i), a interação quando há homozigose em um loco e heterozigose no outro loco (j), e a interação quando há heterozigose em ambos os locos (l). Em termos de efeitos, i é a interação entre os efeitos aditivos dos dois locos, j é a interação entre o efeito aditivo de um loco e o efeito dominante de outro loco, e l é a interação entre os efeitos dominantes de ambos os locos. As contribuições de todas as interações possíveis entre qualquer número de pares de k locos, para a média das distribuições fenotípicas das populações paternas e cruzadas, são dadas por três componentes de interação, a saber:

$$i = r_i \sum_i^{k(k-1)/2}$$

$$j = r_j \sum_j^{k(k-1)}$$

$$l = \sum_l^{k(k-1)/2}$$

onde os coeficientes  $r_i$  e  $r_j$  são usados para medir os efeitos do grau de associação ou dispersão dos alelos entre os pares de locos nas linhagens paternas. Por exemplo, se  $P_1$  é AABB e  $P_2$  é aabb para todos os pares de locos, então  $r_i = 1$  e  $r_j = 1$ . Por outro lado, se todos os pares estão em dispersão ( $P_1$  é AAbb e  $P_2$  é aaBB), para todos os pares que interagem, então  $r_i = -1$  e  $r_j = 0$ .

As médias de todas as gerações derivadas de um cruzamento entre duas linhagens puras podem, então, ser expressas em termos dos efeitos aditivos (d), dominantes (h) e de interações aditiva x aditiva (i), aditiva x dominante (j) e dominante x dominante (l), desde que ponderadas pelas diferenças entre as frequências alélicas de  $P_1$  e  $P_2$  (x) e pela frequência dos heterozigotos (y) em cada geração. Portanto, as médias

fenotípicas para todas as gerações ( $\bar{G}$ ) podem ser estimadas pela seguinte equação (JINKS, 1983):

$$\bar{G} = m + x(d) + y(h) + x^2(i) + xy(j) + y^2(l).$$

Na equação acima, verifica-se que o coeficiente de  $i$  é igual ao quadrado do coeficiente de  $d$  porque  $i$  é o componente da interação entre os efeitos aditivos, isto é, aditiva x aditiva. O coeficiente da interação aditiva x dominante ( $j$ ) é, pela mesma razão, igual ao produto dos coeficientes dos efeitos aditivos ( $x$ ) e dominantes ( $y$ ); o mesmo raciocínio se aplica ao coeficiente da interação entre os efeitos dominantes dos pares de locos ( $l$ ). Dessa forma, as expectativas para as médias das populações paternas ( $\bar{P}_1$  e  $\bar{P}_2$ ) e da  $\bar{F}_1$ , sob o modelo de epistasia, são:

$$\bar{P}_1 = m + d + i$$

$$\bar{P}_2 = m - d + i$$

$$\bar{F}_1 = m + h + l$$

onde  $m = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)$  e  $h = \sum_{i=1}^k h_i$ .

De acordo com a terminologia de JINKS (1983), a heterose positiva ocorrerá quando  $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$ , de modo que  $(h + l - d - i)$  é positivo, e a heterose negativa ocorrerá quando  $\bar{F}_1 < \bar{P}_2$ , de modo que  $(h + l + d - i)$  é negativo.

Como o modelo de interações gênicas não-alélicas desenvolvido por JINKS (1983) tem seis componentes (isto é,  $m, d, h, i, j$  e  $l$ ) é necessário que haja a criação de pelo menos três grupos de animais contemporâneos, além das populações paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) e da  $F_1$ , para que seja possível a obtenção de estimativas de suas contribuições para a heterose. Os grupos de animais cruzados que podem ser obtidos mais facilmente são o  $F_2$  ( $F_1 \times F_1$ ) e as primeiras retrocruzadas  $B_1$  ( $P_1 \times F_1$ ) e  $B_2$  ( $P_2 \times F_1$ ). Considerando o modelo de epistasia, as médias fenotípicas para uma determinada característica dos três últimos grupos podem ser estimadas pelas seguintes equações:

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} (h) + \frac{1}{4} (l);$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{2} (d) + \frac{1}{2} (h) + \frac{1}{4} (i) + \frac{1}{4} (j) + \frac{1}{4} (l);$$

$$\bar{B}_2 = m - \frac{1}{2} (d) + \frac{1}{2} (h) + \frac{1}{4} (i) - \frac{1}{4} (j) + \frac{1}{4} (l).$$

As estimativas dos seis componentes do modelo de interações gênicas não-alélicas podem ser obtidas a partir das médias fenotípicas, observadas nas populações  $P_1, P_2, F_1, F_2, B_1$  e  $B_2$ , utilizando as fórmulas de JINKS e JONES (1958):

$$m = \frac{1}{2} \bar{P}_1 + \frac{1}{2} \bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2;$$

$$d = \frac{1}{2} \bar{P}_1 - \frac{1}{2} \bar{P}_2;$$

$$h = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - \frac{3}{2} \bar{P}_1 - \frac{3}{2} \bar{P}_2;$$

$$i = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2;$$

$$j = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - 2\bar{B}_2 + \bar{P}_2;$$

$$l = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2.$$

Nas equações anteriores, nota-se que a soma dos coeficientes das médias fenotípicas é sempre igual a zero para os componentes d, h, i, j e l; para o componente m a soma dos coeficientes é igual a 1.

Do mesmo modo, as variâncias dos componentes do modelo podem ser obtidas a partir das variâncias das populações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  e  $B_2$ . As variâncias das populações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  e  $B_2$  são estimadas dentro de famílias, ou seja, a variância de  $P_1$  ( $VP_1$ ), por exemplo, é dada por:

$$VP_1 = \left[ \sum_{i=1}^n G_i^2 - \left( \frac{\sum_{i=1}^n G_i}{n} \right)^2 \right] / (n-1),$$

onde  $G_i$  é o valor genotípico de cada um dos  $n$  indivíduos da população  $P_1$ . Simbolizando a variância como  $V$ , tem-se:

$$V_m = \frac{1}{4} VP_1 + \frac{1}{4} VP_2 + 16VF_2 + 4VB_1 + 4VB_2;$$

$$V_d = \frac{1}{4} VP_1 + \frac{1}{4} VP_2;$$

$$V_h = 36VB_1 + 36VB_2 + 64VF_2 + VF_1 + \frac{9}{4} VP_1 + \frac{9}{4} VP_2;$$

$$V_i = 4VB_1 + 4VB_2 + 16VF_2;$$

$$V_j = 4VB_1 + VP_1 + 4VB_2 + VP_2;$$

$$V_l = VP_1 + VP_2 + 4VF_1 + 16VF_2 + 16VB_1 + 16VB_2.$$

O desvio padrão de cada estimativa é igual à raiz quadrada da respectiva variância. A significância das estimativas pode ser obtida a partir dos testes de t (de Student). Por exemplo,  $t = \frac{j}{\sqrt{V_j}}$  com um número de graus de liberdade igual à soma dos

graus de liberdade das quatro variâncias que entraram na estimativa de  $V_j$ , pode ser usado para testar a significância do efeito da interação aditiva x dominante sobre a heterose observada nas populações cruzadas. Assim, os testes de t são diretos para verificar a presença de interações significativas dos três tipos.

Os efeitos dos diferentes tipos de interação também podem ser comparados através de contrastes lineares entre as estimativas de d, h, i, j e l. O objetivo da análise, nesse caso, é determinar a importância de cada efeito nas médias fenotípicas das diferentes populações obtidas através de cruzamentos entre as linhagens  $P_1$  e  $P_2$ .

Com base nos conceitos desenvolvidos por DICKERSON (1969) para os efeitos das interações gênicas não-alélicas em sistemas de cruzamento, CUNNINGHAM & CONNOLLY (1989) definiram o efeito epistático da interação aditiva x aditiva (E) como o valor esperado da seguinte equação:

$$E = \bar{F}_2 - \left( \frac{1}{4} \bar{P}_1 + \frac{1}{4} \bar{P}_2 + \frac{1}{2} \bar{F}_1 \right),$$

ou seja, o desvio da média da geração  $F_2$  em relação à média dos pais ( $P_1$  e  $P_2$ ) e da geração  $F_1$ . As médias fenotípicas do  $F_2$  e dos retrocruzamentos ( $B_1$  e  $B_2$ ), de acordo com o modelo aditivo-dominante com efeitos epistáticos (E), são dadas por:

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} H + E + \epsilon_4;$$

$$\bar{B}_1 = m + \frac{1}{4} A + \frac{1}{2} H + \frac{1}{2} E + \epsilon_5;$$

$$B_2 = m + \frac{3}{4} A + \frac{1}{2} H + \frac{1}{2} E + \epsilon_6.$$

WILLHAM e POLLAK (1985) definiram a heterose na geração  $F_1$ , de acordo com um modelo para dois locos com dois alelos cada, da seguinte forma:

$$HF_1 = \bar{F}_1 - \bar{P} = Y_{AdA}^2 + Y_{BdB}^2 - Y_{AYBaAB}$$

onde Y = diferença entre as frequências gênicas das raças paternas para o loco i (i = A,B); d = desvio de dominância no loco i; a = efeito da interação aditiva x aditiva. O último termo da equação ocorre porque, segundo WILLHAM e POLLACK (1985), na média da  $F_1$  há uma frequência mais baixa das combinações gaméticas paternas desejáveis do que na média das populações paternas. A heterose, como uma interação gênica não-alélica, contém o termo da interação aditiva x aditiva apenas. Se este efeito for positivo, a heterose observada no  $F_1$  seria menor que a esperada sem epistasia.

Considerando a geração  $F_2$  como base ( $p = q = 0,5$ ) e definindo  $a$  = média do efeito de uma substituição gênica,  $d$  = desvio de dominância em relação à média dos homozigotos e  $y$  = diferença entre as frequências gênicas das raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ), as médias fenotípicas para uma determinada característica são dadas por (WILLHAM e POLLAK, 1985):

$$\bar{P}_1 = \bar{F}_2 + y(a) - y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{P}_2 = \bar{F}_2 - y(a) - y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{F}_1 = \bar{F}_2 + y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{F}_2 = \bar{F}_2 \text{ (por definição);}$$

$$\bar{B}_1 = \bar{F}_2 + y\left(\frac{a}{2}\right);$$

$$\bar{B}_2 = \bar{F}_2 - y\left(\frac{a}{2}\right).$$

Supondo que  $P_1$  seja a raça paterna com a frequência gênica mais desejável, isto é,  $y$  maior que na raça  $P_2$ , então as diferenças entre as médias podem ser úteis na definição do que poderá ocorrer quando da substituição de  $P_2$  por  $P_1$ , do cruzamento  $P_1 \times P_2$  ou  $P_2 \times P_1$ , do retrocruzamento  $P_1 \times (P_1 \times P_2)$  ou  $P_2 (P_1 \times P_2)$ , e da produção de uma nova raça com base no cruzamento  $P_1 \times P_2$ . As diferenças entre as médias fenotípicas obtidas de acordo com as equações acima são dadas por:

$$\bar{P}_1 - \bar{P}_2 = 2y(a);$$

$$\bar{F}_1 - \bar{P} = y^2(d), \text{ sendo } \bar{P} = \bar{F}_2 - y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{B}_1 - \bar{P}_1 = -y\left(\frac{a}{2}\right) + y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{B}_2 - \bar{P}_2 = -y\left(\frac{a}{2}\right) + y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{F}_2 - \bar{F}_1 = -y^2\left(\frac{d}{2}\right);$$

$$\bar{F}_2 - \bar{P} = y^2\left(\frac{d}{2}\right)$$

$$\bar{B}_2 - \bar{P}_1 = -y\left(\frac{3a}{2}\right) + y^2\left(\frac{d}{2}\right).$$

Várias inferências podem ser feitas com base nas diferenças entre as médias. Se, por exemplo, a dominância for completa (isto é,  $d = a$ ) e as raças paternas  $P_1$  e  $P_2$  forem homocigotas para os alelos  $A$  e  $a$  respectivamente (isto é,  $y = 1$ ), então as diferenças entre as médias reduzem-se a:

$$\bar{P}_1 - \bar{P}_2 = 2a;$$

$$\bar{F}_1 - \bar{P} = a;$$

$$\bar{B}_1 - \bar{P}_1 = 0;$$

$$\bar{B}_2 - \bar{P}_2 = a;$$

$$\bar{F}_2 - \bar{F}_1 = \frac{-a}{2};$$

$$\bar{F}_2 - \bar{P} = \frac{a}{2};$$

$$\bar{B}_2 - \bar{P}_1 = -a,$$

onde  $a$  é o valor genotípico do homocigoto dominante expresso como desvio da média de ambas as raças paternas. Outras situações podem ser analisadas seguindo o mesmo raciocínio. No exemplo considerado acima, a substituição da raça  $P_2$  pode ser feita por qualquer um dos outros grupos genéticos.

A utilização de parâmetros para descrever o valor genotípico de um animal, para uma característica, em termos dos efeitos aditivos dos genes ( $A$ ), efeitos de dominância ( $D$ ), efeitos de interação aditiva x aditiva ( $AA$ ) e todos os outros efeitos de combinações epistáticas, também pode ser estendida para quantificar os desempenhos de populações puras e cruzadas. HILL (1982), considerando a geração  $F_2$  como a população base e com frequências gênicas de 0,5 para cada um dos alelos, estabeleceu os coeficientes dos contrastes para descrever a heterose em termos de efeitos aditivos, dominantes e epistáticos, isto é, efeitos compostos. Cada efeito simples é definido como a somatória do produto das frequências genotípicas ( $G_{ij}$ , onde  $i = A, a$  e  $j = B, b$ ), dos coeficientes dos contrastes ( $C_{ij}$ ) em um modelo de dois locos ( $i$  e  $j$ ), cada um com frequências gênicas de 0,5, e dos valores genotípicos ( $Y_{ij}$ ) de cada um dos genótipos considerados, ou seja,  $\sum_i \sum_j G_{ij} C_{ij} Y_{ij}$ . Os efeitos compostos são definidos em termos da

somatória dos respectivos efeitos simples. Os genótipos, as frequências genotípicas ( $G_{ij}$ ), os valores genotípicos ( $Y_{ij}$ ) e os coeficientes ( $C_{ij}$ ) dos contrastes entre os efeitos incluídos no modelo de dominância e epistasia, proposto por HILL (1982), são mostrados na Tabela I. Todos os parâmetros são referentes à geração  $F_2$  e para dois locos ( $i$  e  $j$ ) não ligados, com frequências gênicas de 0,5 para cada um dos alelos ( $A, a$  e  $B, b$ ) em cada loco. Segundo HILL (1982), a geração  $F_2$  é adequada a este tipo de modelo porque os seus genótipos estão nas proporções de equilíbrio de Hardy-Weinberg e podem ser mantidos em uma população sintética com acasalamentos entre os animais cruzados.

**Tabela I - Parâmetros do modelo de dominância e epistasia para a heterose: genótipos, frequências genotípicas ( $G_{ij}$ ), valores genotípicos ( $Y_{ij}$ ) e coeficientes ( $C_{ij}$ ) dos contrastes para os efeitos simples aditivos ( $a_A$  e  $a_B$ ), dominantes ( $d_A$  e  $d_B$ ) e das interações aditiva x aditiva ( $aa_{AB}$ ), aditiva x dominante ( $ad_{AB}$ ), dominante x aditiva ( $da_{AB}$ ) e dominante x dominante ( $dd_{AB}$ ).**

Genótipos	$G_{ij}$	$Y_{ij}$		Coeficientes dos efeitos simples ( $C_{ij}$ )							
		A	B	$a_A$	$a_B$	$d_A$	$d_B$	$aa_{AB}$	$ad_{AB}$	$da_{AB}$	$dd_{AB}$
AABB	1	a	a	1	1	-1	-1	1	-1	-1	1
AABb	2	a	d	1	0	-1	1	0	1	0	-1
AAbb	1	a	-a	1	-1	-1	-1	-1	-1	1	1
AaBB	2	d	a	0	1	1	-1	0	0	1	-1
AaBb	4	d	d	0	0	1	1	0	0	0	1
Aabb	2	d	-a	0	-1	1	-1	0	0	-1	-1
aaBB	1	-a	a	-1	1	-1	-1	-1	1	-1	1
aaBb	2	-a	d	-1	0	-1	1	0	-1	0	-1
aabb	1	-a	-a	-1	-1	-1	-1	1	1	1	1

Fonte: Adaptado de HILL (1982).

Os coeficientes dos contrastes para os efeitos simples das interações são obtidos pela multiplicação dos coeficientes dos efeitos aditivos e/ou dominantes envolvidos na interação. Os efeitos compostos, obtidos pela somatória dos efeitos simples, são os seguintes:

Aditivos (A)	$A = 2a_A + 2a_B$
Dominantes (D)	$D = d_A + d_B$
Aditivo x Aditivo (AA)	$AA = 4aa_{AB}$
Aditivo x Dominante (AD)	$AD = 2ad_{AB} + 2da_{AB}$
Dominante x Dominante (DD)	$DD = dd_{AB}$

Os efeitos compostos, juntamente com os coeficientes dos contrastes mostrados na Tabela I, podem ser usados para obter estimativas das médias fenotípicas para qualquer população (pura ou cruzada), expressas em termos daquela obtida na geração  $F_2$ . Assim, se  $P_1$  é homocigota AABB e  $P_2$  é aabb, por exemplo, a média de  $P_1$  é dada por:  $\bar{P}_1 = \mu + A - D + AA - AD + DD$ , onde  $\mu$  = média geral e A, D, AA, AD e DD são os efeitos compostos já definidos anteriormente. Da mesma forma, a média de  $P_2$  é dada por:  $\bar{P}_2 = \mu - A - D + AA + AD + DD$ . Os coeficientes dos efeitos compostos, definidos em relação à geração  $F_2$ , são apresentados na Tabela II. As diferenças entre

as médias das populações são apresentadas na Tabela III, com base nos coeficientes dos efeitos compostos mostrados na Tabela II. O objetivo desses contrastes é indicar as causas prováveis para as diferenças de desempenho entre as várias populações, em relação à geração F<sub>2</sub>.

**Tabela II - Coeficientes dos contrastes entre os efeitos compostos aditivos (A), dominantes (D) e de interações (AA, AD e DD) em diferentes populações puras (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>) e cruzadas (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, R<sub>1</sub> e R<sub>2</sub>)**

Populações	$\mu$	A	D	AA	AD	DD
<b>Raças Paternas:</b>						
P <sub>1</sub> (AABB)	1	1	-1	1	-1	1
P <sub>2</sub> (aabb)	1	-1	-1	1	1	1
$\bar{P} = \frac{1}{2} (P_1 + P_2)$	1	0	-1	1	0	1
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> e P <sub>2</sub> x P <sub>1</sub> )	1	0	1	0	0	1
F <sub>2</sub> (F <sub>1</sub> x F <sub>1</sub> )	0	0	0	0	0	0
<b>Retrocruzadas:</b>						
B <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x F <sub>1</sub> )	1	1/2	0	1/4	0	0
B <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> x F <sub>1</sub> )	1	-1/2	0	1/4	0	0
$\bar{B} = \frac{1}{2} (B_1 + B_2)$	1	0	0	1/4	0	0
<b>Cruzamento rotacionado:</b>						
R <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x B <sub>2</sub> )	1	1/3	1/3	1/9	1/9	1/9
R <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> x B <sub>1</sub> )	1	-1/3	1/3	1/9	-1/9	1/9
$\bar{R} = \frac{1}{2} (R_1 + R_2)$	1	0	1/3	1/9	0	1/9

As diferenças entre as populações para uma característica são sumarizadas a seguir quanto aos aspectos mais importantes do modelo de dominância e epistasia desenvolvido por HILL (1982). Em relação à média das raças paternas ( $\bar{P}$ ), os efeitos de dominância (D) são favoráveis ao F<sub>1</sub> (Tabela III). Entretanto, a interação entre efeitos aditivos (AA), bem como as interações envolvendo coeficientes pares de A (isto é, AAAA, AAAAAA, etc), são favoráveis à média dos pais ( $\bar{P}$ ). A população F<sub>1</sub> difere de F<sub>2</sub> pelos efeitos favoráveis da dominância (D) e das interações envolvendo apenas os efeitos dominantes (DD). O contraste entre as médias da geração F<sub>2</sub> e de ambas as raças paternas ( $\bar{P}$ ) mostra que os efeitos dominantes são favoráveis ao F<sub>2</sub>, mas os efeitos das interações aditivas (AA) e dominantes (DD) são favoráveis às raças paternas.

Assim, um desempenho pobre da  $F_2$ , relativo ao previsto a partir das médias dos pais e do  $F_1$  com base no modelo de dominância, pode ser devido ao efeito conjunto das interações AA e DD. Isto depende, como pode ser visto na Tabela III, da magnitude dos efeitos da dominância e das interações; nesse caso, basta notar que os coeficientes são iguais em magnitude, mas de sinal negativo para as interações.

**Tabela III - Diferenças entre médias de populações puras ( $P_1$  e  $P_2$ ) e cruzadas ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $R_1$  e  $R_2$ ) de acordo com efeitos aditivos (A), dominantes (D) e de interações (AA, AD e DD).**

Contraste	$\mu$	A	D	AA	AD	DD
$\bar{F}_1 - \bar{P}_1$	0	-1	2	-1	1	0
$\bar{F}_1 - \bar{P}_2$	0	1	2	-1	-1	0
$\bar{F}_1 - \bar{P}$	0	0	2	-1	0	0
$\bar{F}_1 - \bar{F}_2$	0	0	1	0	0	1
$\bar{F}_1 - \bar{B}$	0	0	1	-1/4	0	1
$\bar{F}_1 - \bar{R}$	0	0	2/3	-1/9	0	8/9
$\bar{F}_2 - \bar{P}$	0	0	1	-1	0	-1
$\bar{F}_2 - \bar{B}$	0	0	0	-1/4	0	0
$\bar{F}_2 - \bar{R}$	0	0	-1/3	-1/9	0	-1/9
$\bar{B} - \bar{P}$	0	0	1	-3/4	0	-1
$\bar{B} - \bar{R}$	0	0	-1/3	5/36	0	-1/9
$\bar{R} - \bar{P}$	0	0	4/3	-8/9	0	-8/9

Um outro contraste de interesse para a utilização de sistemas de cruzamento é aquele entre a  $F_2$  e a média dos produtos de retrocruzamento ( $\bar{B}$ ). Apesar de haver a mesma quantidade de heterozigose em ambos os grupos (50%), em geral a geração  $F_2$  tem sido inferior à média dos retrocruzas (WRIGHT, 1977). Esta inferioridade dos produtos da geração  $F_2$  pode ser devida às interações AA e de ordens mais altas, com coeficientes pares de A se mais de dois locos são considerados (Tabela III).

Da mesma forma, qualquer inferioridade no desempenho de uma nova raça derivada de duas raças, em relação àquele esperado a partir das médias do  $F_1$  e dos pais ( $\bar{P}$ ), pode ser devida às interações AA e DD (Tabela III). Em relação à raça derivada, estas interações são favoráveis à média dos pais (AA e DD), ao  $F_1$  (DD), à média dos retrocruzas (AA) e à média dos produtos resultantes de cruzamento rotacionado ( $\bar{R}$ ) das duas raças (AA e DD). Além disso, os efeitos de dominância (D) são favoráveis à média dos produtos resultantes de cruzamento rotacionado de duas raças. Finalmente,

os efeitos de dominância só são favoráveis ao  $F_2$  quando o contraste é feito com a média dos pais ( $\bar{P}$ ). Portanto, se as interações AA e DD forem mais importantes que os efeitos de dominância na sua influência sobre o desempenho das novas raças, então uma redução no desempenho seria esperada nas gerações secundárias.

Os aspectos quantitativos da heterose devida à epistasia paterna e à epistasia do  $F_1$  (SHERIDAN, 1981), bem como aqueles referentes à heterozigose propriamente dita (WRIGHT, 1922; CARMON *et al.*, 1956; MCGLOUGHLIN, 1980), serão discutidos como parte do tópico sobre heterose residual.

#### 2.5.4. Efeitos maternos

As características influenciadas por efeitos maternos são aquelas em que o fenótipo do indivíduo é o resultado do seu genótipo, do ambiente e de um componente adicional. Este componente é a habilidade materna da mãe do indivíduo. Considerando o valor genotípico do indivíduo, uma característica influenciada por efeitos maternos pode ser considerada como sendo uma função de dois conjuntos de efeitos: diretos e maternos. Ambos os tipos de efeitos podem ser influenciados pelo vigor híbrido. Pela natureza biológica dos componentes, eles pertencem a gerações diferentes de animais (FALCONER, 1981), ou seja, um efeito é defasado do outro por uma geração. Isto faz com que os modelos sejam adaptados para a análise dos efeitos maternos sobre a heterose. Entretanto, cada componente segue o padrão geral da heterose nas gerações  $F_1$  e secundárias.

A heterose para características influenciadas por efeitos maternos aparece, então, em duas etapas. A heterose observada na geração  $F_1$  é devida ao componente dos efeitos diretos, uma vez que os efeitos maternos estão no mesmo nível da raça pura utilizada como linhagem materna. Na geração  $F_2$ , a heterose para os efeitos diretos é reduzida à metade, enquanto que os efeitos maternos se expressam completamente porque as mães são cruzadas e pertencem à geração  $F_1$ . Uma vez que a heterose do componente materno, considerando a teoria da dominância, é reduzida à metade nas mães da geração  $F_2$  e aquela do componente direto permanece constante nas gerações secundárias ( $F_2$  em diante), os animais da geração  $F_2$  podem ter níveis mais elevados de desempenho para características influenciadas por efeitos maternos que os animais das gerações  $F_1$ ,  $F_3$  e subsequentes, estas últimas resultantes de acasalamento ao acaso entre animais cruzados, isto é, sem seleção. Esta expectativa, no caso dos produtos da geração  $F_1$ , depende da importância relativa dos componentes da heterose materna ( $h_m$ ) e da heterose individual ( $h_i$ ). Se o componente da heterose materna for metade do componente da heterose individual, então o contraste entre as médias fenotípicas das gerações  $F_1$  e  $F_2$  provavelmente não será significativamente diferente de zero.

MATHER e JINKS (1971) conceituaram efeito materno como o efeito das fêmeas utilizadas como mães sobre a média fenotípica das suas progênes, acima daquele atribuído aos genes cromossômicos. Assim, o efeito materno é resultante da diferença entre as médias fenotípicas das progênes recíprocas, isto é, a média fenotípica das progênes resultantes do cruzamento  $P_1 \times P_2$  (onde  $P_1$  é a raça paterna e  $P_2$  é a raça materna) é diferente da média fenotípica das progênes resultantes do cruzamento  $P_2 \times P_1$ . JINKS (1983), considerando o efeito materno das mães  $P_1$  como  $dm$  e o das mães  $P_2$  como  $-dm$ , estabeleceu as seguintes expressões para as médias fenotípicas de vários grupos genéticos quando não há interações gênicas não-alélicas:

$$\bar{P}_1 = m + d + dm;$$

$$\bar{P}_2 = m - d - dm;$$

$$\bar{F}_1 = m + h + dm \text{ (mães } P_1\text{)};$$

$$\bar{F}_1 = m + h - dm \text{ (mães } P_2\text{)}.$$

Se as raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) diferem quanto às suas contribuições maternas para as suas respectivas progênes, então o componente  $dm$  será diferente de zero. Isto é evidenciado pela diferença entre as médias fenotípicas dos  $F_1$  recíprocos ( $P_1 \times P_2$  e  $P_2 \times P_1$ ), onde a primeira é a raça dos pais e a segunda é a raça das mães.

O efeito materno das fêmeas  $F_1$  sobre as suas progênes é simbolizado por  $hm$  por JINKS (1983). Assim, a média fenotípica das progênes  $F_2$  resultantes de cruzamento entre os dois  $F_1$  recíprocos pode ser dada pela equação:

$$\bar{F}_2 = m + \frac{1}{2}(h) + hm$$

onde:

$$m = \frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)$$

$$h = \bar{F}_1 - \frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2) = \bar{F}_1 - m$$

$$hm = (\bar{F}_2 - \bar{F}_1) + \frac{1}{2}h, \text{ porque a diferença entre as médias fenotípicas das gerações}$$

$F_2$  e  $F_1$  é igual a  $hm - \frac{1}{2}h$ .

As conseqüências da inclusão de efeitos maternos no modelo de dominância para caracterizar e analisar a heterose são várias, mas duas devem ser destacadas nesta oportunidade. A primeira conseqüência é a possibilidade de haver diferença na magnitude da heterose de acordo com qual das raças paternas é utilizada como linha materna para produção do  $F_1$ . Em segundo lugar, se o  $F_1$  é superior a  $P_1$  ou  $P_2$  como linha materna, então há heterose para o efeito materno do  $F_1$ , quando as fêmeas  $F_1$  são utilizadas como mães da geração  $F_2$ . Em ambos os casos, é possível que o  $F_2$  mostre mais heterose que o  $F_1$ . No caso de heterose positiva, a média fenotípica do  $F_1$  é maior que a da raça  $P_1$  ( $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$ ) de modo que a soma das diferenças dos efeitos aditivos (d), dominantes (h) e das interações aditiva x aditiva (i) e dominante x dominante (l) é positiva. No caso de heterose negativa, quando  $\bar{F}_1 < \bar{P}_2$ , a soma das diferenças dos efeitos é negativa, isto é,  $(h + l + d - i)$  é negativa. Ambos os tipos de heterose podem ser considerados para ilustrar as conseqüências dos efeitos maternos quanto à possibilidade de superioridade dos animais da geração  $F_2$ .

No caso da heterose positiva, de acordo com JINKS (1983), a heterose esperada (H) nas gerações  $F_1$  e  $F_2$  é dada pelas equações:

$$HF_1 = h - d \text{ (mães } P_1\text{)};$$

$$HF_1 = h - d - 2dm \text{ (mães } P_2\text{)};$$

$$\bar{H}F_1 = h - d - dm;$$

$$\bar{H}F_2 = \frac{1}{2} h + hm - d - dm = \bar{F}_2 - \bar{P}_1.$$

Portanto, a diferença da heterose entre as médias fenotípicas das gerações  $F_1$  e  $F_2$  é igual a:

$$\bar{H}F_1 - \bar{H}F_2 = (h - d - dm) - \left(\frac{1}{2} h + hm - d - dm\right);$$

$$\bar{H}F_1 - \bar{H}F_2 = h - d - dm - \frac{1}{2} h - hm + d + dm;$$

$$\bar{H}F_1 - \bar{H}F_2 = \frac{1}{2} h - hm.$$

Mas, como a condição a ser avaliada é que a geração  $F_2$  pode ser superior à geração  $F_1$ , devido a uma maior heterose, então a diferença entre  $F_2$  e  $F_1$  é a que interessa. Deste modo, tem-se que:

$$\bar{HF}_2 - \bar{HF}_1 = \left(\frac{1}{2} h + hm - d - dm\right) - (h - d - dm);$$

$$\bar{HF}_2 - \bar{HF}_1 = \frac{1}{2} h + hm - d - dm - h + d + dm;$$

$$\bar{HF}_2 - \bar{HF}_1 = \frac{1}{2} h + hm - h;$$

$$\bar{HF}_2 - \bar{HF}_1 = hm - \frac{1}{2} h.$$

Finalmente, quando  $(hm - \frac{1}{2} h)$  for positivo os animais da geração  $F_2$  terão mais efeitos heteróticos que a média da geração  $F_1$ . Isto comprova as duas conseqüências; somente quando a heterose materna ( $h_m$ ) for menor que a metade da heterose individual ( $h_i$ ) é que os animais da geração  $F_1$  serão superiores aos da geração  $F_2$  para uma característica influenciada por efeitos maternos.

No caso da heterose negativa, seguindo o mesmo raciocínio de JINKS (1983) para a heterose positiva, a heterose esperada ( $H'$ ) nas gerações  $F_1$  e  $F_2$  pode ser estimada pelas seguintes equações:

$$H'F_1 = \bar{F}_1 - \bar{P}_2 \text{ (as mães do } F_1 \text{ são } P_1\text{);}$$

$$H'F_1 = (m + h + dm) - (m - d - dm);$$

$$H'F_1 = h + d + 2dm;$$

$$H'F_1 = \bar{F}_1 - \bar{P}_2 \text{ (as mães do } F_1 \text{ são } P_2\text{);}$$

$$H'F_1 = (m + h - dm) - (m - d - dm);$$

$$H'F_1 = h + d;$$

$$H'F_2 = \bar{F}_2 - \bar{P}_2;$$

$$H'F_2 = \left(m + \frac{1}{2} h + hm\right) - (m - d - dm);$$

$$H'F_2 = \frac{1}{2} h + hm + d + dm.$$

Portanto, a diferença da heterose entre as gerações  $F_2$  e  $F_1$  é igual a:

$$HF_2 - HF_1 = \left(\frac{1}{2} h + hm + d + dm\right) - (h + d + dm);$$

$$HF_2 - HF_1 = hm - \frac{1}{2} h.$$

Dessa forma, tanto no caso de heterose positiva ( $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$ ) quanto na heterose negativa ( $\bar{F}_1 < \bar{P}_2$ ), a diferença heterótica entre as gerações  $F_2$  e  $F_1$ , para características influenciadas por efeitos maternos ( $dm$ ), é igual a  $(hm - \frac{1}{2} h)$ . Assim, os animais da geração  $F_2$  podem ser superiores aos da geração  $F_1$  se a heterose materna for maior que a metade da heterose individual, no caso da heterose ser resultante da dominância de fatores favoráveis para efeitos diretos e maternos.

A comparação das médias fenotípicas de cruzamentos recíprocos é a maneira mais prática para detectar e quantificar os efeitos maternos. A determinação da sua contribuição para a heterose pode então ser analisada através de modelos de regressão (em geral, quadrados mínimos ponderados), seguidos de teste de adequação do ajuste das constantes estimadas.

Na ausência de interação entre o genótipo da progênie e efeito materno, a análise da causa da heterose pode ser feita pela obtenção de estimativas dos parâmetros  $D$  e  $H$  de MATHER e JINKS (1971). Estes parâmetros podem ser estimados a partir das variâncias das gerações primárias e da geração  $F_2$ , desde que  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$  sejam usados como raças maternas.

CUNNINGHAM e CONNOLLY (1989), com base no desenvolvimento do modelo aditivo-dominante, descreveram as equações necessárias para avaliar o desempenho de vários grupos genéticos em termos de efeitos aditivos ( $A$ ), heterose individual ( $H$ ), efeitos maternos ( $M$ ) e heterose materna ( $HM$ ). De acordo com o modelo aditivo-dominante com efeitos maternos, a média fenotípica ( $\bar{P}$ ) de um grupo de animais mestiços, para uma característica influenciada por efeitos maternos, pode ser representada pelo seguinte modelo:

$$\bar{P} = m + x_1A + x_2H + x_3M + x_4HM + \epsilon, \text{ onde}$$

$m$  = média da população;

$A$  = diferença genético-aditiva ( $A = \bar{P}_2 - \bar{P}_1$ );

$H$  = heterose na geração  $F_1$ ;

$M$  = efeito materno da raça  $P_1$ ;

$HM$  = heterose materna;

$x_1$  = proporção de genes nos animais mestiços que é proveniente da raça  $P_2$ ;

$x_2$  = nível de heterozigose nos animais mestiços;

$x_3$  = proporção de genes nas mães mestiças que é originária da raça  $P_1$ ;

$x_4$  = nível de heterozigose individual nas mães mestiças; e  
 $\epsilon$  = erro aleatório associado a cada observação do desempenho para a característica em questão.

Definindo-se  $A = \bar{P}_2 - \bar{P}_1$ ,  $H = \bar{F}_1 - \frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)$  e  $M = \bar{P}_1 - \bar{P}_2$  (se forem usadas ambas as raças como mães de animais  $F_1$ ) ou  $M = \bar{P}_1 - m$  (se apenas a raça  $P_1$  for usada como linha materna), a média fenotípica dos vários grupos genéticos pode ser representada pelas seguintes equações:

$$\bar{P}_1 = m + M + \epsilon_1;$$

$$\bar{P}_2 = m + A + \epsilon_2;$$

$$\bar{F}_1 = P_1 \times P_2 = m + \frac{1}{2}A + H + \epsilon_3;$$

$$\bar{F}_1' = P_2 \times P_1 = m + \frac{1}{2}A + H + M + \epsilon_4;$$

$$\bar{B}_1 = P_1 \times F_1 = m + \frac{1}{4}A + \frac{1}{2}H + \frac{1}{2}M + HM + \epsilon_5;$$

$$\bar{B}_1' = F_1 \times P_1 = m + \frac{1}{4}A + \frac{1}{2}H + M + \epsilon_6;$$

$$\bar{B}_2 = P_2 \times F_1 = m + \frac{3}{4}A + \frac{1}{2}H + \frac{1}{2}M + HM + \epsilon_7;$$

$$\bar{B}_2' = F_1 \times P_2 = m + \frac{3}{4}A + \frac{1}{2}H + \epsilon_8;$$

$$\bar{F}_2 = F_1 \times F_1 = m + \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}H + \frac{1}{2}M + HM + \epsilon_9.$$

### 2.5.5. Interação genótipo x ambiente

A presença de interação genótipo x ambiente parece ser a regra em sistemas de cruzamento e não a exceção (BARLOW, 1981; CUNNINGHAM, 1981; HETZEL, 1984). Existe interação genótipo x ambiente quando uma diferença específica entre duas condições de ambiente não tem o mesmo efeito sobre genótipos diferentes (FALCONER, 1989). Se a heterose é um dos componentes da média fenotípica, então a interação genótipo (heterose) x ambiente também pode ter influência na avaliação quantitativa dos efeitos da heterose.

A interação genótipo x ambiente pode afetar a heterose de duas maneiras (JINKS, 1983). Primeiro, se os genótipos respondem diferentemente às mudanças nas condições de ambiente, a magnitude da heterose pode variar com o ambiente; este aspecto deve ser considerado nos modelos para análise da heterose. A segunda maneira pela qual a interação genótipo x ambiente influencia a heterose é a diferença na sensibilidade ao ambiente dos diferentes genótipos. Por causa da interação genótipo x ambiente, a sensibilidade às mudanças no ambiente se torna uma característica propriamente dita e, se ela mostra heterose, então esta deve ser analisada para determinar a sua causa.

A heterose dependente do ambiente foi considerada por JINKS (1983) em um modelo de efeitos aditivos dos fatores dominantes favoráveis. Na presença de interação genótipo x ambiente, as médias esperadas dos grupos genéticos  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$  em um ambiente  $j$  são:

$$\bar{P}_{1j} = m + d + e_j + gd_j;$$

$$\bar{P}_{2j} = m - d + e_j - gd_j;$$

$$\bar{F}_{1j} = m + h + e_j + gh_j,$$

onde  $e_j$  é o componente aditivo do ambiente  $j$ ,  $gd_j$  é o componente da interação entre o componente genético aditivo ( $d$ ) e  $e_j$ , e  $gh_j$  é a interação entre o componente de dominância ( $h$ ) e  $e_j$ . Nas equações acima, os coeficientes e sinais de  $gd$  e  $gh$  são resultantes, respectivamente, dos produtos dos coeficientes e sinais de  $d$  e  $e_j$  e  $h$  e  $e_j$ .

Considerando uma amostra aleatória de  $t$  ambientes (modelo aleatório) ou todos os ambientes de interesse (modelo fixo), as seguintes condições são observadas:

$$\sum_{j=1}^t e_j = 0, \quad \sum_{j=1}^t gd_j = 0 \quad \text{e} \quad \sum_{j=1}^t gh_j = 0.$$

Os componentes genéticos, ambientais e das interações onde há  $t$  ambientes podem ser estimados pelas seguintes equações:

$$m = \sum_{j=1}^t \frac{\left[ \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) \right]}{t};$$

$$e_j = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) - m = m_j - m;$$

$$d = \sum_{j=1}^t \frac{\left[ \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j}) \right]}{t};$$

$$h = \sum_{j=1}^t \frac{\left[ \bar{F}_{1j} \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) \right]}{t} = \sum_{j=1}^t \left( \frac{\bar{F}_{1j}}{t} \right) - m;$$

$$gd_j = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j}) - d = d_j - d;$$

$$gh_j = \bar{F}_{1j} - \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j}) - h = \bar{F}_{1j} - m_j - h.$$

Para apenas um dado ambiente  $j$ , há também os seguintes componentes, já utilizados nas equações anteriores:

$$m_j = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} + \bar{P}_{2j});$$

$$d_j = \frac{1}{2} (\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j});$$

$$h_j = \bar{F}_{1j} - m_j.$$

Se há  $t$  ambientes diferentes, há então  $t$  estimativas dos componentes  $m_j$ ,  $d_j$ ,  $h_j$ ,  $e_j$ ,  $gd_j$ , e  $gh_j$ . As estimativas dos componentes podem ser utilizadas para prever as médias fenotípicas das gerações derivadas do cruzamento entre  $P_1$  e  $P_2$  nos mesmos ambientes. Para a geração  $F_2$ , por exemplo, criada no ambiente  $j$ , a média fenotípica esperada com interação genótipo x ambiente é:

$$\bar{F}_{2j} = m + \frac{1}{2} h + e_j + \frac{1}{2} gh_j.$$

Do mesmo modo, se o modelo é adequado, então a heterose pode ser especificada para cada um dos  $t$  ambientes. As diferenças entre as médias fenotípicas dos diferentes grupos genéticos são as seguintes (supondo que  $\bar{P}_{1j} > \bar{P}_{2j}$ ):

$$\bar{P}_{1j} - \bar{P}_{2j} + 2d + 2gd_j;$$

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j} = h - d + gh_j = gd_j$$

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{2j} = h + d + gh_j + gd_j;$$

$$\bar{F}_{2j} - F_{1j} = -\frac{1}{2} h - \frac{1}{2} gh_j.$$

Assim, quatro equações são necessárias para especificar a heterose nos diferentes ambientes quando há interação genótipo x ambiente e, ainda,  $\bar{P}_1 > \bar{P}_2$  em

todos os ambientes. Se, por outro lado,  $\bar{P}_1 = \bar{P}_2$  então  $-2d = 2gd_j$ ; ainda, se  $\bar{P}_2 > \bar{P}_1$  em qualquer ambiente então  $-2d > 2gd_j$ . Mas, as equações obtidas com base na suposição de que  $\bar{P}_1 > \bar{P}_2$  servem para mostrar que a magnitude da heterose muda com a mudança de ambiente, exceto quando  $(gh_j - gd_j)$  ou  $(gh_j + gd_j)$  são constantes em todos os t ambientes. Como o modelo supõe inicialmente que  $\sum_{j=1}^t gh_j = \sum_{j=1}^t gd_j = 0$ , estas constantes só podem ser iguais a zero; portanto, a heterose pode variar com o ambiente, a menos que os componentes das interações entre efeitos aditivos e de ambiente ( $gd_j$ ) e entre efeitos de dominância e de ambiente ( $gh_j$ ) sejam iguais em todos os t ambientes, isto é,  $gd_j = gh_j$ .

O efeito das interações genótipo x ambiente sobre a heterose pode também ser derivado a partir de funções lineares do valor aditivo do ambiente ( $e_j$ ). Quando  $gd_j$  e  $gh_j$  são funções lineares de  $e_j$ ,  $gd_j = bde_j$  e  $gh_j = bhe_j$ , onde  $bd$  e  $bh$  são coeficientes lineares de regressão, as seguintes equações para as médias das populações  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$  podem ser escritas (BUCIO-ALANIS *et al.*, 1969):

$$\bar{P}_{1j} = m + d + (1 + bd) e_j;$$

$$\bar{P}_{2j} = m - d + (1 - bd) e_j;$$

$$\bar{F}_{1j} = m + h + (1 + bh) e_j,$$

com as seguintes diferenças entre as médias da geração  $F_1$  e de ambas as raças paternas:

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{1j} = h - d + (bh - bd) e_j, \quad e$$

$$\bar{F}_{1j} - \bar{P}_{2j} = h + d + (bh + bd) e_j.$$

Como pode ser visto nas equações acima, a heterose só será constante se os coeficientes de regressão forem iguais ( $bd = bh$ ). Caso contrário, a heterose será uma função do valor aditivo do ambiente ( $e_j$ ), com taxa de mudança e direção dependentes de  $bd$  e  $bh$ .

A geração  $F_2$  terá a seguinte média fenotípica:

$$\bar{F}_{2j} = m + \frac{1}{2} h + \left( 1 + \frac{1}{2} bh \right) e_j,$$

com as diferenças em relação às raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) e ao  $F_1$ , supondo  $\bar{P}_{1j} > \bar{P}_{2j}$ , sendo:

$$\bar{F}_{2j} - \bar{P}_{1j} = \frac{1}{2} h - d + \left( \frac{1}{2} bh - bd \right) e_j;$$

$$\bar{F}_{2j} - \bar{P}_{2j} + \frac{1}{2} h + d + \left( \frac{1}{2} bh + bd \right) e_j; e$$

$$\bar{F}_{2j} - \bar{F}_{1j} = -\frac{1}{2} h - \left( \frac{1}{2} bh \right) e_j.$$

Portanto, a heterose será constante nos vários ambientes somente se a regressão do componente da interação entre os efeitos dominantes e os efeitos do ambiente for nula, isto é,  $bh = 0$ .

Concluindo, pode-se afirmar que na presença de interação genótipo x ambiente em sistemas de cruzamentos, a média de qualquer grupo genético para uma determinada característica quantitativa é constituída de duas partes : (1) a média do seu desempenho, dada pelos parâmetros  $m$  (média dos pais  $P_1$  e  $P_2$ ),  $d$  (diferença genética aditiva entre  $P_1$  e  $P_2$ ), e  $h$  (desvio de dominância ou heterose); e (2) a sua sensibilidade ao ambiente, que é uma função do componente aditivo do ambiente ( $e_j$ ) caracterizada pelos coeficientes de regressão  $bd$  e  $bh$  (JINKS, 1983). Evidências experimentais demonstrando esse tipo de composição da média fenotípica foram relatadas por FRISCH (1987) e FRISCH e VERCOE (1984).

### 2.5.6. Efeitos citoplasmáticos

O princípio mais importante estabelecido durante o desenvolvimento da Genética foi a transmissão dos genes, localizados nos cromossomos encontrados no núcleo da célula, de uma geração para a geração seguinte. Assim, a manifestação do genótipo (fenótipo) pode ser explicada pelas relações existentes entre o material genético (ácido desoxiribonucleico ou DNA), seus produtos celulares intermediários (cadeias polipeptídicas) e seus efeitos. Entretanto, alguns resultados experimentais sobre a transmissão de características biológicas desafiaram aquele princípio básico de Genética; em geral, os resultados obtidos mostravam a existência de uma influência extranuclear, ou extracromossômica, sobre o fenótipo. A obtenção de resultados desse tipo levou à geração de conhecimentos em genética molecular, tais como a descoberta da existência de DNA em mitocôndrias (mtDNA) e em cloroplastos (ctDNA) e a continuidade genética das mitocôndrias de forma independente do núcleo (WAGNER, 1972), bem como sobre vários outros aspectos da herança citoplasmática (HUTCHINSON *et al.*, 1974; ANDERSON *et al.*, 1982; KLUG e CUMMINGS, 1987).

Ao contrário dos efeitos transitórios da influência materna, alguns fatores citoplasmáticos são capazes de autopropagação e transmissão, de forma independente do material genético localizado nos cromossomos. Por isso, os fatores citoplasmáticos podem ser considerados como unidades hereditárias semelhantes às aquelas localizadas

nos cromossomos. Outro aspecto importante é o modo de herança das mitocôndrias em mamíferos. Ao contrário do genoma nuclear (cromossômico), que é herdado de ambos os pais, o genoma mitocondrial é transmitido somente pela linhagem materna na genealogia do animal (HUTCHINSON *et al.*, 1974). Este modo de herança foi verificado em animais de laboratório por GYLLENSTEN *et al.* (1985) e MIKAMI *et al.* (1989).

Considerando a heterose como um fenômeno causado por interações entre genes, metabolismo e ambiente, SRIVASTAVA (1972) propôs que a heterozigose do genoma nuclear não é, por si só, uma explicação para a heterose, mesmo quando as interações gênicas alélicas e não-alélicas são consideradas nos modelos de análise. A contribuição do citoplasma para a heterose foi reconhecida inicialmente por WAGNER (1972). Mais recentemente, com base em várias linhas de evidência de análises bioquímicas, fisiológicas, estruturais e de fragmentos de restrição pela DNA endonuclease, revisadas por GILLHAM (1978) e KIRK e TILNEY-BASSET (1978), SRIVASTAVA (1983) sugere que tanto o genoma nuclear quanto o genoma mitocondrial podem estar envolvidos na manifestação da heterose.

A hipótese proposta por SRIVASTAVA (1983) baseia-se na interação intergenômica (nuclear e mitocondrial) para interpretar o mecanismo operacional da heterose. Esse mecanismo envolveria a complementação das subunidades polipeptídicas por genes nucleares e mitocondriais, com efeitos não-aditivos, em vez de genes nucleares somente. Os produtos resultantes da interação intergenômica em híbridos teriam, então, a capacidade de promover o aumento das funções estruturais, catalíticas e regulatórias, o que levaria à heterose e à vantagem adaptativa. Assim, ao nível funcional a heterose parece ser o resultado de uma maior taxa de divisão celular do que maior tamanho da célula ou expansão celular.

Evidências experimentais de efeitos citoplasmáticos em animais domésticos têm sido demonstradas em várias ocasiões e para diferentes características. Essas evidências foram revisadas por BARBOSA (1990b). A identificação de raças com efeitos citoplasmáticos superiores pode contribuir para a racionalização da escolha das raças a serem usadas como linhas maternas em programas de cruzamento e formação de novas raças de bovinos. A possibilidade da existência de heterose devida à complementação intergenômica pode representar a diferença entre os desempenhos de duas ou mais novas raças formadas a partir das mesmas raças puras, mas com utilização de diferentes origens citoplasmáticas. Da mesma forma, a heterose residual pode também ser influenciada pela origem citoplasmática.

Considerando que a herança dos efeitos citoplasmáticos se dá através da linha materna, em termos quantitativos os efeitos citoplasmáticos podem ser avaliados por meio de contrastes entre as médias fenotípicas dos diferentes grupos de animais cruzados quanto à origem citoplasmática, desde que os efeitos maternos sejam considerados na avaliação. As diferenças entre as médias fenotípicas ajustadas para os efeitos maternos poderiam, então, ser testadas quanto à sua significância estatística.

### 3. HETEROSE RESIDUAL EM GERAÇÕES SECUNDÁRIAS

A quantidade da heterose observada em animais de primeira geração de cruzamentos ( $F_1$ ) que permanece nas gerações secundárias é um aspecto importante que deve ser considerado na escolha entre as alternativas de utilização de recursos genéticos animais (DICKERSON, 1969).

A eficiência dos vários métodos para a utilização das diferenças genéticas entre raças de animais de uma mesma espécie é determinada por vários fatores, tais como: (1) magnitude da heterose para os desempenhos individual ( $h^I$ ), materno ( $h^M$ ) e paterno ( $h^P$ ); (2) magnitude das perdas (ou ganhos) na superioridade epistática das raças puras, devido à recombinação ( $r$ ) nos gametas produzidos pelos pais cruzados, tanto para o desempenho individual ( $r^I$ ), como para o materno ( $r^M$ ) e paterno ( $r^P$ ); (3) tamanho das diferenças genéticas ( $g$ ) entre raças para desempenho individual ( $g^I$ ) e para o contraste entre desempenho paterno ( $g^P$ ) e materno ( $g^M$ ) dos animais de raças puras; e (4) importância das interações entre os componentes genéticos e os sistemas de manejo e comercialização.

Nesse trabalho, a heterose residual será discutida de acordo com as teorias propostas para a heterose e já discutidas anteriormente. Muitos dos aspectos quantitativos foram apresentados para os vários modelos de análise de heterose quando da discussão sobre os conceitos genético-quantitativos.

#### 3.1. Dominância

Se a heterose é devida à dominância de fatores favoráveis sem interação entre locos, então a heterose, expressa como desvio da média dos pais, é proporcional à heterozigose (proporção de heterozigotos para os locos individuais). Isto implica que existe uma correlação positiva perfeita entre heterose e heterozigose. WRIGHT (1922) afirmou que uma população de animais, derivada de  $n$  famílias endogâmicas e reproduzida com acasalamentos ao acaso, tem a sua superioridade reduzida em  $1/n$  em relação aos animais da geração  $F_1$ . Assim, quando 2, 3, ...,  $n$  raças são usadas como fundadoras de uma nova raça, então  $1/2$ ,  $1/3$ , ...,  $1/n$  da heterose inicial (geração  $F_1$  para  $h^I$ ) é esperado ser perdido na geração  $F_2$ , respectivamente.

Para raças sintéticas em que as contribuições paternas são diferentes, a perda da heterose observada na geração  $F_1$  nas gerações secundárias ( $F_2$ ) é proporcional a  $\sum_{i=1}^n P_i^2$ , onde  $P_i$  é a proporção de cada uma das  $n$  raças usadas na formação da nova raça.

Assim, a heterose residual expressa como proporção da heterose no  $F_1$ , seria igual a

$1 - \sum_{i=1}^n P_i^2$  no caso de raças sintéticas. Quando a contribuição de cada raça fundadora é igual, a heterose residual nas gerações secundárias é dada por  $(n-1)/n$ , onde  $n$  é o número de raças puras incluídas no esquema de formação da nova raça (DICKERSON, 1973).

Para características influenciadas por efeitos maternos, como peso à desmama de bezerros de bovinos de corte por exemplo, a heterose residual materna ( $h^M$ ) é defasada em uma geração. Assim, a heterose residual materna na geração  $F_2$  seria 100% e 50% nas gerações seguintes. Evidências de heterose para efeitos maternos foram apresentadas por LONG (1980), GREGORY e CUNDIFF (1980), POSADA (1981), KOCH *et al.* (1989), GREGORY *et al.* (1991a) e GREGORY *et al.* (1992a), entre outros. Para peso à desmama do bezerro, LONG (1980) encontrou o valor de 8% para a média da heterose materna, com base em resultados de vários experimentos de cruzamento realizados nos Estados Unidos.

A quantidade de heterose (H), para uma determinada característica não influenciada por efeitos maternos, em um grupo de animais cruzados, seria dada pela seguinte equação:

$$H = (\text{proporção de locos que é esperada ter um gene de cada uma das duas raças}) \times (\text{heterose relativa entre as duas raças})$$

onde a heterose relativa (HR) seria dada por:

$$HR = \frac{\bar{F}_1 - \frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{\frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)} = \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}}{\bar{P}}$$

onde  $\bar{P}$  é a média das raças paternas.

Do mesmo modo, a média do desempenho de animais cruzados pode ser estimada como:

$$\bar{P} \text{ cruzados} = (1 + H) \times (\text{média ponderada das médias das raças paternas}).$$

Estas equações podem ser usadas para prever níveis de heterose e de desempenho em gerações secundárias, desde que a heterose entre os pares de raças paternas seja conhecida. Como o sistema de cruzamentos influencia a utilização da heterose e a heterose residual, as estimativas obtidas para a heterose (H), heterose residual (RH) e desempenho dos animais cruzados ( $\bar{P}$  cruzados) podem ser comparadas

com diferentes sistemas de cruzamento. A heterose residual, com base no conceito acima, pode ser estimada pela diferença entre as médias fenotípicas dos diferentes grupos genéticos.

De acordo com a teoria da dominância, assume-se que cada raça paterna ( $P_1$  e  $P_2$ ) seja homocigota dominante para um loco gênico diferente. Esta suposição, embora não seja necessária (JINKS, 1983), facilita o raciocínio e a apresentação do conceito de heterose residual. Considerando que  $P_1$  é homocigota dominante para o loco A (homocigota recessiva para o loco B) e que  $P_2$  é homocigota dominante para o loco B (homocigota recessiva para o loco A), pode-se representar os genótipos e os valores genotípicos de  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  e  $F_2$  da maneira mostrada na Tabela IV, de acordo com o raciocínio desenvolvido por SHERIDAN (1981).

**Tabela IV - Heterose residual na geração  $F_2$  resultante de acasalamentos entre animais  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$  e  $P_2 \times P_1$ )**

Grupos genéticos	Genótipos	Valores genotípicos
$P_1$	AAbb	1,0
$P_2$	aaBB	1,0
$F_1$	AaBb	2,0
$F_2$ (loco A)	$\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$	(0,75)
$F_2$ (loco B)	$\frac{1}{4} BB + \frac{1}{2} Bb + \frac{1}{4} bb$	(0,75)
$F_2$ (locos A e B)	(1)	1,5

$$(1) \frac{1}{16} AABB + \frac{2}{16} AABb + \frac{1}{16} AAbb + \frac{2}{16} AaBB + \frac{4}{16} AaBb + \frac{2}{16} Aabb + \frac{1}{16} aaBB + \frac{2}{16} aaBb + \frac{1}{16} aabb.$$

Portanto, a população cruzada da geração  $F_2$  retém 50% da heterose observada na geração  $F_1$ . Esta expectativa é válida para características não influenciadas por efeitos maternos, isto é, para a heterose individual ( $h^I$ ).

Para sistemas de cruzamento terminal de três raças diferentes ( $P_1$ ,  $P_2$  e  $P_3$ ), onde as fêmeas  $F_1$  são acasaladas com machos da terceira raça e todos os produtos são comercializados, a heterose residual na geração dos produtos cruzados de três raças pode ser representada, de acordo com o mesmo raciocínio utilizado para a produção de animais  $F_2$ , da maneira como pode ser visto na Tabela V. Nesse caso, supõe-se que cada uma das raças seja homocigota dominante para três diferentes locos gênicos.

Como pode ser visto na Tabela V, se as raças são escolhidas de maneira adequada, os produtos resultantes de cruzamentos de três raças podem ter o mesmo nível de heterose individual que os animais da geração  $F_1$ . Além disso, como todas as fêmeas são  $F_1$ , o cruzamento de três raças pode utilizar um alto nível de heterose para efeitos maternos ( $h^M$ ).

**Tabela V - Heterose residual em animais cruzados de três raças diferentes (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e P<sub>3</sub>).**

Grupos genéticos	Genótipos	Valores genotípicos
P <sub>1</sub>	AAbbcc	1,0
P <sub>2</sub>	aaBBcc	1,0
F <sub>1</sub>	AaBbcc	2,0
P <sub>3</sub>	aabbCC	1,0
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (loco A)	$\frac{1}{2}$ Aa + $\frac{1}{2}$ aa	(0,5)
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (loco B)	$\frac{1}{2}$ Bb + $\frac{1}{2}$ bb	(0,5)
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (loco C)	Cc	(1,0)
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (locos A, B e C)	-	2,0

Em um sistema de cruzamento rotacionado, as fêmeas cruzadas são usadas no sistema e acasaladas com touros de uma segunda (2 raças) ou terceira raça (3 raças). No cruzamento rotacionado de duas raças, após um número de gerações, dois grupos genéticos distintos de fêmeas cruzadas são produzidos, isto é, (I):  $\frac{2}{3}$  P<sub>1</sub> +  $\frac{1}{3}$  P<sub>2</sub>; e (II):  $\frac{2}{3}$  P<sub>2</sub> +  $\frac{1}{3}$  P<sub>1</sub>. As fêmeas do grupo  $\frac{2}{3}$  P<sub>1</sub> +  $\frac{1}{3}$  P<sub>2</sub> são acasaladas com touros da raça P<sub>2</sub> e as do grupo  $\frac{2}{3}$  P<sub>2</sub> +  $\frac{1}{3}$  P<sub>1</sub> com touros da raça P<sub>1</sub>, e assim sucessivamente. A heterose residual nesse tipo de cruzamento é mostrada na Tabela VI.

**Tabela VI - Heterose residual em sistemas de cruzamento rotacionado de duas raças (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>), após o equilíbrio do sistema**

Grupos Genéticos	Genótipos		Heterose Residual
	Fêmeas	Touros	
I	$\frac{2}{3}$ P <sub>1</sub> + $\frac{1}{3}$ P <sub>2</sub>	P <sub>2</sub>	$\frac{2}{3} = 0,67$
II	$\frac{1}{3}$ P <sub>1</sub> + $\frac{2}{3}$ P <sub>2</sub>	P <sub>1</sub>	$\frac{2}{3} = 0,67$

Supondo que o número de fêmeas em cada grupo genético seja igual e que o nível de heterose para uma característica seja semelhante nos dois grupos, então a heterose residual é, em média, igual a 67% daquela observada na geração F<sub>1</sub>.

Para um sistema de cruzamento rotacionado de três raças, a heterose residual é de aproximadamente 86%, como pode ser visto na Tabela VII, considerando as mesmas condições e suposições da Tabela VI.

**Tabela VII - Heterose residual em sistemas de cruzamento rotacionado de três raças (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e P<sub>3</sub>), após o equilíbrio do sistema**

Grupos Genéticos	Genótipos		Heterose Residual
	Fêmeas	Touros	
I	$\frac{4}{7} P_1 + \frac{2}{7} P_2 + \frac{1}{7} P_3$	P <sub>3</sub>	$\frac{4}{7} + \frac{2}{7} = \frac{6}{7} = 0,86$
II	$\frac{2}{7} P_1 + \frac{1}{7} P_2 + \frac{4}{7} P_3$	P <sub>2</sub>	$\frac{2}{7} + \frac{4}{7} = \frac{6}{7} = 0,86$
III	$\frac{1}{7} P_1 + \frac{4}{7} P_2 + \frac{2}{7} P_3$	P <sub>1</sub>	$\frac{4}{7} + \frac{2}{7} = \frac{6}{7} = 0,86$

Em programas de formação de raças sintéticas, a quantidade de heterose residual depende do número de raças puras usadas e da proporção de genes que cada uma delas contribui para a composição genética da nova raça. Como mencionado anteriormente, a heterose residual para características não influenciadas por efeitos maternos nas gerações F<sub>2</sub> e seguintes é proporcional a  $1 - \sum_{i=1}^n P_i^2$  da heterose observada na geração F<sub>1</sub>, onde n é o número de raças usadas e P<sub>i</sub> é a proporção de genes de cada raça na composição genética da nova raça. A heterose residual para vários tipos de raças sintéticas é apresentada na Tabela VIII, de acordo com as informações discutidas por KOCH *et al.* (1989). Para raças sintéticas formadas a partir de duas a quatro raças puras diferentes, a heterose residual na geração F<sub>3</sub> de acasalamentos entre os animais cruzados varia de 37,5 a 75%.

**Tabela VIII - Heterose residual na geração F<sub>3</sub> de diferentes tipos de raças sintéticas (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> são raças puras)**

Composição Genética	Heterose Residual, %
$\frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{2} P_2$	50,0
$\frac{5}{8} P_1 + \frac{3}{8} P_2$	46,9
$\frac{3}{4} P_1 + \frac{1}{4} P_2$	37,5
$\frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{4} P_2 + \frac{1}{4} P_3$	62,5
$\frac{3}{8} P_1 + \frac{3}{8} P_2 + \frac{1}{4} P_3$	65,6
$\frac{1}{4} P_1 + \frac{1}{4} P_2 + \frac{1}{4} P_3 + \frac{1}{4} P_4$	75,0
$\frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{4} P_2 + \frac{1}{8} P_3 + \frac{1}{8} P_4$	65,5
$\frac{3}{8} P_1 + \frac{3}{8} P_2 + \frac{1}{8} P_3 + \frac{1}{8} P_4$	68,8

### 3.2. Sobredominância

Há poucas informações na literatura sobre heterose residual nos casos em que a sobredominância foi uma causa importante da superioridade dos animais cruzados em relação às raças paternas. PIRCHNER & MERGL (1977), trabalhando com dados de 12 gerações de seleção recorrente recíproca em duas linhagens puras de aves e seus dois recíprocos, encontraram que a correlação entre os desempenhos dos animais puros e cruzados diminuiu com o aumento do número de gerações de seleção. Considerando um modelo genético de apenas um loco, os autores concluíram que o declínio nos coeficientes de correlação poderia ser explicado pela sobredominância. Contudo, se a sobredominância é importante para explicar a heterose residual, há falta de evidências experimentais em bovinos.

### 3.3. Epistasia

SHERIDAN (1981), em uma revisão sobre as formas e os modelos de heterose, juntamente com o exame das evidências experimentais para distinguir entre os modelos propostos, concluiu que o nível de heterose residual nas gerações secundárias de cruzamentos não deveria ser predito com base nos desempenhos fenotípicos das populações puras e do  $F_1$ . Exemplos de inconsistências entre as várias hipóteses para a heterose são apresentados por SHERIDAN (1981). Com base nessa conclusão, o autor propôs a utilização do modelo da epistasia paterna para explicar a heterose residual nas gerações secundárias de animais cruzados. O modelo da epistasia considera que a heterose é o resultado de diferentes combinações gênicas epistáticas, presentes nas raças paternas em homozigose, que são transmitidas aos animais cruzados de maneira similar ao modelo de dominância. A seguir, são apresentados alguns resultados de heterose residual, de acordo com o modelo da epistasia paterna (SHERIDAN, 1981), para os mesmos sistemas de cruzamento considerados na discussão do modelo de dominância.

Na produção de  $F_2$ , considerando que cada raça paterna ( $P_1$  e  $P_2$ ) é homozigota dominante para um par de genes complementares, isto é,  $P_1$  contém a via metabólica A-B e  $P_2$  a via C-D, a heterose residual pode ser representada com o esquema da Tabela IX.

A segregação completa na geração  $F_2$  para os genes complementares da via A-B pode ser vista na Tabela X. De acordo com o modelo de epistasia paterna, a população  $F_2$  teria apenas 12,5% da heterose da geração  $F_1$ , para características não influenciadas por efeitos maternos. Uma nova raça com proporções iguais de cada raça paterna também teria a mesma quantidade de heterose residual.

**Tabela IX - Heterose residual na geração F<sub>2</sub> de acordo com o modelo de epistasia paterna**

Grupos Genéticos	Genótipos	Valores Genotípicos
P <sub>1</sub>	AABBccdd	1,0
P <sub>2</sub>	aabbCCDD	1,0
F <sub>1</sub>	AaBbCcDd	2,0
F <sub>2</sub> (via A-B)	(Tabela X)	0,5625
F <sub>2</sub> (via C-D)	(Tabela X) <sup>1</sup>	0,5625
F <sub>2</sub> (vias A-B e C-D)	(Tabela X) <sup>2</sup>	1,125

<sup>1</sup>Substituindo-se A por C e B por D.

<sup>2</sup>A segregação completa é composta por 81 genótipos, desde  $\frac{1}{256}$  AABBCCDD até  $\frac{1}{256}$  aabbccdd.

**Tabela X - Segregação completa na geração F<sub>2</sub> para os genes complementares da via A-B**

Genótipos	Valores genotípicos	Frequências	Contribuição
AABB	1	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$
AABb	1	$\frac{2}{16}$	$\frac{2}{16}$
AAbb	0	$\frac{1}{16}$	0
AaBB	1	$\frac{2}{16}$	$\frac{2}{16}$
AaBb	1	$\frac{4}{16}$	$\frac{4}{16}$
Aabb	0	$\frac{2}{16}$	0
aaBB	0	$\frac{1}{16}$	0
aaBb	0	$\frac{2}{16}$	0
aabb	0	$\frac{1}{16}$	0
TOTAL	-	1	$\frac{9}{16} = 0,5625$

Para sistemas de cruzamento de três raças (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e P<sub>3</sub>), considerando que cada raça é homocigota dominante para diferentes pares de genes complementares, a heterose residual esperada nos animais cruzados de três raças é mostrada na Tabela XI. Observa-se que a heterose residual é de apenas 50% para características não influenciadas por efeitos maternos. Além disso, a maior parte da heterose (cerca de  $\frac{2}{3}$ ) é devida à utilização da terceira raça no sistema de cruzamento. Isto implica que a escolha da raça mais adequada para cruzamento terminal é de importância fundamental para a heterose residual nos animais cruzados de três raças.

Tabela XI - Heterose residual em sistemas de cruzamento de três raças (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e P<sub>3</sub>)

Grupos Genéticos	Genótipos	Valores Genotípicos
P <sub>1</sub>	AABBccddeeff	1,00
P <sub>2</sub>	aabbCCDDeeff	1,00
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> )	AaBbCcDdeeff	2,00
P <sub>3</sub>	aabbccddEEFF	1,00
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (via A-B)	AaBb, Aabb, aaBb, aabb	(0,25)
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (via C-D)	CcDd, Ccdd, ccDd, ccdd	(0,25)
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (via E-F)	EeFf	1,00
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub> (todas as vias)	-	1,50

Para sistemas de cruzamento rotacionado de duas ou três raças, a heterose residual (RH) pode ser estimada através da seguinte equação geral:

$$RH = P_1^m (HR_{i,n}) + P_j^m (HR_{j,n}) + \dots + P_{n-1}^m (HR_{n-1,n})$$

onde:

RH = heterose residual para características não influenciadas por efeitos maternos;

P<sub>1</sub>, P<sub>j</sub> ... P<sub>n-1</sub> = proporções das raças i, j, ..., n-1, na composição genética de um grupo de fêmeas cruzadas;

m = número de pares de genes complementares;

n = número de raças usadas no cruzamento rotacionado; e

HR = heterose relativa entre os pares de raças (i, j, ..., n, para i ≠ j ≠ n).

Uma vez que não há heterose entre a raça menos freqüente nas fêmeas cruzadas e a raça dos touros com os quais as fêmeas cruzadas serão acasaladas, o último termo possível na equação geral, P<sub>n</sub><sup>m</sup> (HR<sub>n,n</sub>), não é incluído na mesma.

Para cruzamentos rotacionados de duas raças (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>) e dois pares de genes complementares (m = 2), por exemplo, a heterose residual calculada de acordo com a equação geral do modelo da epistasia paterna (SHERIDAN, 1981), é igual a:

$$RH = (2/3)^2 (HR) = (2/3)^2 (1,0) = 4/9 = 0,44 = 44\%$$

A Tabela XII contém as estimativas de heterose residual para diferentes números de pares de genes complementares e sistemas de cruzamento. Para efeito de

comparação, a heterose residual sob o modelo de dominância também é mostrada para cada sistema de cruzamento.

**Tabela XII - Heterose residual (% do F<sub>1</sub>) para diferentes números de pares de genes complementares (epistasia paterna) e para o modelo de dominância, em vários sistemas de cruzamento**

Sistemas de Cruzamento	Epistasia Paterna		Dominância
	m = 2	m = 3	
<b>Raças puras:</b>	0,0	0,0	0,0
<b>Cruzamentos terminais:</b>			
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> )	100,0	100,0	100,0
P <sub>3</sub> x F <sub>1</sub>	50,0	25,0	100,0
(P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> ) x (P <sub>3</sub> x P <sub>4</sub> )	0,0	-50,0	100,0
P <sub>1</sub> x F <sub>1</sub>	25,0	12,5	50,0
<b>Raças sintéticas:</b>			
½ P <sub>1</sub> + ½ P <sub>2</sub>	12,5	-15,6	50,0
⅝ P <sub>1</sub> + ⅜ P <sub>2</sub>	11,7	-14,6	46,9
<b>Cruzamentos rotacionados:</b>			
Rotacionado de duas raças	44,4	29,6	66,7
Rotacionado de três raças	40,8	21,0	85,6

Observa-se que, exceto para a geração F<sub>1</sub>, a heterose residual de acordo com o modelo de epistasia é sempre menor que aquela esperada pela teoria da dominância. Se mais de dois pares de genes complementares estão envolvidos na manifestação da heterose, a heterose residual é ainda menor, o que indica a ineficiência da produção de "híbridos duplos" (P<sub>1</sub> x P<sub>2</sub> com P<sub>3</sub> x P<sub>4</sub> e vice-versa) e da formação de raças sintéticas. Os cruzamentos rotacionados de duas ou três raças e o cruzamento terminal de três raças (P<sub>3</sub> x F<sub>1</sub>) são menos influenciados pelo aumento do número de pares de genes complementares (Tabela XII) do que os outros sistemas de cruzamento, quando o parâmetro de avaliação é a quantidade de heterose residual nas gerações secundárias. Entretanto, o modelo de epistasia paterna não leva em consideração os efeitos da heterose materna e da epistasia do F<sub>1</sub> (recuperação de combinações epistáticas nos animais da primeira geração de cruzamentos).

Considerando que a heterose pode ser o resultado de diferentes combinações gênicas, presentes nas raças paternas e que são transmitidas aos animais cruzados sob

a forma de haplótipos (epistasia paterna), e também das interações de diferentes genes que podem ser recuperados nos animais da primeira geração (epistasia do  $F_1$ ), a heterose residual (RH) pode ser estimada pela seguinte equação geral, proposta por BARBOSA (1989):

$$RH = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^m, \text{ onde:}$$

$n$  = número de raças usadas na obtenção dos animais cruzados;

$P_i$  = proporção de cada raça nos animais cruzados utilizados como reprodutores; e

$m$  = número de pares de genes complementares.

A equação acima pode ser usada mesmo nas situações em que tanto a heterose relativa entre pares de raças como as proporções de cada raça não são iguais. Para tanto, é necessário ponderar a heterose entre cada par de raças pelas suas respectivas proporções, nos diferentes grupos genéticos. A situação descrita ocorre, por exemplo, nos sistemas de cruzamento rotacionado modificado (utilização de touros de uma raça por duas vezes consecutivas e de outra raça apenas uma vez).

O número de pares de genes complementares ( $m$ ) que influencia uma determinada característica não é conhecido, havendo necessidade de se supor diferentes valores para este parâmetro. A hipótese mais provável é a proposta por KINGHORN (1980), que se baseia na complementação de vários genes diferentes codificando para enzimas independentes envolvidas no mesmo processo bioquímico. Quando se utiliza qualquer sistema de cruzamento, há risco de quebra das combinações epistáticas favoráveis, que se estebeleceram por seleção ao longo do tempo nas raças puras. Mas, em contra-partida, outras combinações epistáticas favoráveis podem ser estabelecidas nos animais cruzados. Assim, ao invés de perda dos efeitos das combinações epistáticas, pode ocorrer um ganho epistático quando há o cruzamento entre animais de raças puras diferentes ou a utilização de animais cruzados na reprodução. O ganho epistático é proporcional ao número de pares de genes complementares.

As estimativas de heterose residual, obtidas através da aplicação da equação de BARBOSA (1989) para alguns sistemas de cruzamento, são apresentadas na Tabela XIII. Estimativas sob o modelo de dominância também são mostradas para efeito de comparação. Observa-se que a heterose residual é maior sob o modelo de ganho epistático do que o de dominância quando o número de pares de genes complementares é maior que três. Para as características de baixa herdabilidade, como taxas de concepção, natalidade e mortalidade, mas de alto valor econômico relativo em bovinos, a variação genética não-aditiva (dominância e epistasia) é o componente principal da variação fenotípica. Este tipo de característica, pela sua complexidade, deve ser controlado por muitos pares de genes diferentes, que atuam no mesmo processo bioquímico, de forma complementar.

**Tabela XIII - Heterose residual (% do F<sub>1</sub>) para alguns sistemas de cruzamento, de acordo com os modelos da dominância e do ganho epistático (BARBOSA, 1989)**

Sistemas de Cruzamento	Dominância	Ganho epistático <sup>(1)</sup>		
		m = 3	m = 5	m = 10
<b>Rotacionado:</b>				
- Duas raças	67	70	86	98
- Três raças	86	79	94	100
- Modificado <sup>(2)</sup>	49	73	92	99
<b>Formação de raças sintéticas:<sup>(3)</sup></b>				
$\frac{5}{8}$ Europeu (E) + $\frac{3}{8}$ Zebu (Z)	47	70	90	99
$\frac{1}{2}$ E + $\frac{1}{2}$ Z	50	75	94	100
$\frac{1}{2}$ E + $\frac{1}{4}$ Z <sub>1</sub> + $\frac{1}{4}$ Z <sub>2</sub>	63	84	97	100
$\frac{1}{4}$ E <sub>1</sub> + $\frac{1}{4}$ E <sub>2</sub> + $\frac{1}{4}$ Z <sub>1</sub> + $\frac{1}{4}$ Z <sub>2</sub>	75	94	100	100

(1) m = número de pares de genes complementares.

(2) Com touros Canchim ( $\frac{5}{8}$  Charolês +  $\frac{3}{8}$  Zebu) e Zebu, com repetição de touros Canchim (Sistema 2 x C + 1 x Z).

(3) Os índices (1 e 2) indicam raças diferentes.

### 3.4. Dominância e epistasia

HILL (1982) desenvolveu um modelo para expressar os desempenhos genotípicos de animais puros e cruzados em termos dos efeitos genéticos aditivos (A), efeitos de dominância (D) e efeitos das interações aditiva x aditiva (AA), aditiva x dominante (AD) e dominante x dominante (DD). Os parâmetros do modelo e os coeficientes dos contrastes lineares entre os efeitos foram apresentados nas Tabelas I e II deste trabalho. Embora o modelo não tenha sido desenvolvido com o objetivo de estimar a heterose residual em gerações secundárias de cruzamento, os coeficientes dos contrastes lineares entre os vários efeitos genéticos (A, D, AA, AD, DD) do valor genotípico dos diferentes grupos genéticos podem ser utilizados para tal finalidade. O raciocínio empregado para isso é o mesmo usado para obter as diferenças entre as médias das diferentes populações (Tabela III), considerando o efeito líquido dos coeficientes em cada caso. Contudo, uma suposição básica é que os efeitos genéticos sejam da mesma magnitude; caso contrário, há necessidade de se ponderar cada coeficiente pela sua respectiva importância relativa no valor genotípico do grupo genético, exceto para a população F<sub>2</sub> (população base) e nos casos em que o coeficiente do efeito seja nulo. As estimativas de heterose residual apresentadas na Tabela XIV

foram obtidas a partir dos coeficientes da Tabela II, supondo que os efeitos genéticos têm a mesma importância sobre o valor genotípico dos diferentes grupos genéticos. As estimativas com base no modelo de dominância também são mostradas para efeito de comparação, como foi feito nas Tabelas XII e XIII.

**Tabela XIV - Estimativas de heterose residual (% do F<sub>1</sub>) em vários sistemas de cruzamento, de acordo com o modelo de dominância e epistasia de HILL (1982) e de dominância.**

Sistemas de Cruzamento	Dominância e Epistasia	Dominância
<b>Raças puras:</b>	0,0	0,0
<b>Cruzamentos terminais:</b>		
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> )	100,0	100,0
F <sub>2</sub> (F <sub>1</sub> × F <sub>1</sub> )	0,0	50,0
B <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × F <sub>1</sub> )	-37,5	50,0
B <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × F <sub>1</sub> )	-12,5	50,0
<b>Cruzamentos rotacionados:</b>		
R <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> × B <sub>2</sub> )	50,0	66,7
R <sub>2</sub> (P <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> )	5,6	66,7

Observa-se que as estimativas de heterose residual, supondo que as condições impostas ao modelo estejam corretas, são menores para o caso de dominância e epistasia do que para o modelo de dominância, exceto para a população F<sub>1</sub>.

Como as diferenças entre as médias das diferentes populações são dependentes dos efeitos genéticos (A, D, AA, AD e DD), a heterose residual também varia de acordo com os efeitos. Por exemplo, a diferença entre os produtos de retrocruzamento B<sub>1</sub> e B<sub>2</sub> quanto à heterose residual é devida apenas às diferenças genéticas aditivas entre as raças paternas P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>. Da mesma forma, a diferença de heterose residual entre os produtos de cruzamento rotacionado de duas raças ( $\frac{2}{3}$  P<sub>1</sub> +  $\frac{1}{3}$  P<sub>2</sub> e  $\frac{1}{3}$  P<sub>1</sub> +  $\frac{2}{3}$  P<sub>2</sub>) é causada, em sua maior parte (75%), pelas diferenças genéticas aditivas entre as raças paternas (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>) e, em menor grau, pelas interações entre os efeitos aditivos e dominantes (AD). Em ambos os exemplos, os efeitos citados são desfavoráveis ao grupo genético com menor heterose residual.

WILLHAM e POLLAK (1985) propuseram a seguinte equação para a heterose residual na geração F<sub>2</sub> (HF<sub>2</sub>):

$$HF_2 = \bar{F}_2 - \bar{P} = \frac{1}{2} HF_1 - cY_A Y_B (aa)_{AB} - c(1-c) \left( \frac{Y_A^2 Y_B^2}{4} \right) (dd)_{AB}$$

onde  $c$  = proporção de recombinação entre os locos A e B ( $0 < c < 1/2$ ),  $HF_1$  = heterose na geração  $F_1$ ,  $Y_A$  = diferença entre as frequências gênicas das raças paternas para o loco A,  $Y_B$  = idem para o loco B,  $aa$  = efeito epistático da interação aditiva x aditiva e  $dd$  = efeito epistático da interação dominante x dominante. A equação acima mostra que, na ausência de epistasia, a heterose da geração  $F_1$  é reduzida à metade na geração  $F_2$ . Além disso, a presença de epistasia (interações  $aa$  e  $dd$ ) pode reduzir a heterose no  $F_2$  em relação àquela esperada sob o modelo de dominância apenas e essa redução é proporcional ao aumento da recombinação ( $c$ ) entre os locos.

A heterose residual na  $F_2$  é definida como a diferença entre as médias da geração  $F_2$  ( $\bar{F}_2$ ) e das raças paternas ( $\bar{P}$ ). O modelo de HILL (1982) mostra a mesma identidade, isto é, na ausência de epistasia a heterose na geração  $F_2$  é causada apenas pelos efeitos de dominância. Como pode ser visto na Tabela III, a heterose residual na  $F_2$  é a metade da heterose da  $F_1$ .

A heterose residual varia de acordo com o modelo utilizado, isto é, depende dos tipos de interação gênica levados em consideração. Há necessidade de experimentos delineados com o objetivo de gerar informações sobre níveis de heterose residual, em diferentes populações cruzadas de bovinos e com a utilização de modelos diferentes de análise.

## 4. EFEITOS DA RECOMBINAÇÃO

Conforme discutido no tópico referente à heterose residual em gerações secundárias, as interações gênicas não-alélicas podem influenciar as estimativas de heterose de várias maneiras, dependendo de qual modelo é utilizado para a obtenção daquelas estimativas. Assim, a existência de um conceito abrangendo todos os tipos de interações parece desejável sob vários aspectos. O conceito de perda por recombinação foi desenvolvido por DICKERSON (1969) com o objetivo de descrever, em termos quantitativos, os efeitos das interações entre locos sobre a heterose nas gerações secundárias de animais resultantes de diferentes sistemas de cruzamento.

Apesar da identidade na heterozigose de algumas populações cruzadas, resultantes de diferentes sistemas de cruzamento, há discrepâncias entre o desempenho observado dos animais cruzados e aquele previsto ou estimado com base nos desempenhos da geração  $F_1$  e da média dos pais de raças puras. Uma das discrepâncias foi ressaltada por WRIGHT (1977) e refere-se à inferioridade do  $F_2$  em relação à média das progênes retrocruzadas para várias características de milho, apesar de ambos os grupos genéticos terem 50% de heterozigose. De acordo com HILL (1982), em geral há linearidade entre heterozigose e heterose, mas os efeitos das interações podem ser importantes ao influenciar a heterose residual em gerações secundárias de sistemas de cruzamento.

DICKERSON (1973) definiu a perda por recombinação como uma medida do desvio da associação linear entre grau de heterozigose e heterose. Para tanto, coeficientes de recombinação ( $r$ ) foram estabelecidos para descrever a proporção de pares de locos com segregação independente, nos gametas de ambos os pais, que é esperada ser composta por combinações gênicas diferentes daquelas presentes nos pais. Assim, os coeficientes para os pais do animal de interesse ( $r^I$ ), para o pai do animal ( $r^P$ ) e para a mãe do animal ( $r^M$ ) podem ser calculados.

Vários conjuntos de coeficientes para perdas por recombinação, considerando tanto os sistemas de cruzamento quanto a natureza dos efeitos epistáticos, foram publicados na literatura (DICKERSON, 1969, 1973; KINGHORN, 1980; HILL, 1982; WILLHAM e POLLAK, 1985 e KOCH *et al.*, 1985a). Os coeficientes para perda por recombinação individual ( $r^I$ ) têm recebido maior atenção do que os coeficientes paterno ( $r^P$ ) e materno ( $r^M$ ).

O primeiro conjunto de coeficientes para quantificar as perdas de heterose foi relatado por DICKERSON (1969), com algumas modificações feitas posteriormente (DICKERSON, 1973). Duas hipóteses para identificar a natureza das interações entre locos foram propostas por KINGHORN (1980), de onde outros conjuntos de coeficientes foram derivados. Uma equação para calcular os coeficientes das perdas por recombinação foi desenvolvida por HILL (1982) em termos dos efeitos compostos de dominância e de epistasia, cuja forma geral é dada por  $r = 0,5 - 0,5$  (coeficiente de dominância,  $D$ ) - coeficiente da interação aditiva x aditiva ( $AA$ ), onde  $r$  é o coeficiente de perdas por recombinação no indivíduo cruzado e os coeficientes de  $D$  e  $AA$  foram apresentados na Tabela II. Para os coeficientes de recombinação calculados com base nas diferenças entre as médias (Tabela III) a constante 0,5 é eliminada da equação, isto é,  $r = -0,5$  (coeficiente de dominância,  $D$ ) - coeficiente da interação  $AA$  (aditiva x aditiva).

WILLHAM e POLLAK (1985), supondo que os efeitos paternos ( $r^P$ ) e maternos ( $r^M$ ) não são importantes na perda da heterose por recombinação, desenvolveram uma equação geral para estimar o coeficiente de recombinação individual ( $r^I$ ) com base nas médias das gerações  $F_1$ ,  $F_2$  e das raças paternas ( $\bar{P}$ ). Para um modelo de dois locos ( $A$  e  $B$ ), a equação é a seguinte:

$$r = 2\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - \bar{P} = -2cY_A Y_B (aa)_{AB} - c(1-c) \left( \frac{Y_A^2 Y_B^2}{2} \right) (dd)_{AB},$$

onde  $c$  = proporção de recombinação entre os locos  $A$  e  $B$ ,  $Y_A$  = diferença entre as frequências gênicas das raças paternas para o loco  $A$ ,  $Y_B$  = idem para o loco  $B$ ,  $aa$  = efeito epistático da interação aditiva x aditiva, e  $dd$  = efeito da interação dominante x dominante. Se a proporção de recombinação for igual a 0,5 e a interação entre os efeitos de dominância for zero, então o coeficiente de recombinação fica igual a  $r = -Y_A Y_B (aa)_{AB}$ , ou seja, a recombinação é uma função do produto das diferenças entre as frequências gênicas de ambos os locos pelo efeito da interação aditiva entre os locos  $A$  e  $B$ . KOCH

*et al.* (1985a) derivaram outro conjunto de coeficientes de perdas por recombinação em vários tipos de acasalamentos, com base nas definições de perda epistática usadas por outros autores (KINGHORN, 1980; HILL, 1982).

Portanto, há vários conjuntos de coeficientes de perdas por recombinação publicados na literatura. Alguns destes conjuntos de coeficientes são apresentados na Tabela XV, com o objetivo de mostrar que as diferenças entre as hipóteses dos efeitos da recombinação sobre a heterose podem ser grandes.

**Tabela XV - Coeficientes de perdas máximas por recombinação individual ( $r^I$ ), de acordo com diferentes hipóteses e sistemas de cruzamento**

Sistemas de Cruzamento	DICKERSON		KINGHORN (1980)		HILL	KOCH <i>et al.</i>
	(1969)	(1973)	X	Y	(1982)	(1985a)
<b>Raças paternas</b>	0	0	0	0	0	1
<b>Cruzamento terminal:</b>						
F <sub>1</sub> (P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> )	0	0	1/2	0	0	1/2
P <sub>1</sub> x F <sub>1</sub>	1/2	1/4	3/8	1/4	1/4	5/8
P <sub>2</sub> x F <sub>1</sub>	1/2	1/4	3/8	1/4	1/4	5/8
F <sub>2</sub> (F <sub>1</sub> x F <sub>1</sub> )	1	1/2	1/2	1/4	1/2	1/2
F <sub>3</sub> (F <sub>2</sub> x F <sub>2</sub> )	1	1/2	1/2	1/4	1/2	1/2
P <sub>3</sub> x (P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> )	1/2	1/4	5/8	1/4	1/4	3/4
(P <sub>1</sub> x P <sub>2</sub> ) x (P <sub>3</sub> x P <sub>4</sub> )	1	1/2	3/4	1/2	1/2	1
<b>Cruzamento rotacionado:</b>						
2 raças	4/9	2/9	4/9	1/9	2/9	2/9
3 raças	4/7	2/7	4/7	1/7	2/9	2/7

Os coeficientes das perdas por recombinação variam tanto entre hipóteses como entre sistemas de cruzamento. Entretanto, operacionalmente o uso de modelos com os diferentes conjuntos de coeficientes resultaria na mesma análise de variância, porque todos os valores são codificados em relação uns aos outros (KOCH *et al.*, 1985a).

Em termos de magnitude dos efeitos da recombinação sobre a heterose residual nas gerações secundárias, a situação menos favorável é a hipótese X de KINGHORN (1980). Esta hipótese considera que, se os genes P e Q codificam cada um para um componente diferente de uma enzima dimórfica, com associação dos componentes ao acaso e quantidades semelhantes dos dois componentes sendo produzidas pelas duas raças paternas, então metade das moléculas da enzima será híbrida com respeito à raça

de origem. Nesse caso, a perda epistática seria proporcional à probabilidade de que dois genes não-alélicos, escolhidos ao acaso no indivíduo diplóide, sejam de diferentes origens raciais. Assim, a perda epistática no  $F_1$  seria igual a  $1/2$ . Por outro lado, a situação mais favorável é a hipótese Y de KINGHORN (1980). Esta hipótese considera que, se os genes P e Q codificam para enzimas que operam de forma independente na mesma via bioquímica, então a perda epistática é proporcional à probabilidade de que ambos os genes de um loco aleatório sejam de origens raciais diferentes. Se este é o caso, não deve haver perda epistática no  $F_1$  e, além disso, os efeitos complementares dos genes podem causar um ganho epistático ao invés de perda por recombinação.

Considerando a média dos coeficientes de perdas por recombinação (Tabela XV) para os diferentes sistemas de cruzamento, pode-se inferir que a produção de "híbridos duplos" ( $P_1 \times P_2$  vs.  $P_3 \times P_4$ ) tem o potencial para maior queda no desempenho das gerações secundárias do que os outros tipos de cruzamento, uma vez que a média dos coeficientes é igual a 0,7083 ou 70,83%. Os retrocruzamentos ( $P_1 \times F_1$  e  $P_2 \times F_1$ ), o cruzamento terminal de três raças ( $P_3 \times F_1$ ) e o cruzamento rotacionado de três raças têm, em média, o mesmo potencial de perdas por recombinação (38,60%). As populações  $F_2$  e  $F_3$  derivadas de duas raças puras ( $P_1$  e  $P_2$ ) são intermediárias (54%), enquanto que as menores perdas por recombinação ocorrem na produção de  $F_1$  (17%) e no sistema de cruzamento rotacionado de duas raças (27,78%).

Se a hipótese Y de KINGHORN (1980) for considerada como o mecanismo operacional mais provável para a heterose residual em gerações secundárias, então os sistemas de cruzamento rotacionado de duas e três raças são mais vantajosos do que os demais sistemas incluídos na Tabela XV, uma vez que os coeficientes máximos de perdas por recombinação seriam de 11,1 e 14,3%, respectivamente. Da mesma forma, a produção de "híbridos duplos" é a estratégia menos vantajosa, com 50% de perdas por recombinação. Entretanto, se a hipótese X é a mais provável, então os retrocruzamentos ( $r = 37,5\%$ ), o cruzamento rotacionado de duas raças ( $r = 44,4\%$ ), a formação de raças sintéticas e a produção de  $F_1$  ( $r = 50\%$ ) seriam mais vantajosos do que a produção de "híbridos duplos" ( $r = 75\%$ ), o cruzamento terminal de três raças ( $r = 62,5\%$ ) e a produção de animais cruzados de três raças em sistemas de cruzamento rotacionado ( $r = 57,1\%$ ). A conclusão de que a formação de uma nova raça tem menores perdas por recombinação do que outros sistemas de cruzamento está em desacordo com aquela de DICKERSON (1969), que afirma que as raças derivadas são sujeitas aos efeitos máximos de recombinação, se estes forem importantes para a heterose residual nas gerações secundárias de cruzamentos.

Os efeitos genéticos da recombinação (Tabela XV) podem ser estimados através de funções lineares entre as médias dos diferentes grupos genéticos ou, alternativamente, pelo emprego de regressão múltipla como o modelo proposto por ROBISON *et al.* (1981). Para o conjunto de coeficientes de perdas por recombinação derivado de KOCH *et al.* (1985a), os contrastes lineares de interesse são os seguintes:

$g^I$  = efeitos genéticos (incluindo efeitos aditivos, dominantes e epistáticos) expressos nos indivíduos de um grupo genético (raças puras e animais cruzados), estimados pela seguinte equação:

$g^I = \frac{1}{2} (\bar{P}_1 - \bar{P}_2 - \bar{F}_1 + \bar{F}_1')$ , onde  $F_1 = P_1 \times P_2$  e  $F_1' = P_2 \times P_1$ , sendo a raça paterna a primeira e a raça materna a segunda, e  $\bar{P}_1$ ,  $\bar{P}_2$ ,  $\bar{F}_1$  e  $\bar{F}_1'$  são as médias das raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) e dos  $F_1$ ;

$g^M$  = média dos efeitos maternos das raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) utilizadas como mães dos animais  $F_1$ , estimada por:

$$g^M = \frac{1}{2} (\bar{F}_1 - \bar{F}_1') - g^{MG};$$

$g^{MG}$  = média dos efeitos maternos das raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ) utilizadas como avós maternas dos animais  $F_2$ , dada pelo contraste:

$$g^{MG} = \frac{1}{2} (\bar{F}_2 - \bar{F}_2'), \text{ onde } F_2 = F_1 \times F_1' \text{ e } F_2' = F_1' \times F_1$$

$d^I$  = efeito de dominância nos animais cruzados, estimado pelo contraste:

$d^I = \bar{F}_1 - \bar{P} + 4(\bar{B} - \bar{F}_2)$ , onde  $\bar{P}$  é a média dos pais,  $\bar{B}$  é a média das retrocruzadas ( $P_1 \times F_1$  e  $P_2 \times F_1$ ) e  $\bar{F}_2$  é a média dos animais da geração  $F_2$  ( $F_1 \times F_1$ ,  $F_1 \times F_1'$ ,  $F_1' \times F_1$  e  $F_1' \times F_1'$ );

$d^M$  = efeito materno devido à dominância em mães  $F_1$ , dado pela equação:

$$d^M = 2(\bar{F}_2 - \bar{F}_3);$$

$gg^I$  = efeito epistático da interação aditiva x aditiva, em dois locos nas raças paternas, estimado pelo contraste linear:

$$gg^I = 8(\bar{B} - \bar{F}_2);$$

$gg^M$  = efeito materno da interação aditiva x aditiva, em dois locos, nas raças paternas do contraste linear:

$$gg^M = \bar{P} + \bar{F}_1 - 4\bar{B} + 6\bar{F}_2 - 4\bar{F}_3;$$

$h^I$  = heterose individual, estimada por:

$$h^I = \bar{F}_1 - \bar{P} = d^I - \frac{1}{2}(gg^I); \text{ e}$$

$h^M$  = heterose materna, definida como o desvio da média dos animais cruzados recíprocos ( $\bar{F}_1$  e  $\bar{F}_1'$ ) em relação à média das raças paternas ( $\bar{P}_1$  e  $\bar{P}_2$ ), estimada pelo contraste linear:

$$h^M = 2\bar{B} - \bar{F}_2 - \frac{1}{2}(\bar{P} + \bar{F}_1) = d^M - \frac{1}{2}(gg^M).$$

Os componentes das interações ( $gg^I$  e  $gg^M$ ) medem as perdas por combinação individual ( $r^I$ ) e materna ( $r^M$ ). De acordo com as equações acima, nota-se que quando as médias das retrocruzadas ( $\bar{B}$ ) e da geração  $F_2$  são semelhantes o efeito da recombinação na perda da heterose individual é nulo. Mas, como ressaltado por WRIGHT (1977), a inferioridade dos animais da geração  $F_2$  em relação aos retrocruzados ( $P_1 \times F_1$  e  $P_2 \times F_1$ ) tem sido a regra geral e não a exceção. Do mesmo modo, quando o contraste ( $\bar{P} + \bar{F}_1 + 6\bar{F}_2 - 4\bar{B} - 4\bar{F}_3$ ) for nulo, a perda por recombinação não tem efeito significativo sobre a heterose materna.

De acordo com SYRSTAD (1989), o delineamento mais eficiente para estudar a importância da perda por recombinação é comparar grupos contemporâneos de ambas as raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ), e das gerações  $F_1$  e  $F_2$ . A perda por recombinação ( $r$ ), na geração  $F_2$ , pode, então, ser estimada pelo seguinte contraste linear entre as médias:

$$r = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 - 4\bar{F}_2.$$

Para um dado número total de animais, a estimativa mais precisa é obtida quando os animais são distribuídos nos vários grupos genéticos de acordo com os pesos das médias incluídas no contraste linear. Assim, a metade dos animais deve ser  $F_2$ ,  $\frac{1}{4}$  deve ser  $F_1$ ,  $\frac{1}{8}$  deve ser  $P_1$  e  $\frac{1}{8}$  deve ser  $P_2$ . Nesse caso, a variância da estimativa é igual a 4 (variância residual)/ $N$ , onde  $N$  é o número total de animais.

Se os efeitos maternos forem importantes, então o delineamento mais eficiente é a comparação do  $F_2$  com os dois retrocruzados ( $B_1$  e  $B_2$ ), todos produzidos por fêmeas  $F_1$ . Supondo que a recombinação nos retrocruzados é a metade daquela na geração  $F_2$ , uma vez que um dos pais dos retrocruzados é de raça pura, a perda por recombinação ( $r$ ) é estimada por:

$$r = \bar{B}_1 + \bar{B}_2 - 2\bar{F}_2.$$

Com estrutura de dados ótima, a variância da estimativa é igual a 16 (variância residual)/ $N$  (SYRSTAD, 1989). Desse modo, para se obter uma precisão semelhante àquela da estimativa anterior, há necessidade de se comparar um número de animais quatro vezes maior, sendo metade  $F_2$ , 25%  $B_1$  e 25%  $B_2$ .

A obtenção de estimativas da perda por recombinação com base no contraste linear entre as médias dos retrocruzados e do  $F_2$  tem a vantagem de não requerer que fêmeas da raça paterna exótica sejam mantidas no rebanho. Apesar de necessitar de um maior número de animais, para se obter estimativas com razoável precisão, a vantagem acima é de grande importância nas condições tropicais, onde geralmente se utiliza apenas machos (ou sêmen) de raças exóticas.

## 5. EVIDÊNCIAS EXPERIMENTAIS

### 5.1. Introdução

Várias hipóteses e modelos genéticos têm sido propostos para explicar e quantificar o fenômeno da heterose. Evidências experimentais para todas as hipóteses podem ser encontradas na literatura. Entretanto, a explicação genética mais comumente encontrada para a heterose em cruzamentos e para a depressão endogâmica em linhagens puras é que há dominância em muitos locos.

De acordo com o objetivo desse trabalho, alguns resultados experimentais, obtidos em programas de cruzamento entre raças de bovinos, são sumarizados a seguir para confirmar ou contrastar as diferentes hipóteses da heterose, heterose residual e de perdas por recombinação nas gerações secundárias (além do F<sub>1</sub>). Para tanto, serão consideradas apenas algumas características importantes em bovinos de leite e em bovinos de corte, uma vez que a maior dificuldade encontrada foi determinar um número razoável de características com resultados experimentais comparativos. Os efeitos da heterose, da heterose residual e das perdas por recombinação são expressos em termos absolutos e relativos; sempre que possível, os experimentos foram agrupados de acordo com os tipos de animais produzidos nos diferentes sistemas de cruzamento. Os resultados são discutidos de acordo com a ordem cronológica da literatura revisada.

### 5.2. Bovinos de leite

Entre os vários projetos de cruzamento realizados na região intertropical, poucos incluíram a produção de animais F<sub>2</sub> em seu delineamento. Entretanto, informações sobre o desempenho de animais F<sub>2</sub> foram publicadas por LITTLEWOOD (1933), que observou um decréscimo na produção de leite e aumento da idade ao primeiro parto das gerações F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub> em relação à F<sub>1</sub>, atribuindo-os ao aumento do grau de endogamia do rebanho. As médias obtidas são mostradas na Tabela XVI.

Analisando dados de produção de leite de animais cruzados de raças de *Bos taurus* (Ayrshire, Friesian) com raças de *Bos indicus* (Hariana, Red Sindhi, Sahiwal), KARTHA (1934) relatou que os animais F<sub>2</sub> produziram de 30 a 35% menos leite que os seus F<sub>1</sub> correspondentes, resultado semelhante ao de LITTLEWOOD (1933).

CARNEIRO (1939) analisou os dados de produção de leite de vacas de vários grupos genéticos, resultantes de cruzamento entre Simental e Zebu, mantidas em regime de semi-estabulação em Pedro Leopoldo, MG. Os resultados obtidos são mostrados na Tabela XVII indicando diferenças relativas variando de -0,3 a -7,6 % para produção de leite em relação às vacas da geração F<sub>1</sub>. Estimando-se a média fenotípica das vacas

Zebu por meio de regressão linear (1170 litros de leite), obtém-se uma estimativa de heterose na geração F<sub>1</sub> de apenas 3,12%. A diferença genética aditiva entre as raças Simental e Zebu foi de apenas 61 litros de leite (5,19% da média da F<sub>1</sub>), o que explica a baixa estimativa de heterose para produção de leite.

**Tabela XVI - Médias de produção de leite e idade ao primeiro parto de vacas puras e cruzadas Ayrshire (A) x Red Sindhi (RS) na Índia e desempenho relativo (F<sub>1</sub> = 100)**

Grupos Genéticos	Produção de leite			Idade ao 1º parto	
	N	kg	%	meses	%
Red Sindhi	15	1558	68,3	-	-
F <sub>1</sub> (A x RS)	27	2280	100,0	31,5	100,0
F <sub>2</sub>	23	1496	65,6	36,5	115,9
F <sub>3</sub>	11	1646	72,2	38,0	120,6

Fonte: Adaptado de LITTLEWOOD (1933).

**Tabela XVII - Médias e desempenhos relativos (% do F<sub>1</sub>) da produção de leite em vários grupos genéticos Simental x Zebu (N = número de observações)**

Grupos genéticos	N	Produção de leite	
		litros	% do F <sub>1</sub>
Simental (S)	8	1109	94,4
$\frac{3}{4}$ S + $\frac{1}{4}$ Zebu (Z)	9	1086	92,4
$\frac{5}{8}$ S + $\frac{3}{8}$ Z	11	1120	95,3
$\frac{1}{2}$ S + $\frac{1}{2}$ Z	77	1175	100,0
$\frac{3}{8}$ S + $\frac{5}{8}$ Z	10	1097	93,4
$\frac{1}{4}$ S + $\frac{3}{4}$ Z	49	1171	99,7

Fonte: Adaptado de CARNEIRO (1939).

Vacas  $\frac{3}{4}$  Jersey +  $\frac{1}{4}$  Zebu tiveram menor taxa de mortalidade até o primeiro parto e maior duração da vida útil (intervalo desde o primeiro parto até a morte ou descarte da vaca do rebanho) do que grupos genéticos mais próximos do Jersey puro, de acordo com os resultados relatados por JOVIANO *et al.* (1963) e sumarizados na

Tabela XVIII. No entanto, as vacas Jersey apresentaram a menor média da idade ao primeiro parto e os intervalos de partos foram semelhantes nos quatro grupos genéticos.

PEIXOTO (1965), analisando dados de produção de leite e de reprodução de fêmeas azebuadas,  $\frac{1}{2}$  Guernsey +  $\frac{1}{2}$  Zebu e  $\frac{3}{4}$  Guernsey +  $\frac{1}{4}$  Zebu, encontrou melhor desempenho reprodutivo das vacas cruzadas em relação às azebuadas (Tabela XIX). As vacas F<sub>1</sub> produziram mais leite que as retrocruzadas Guernsey x F<sub>1</sub> e azebuadas. Em relação à produção de leite por dia de intervalo de partos, as vacas azebuadas produziram apenas 23% (1,06 kg/dia) da produção observada nas vacas F<sub>1</sub> (4,63 kg/dia), enquanto as  $\frac{3}{4}$  Guernsey produziram 88% (4,07 kg/dia). Os resultados obtidos não são suficientes para obter uma indicação dos tipos de ação gênica que causam a heterose, mas sugerem uma perda de 12% da heterose observada na geração F<sub>1</sub> para produção de leite por dia de intervalo de partos.

**Tabela XVIII - Médias de características de reprodução em fêmeas cruzadas Jersey x Zebu e da raça Jersey (J)**

Grupos genéticos	Mortalidade		Idade 1º parto		Intervalo partos		Vida útil	
	N	%	N	meses	N	meses	N	meses
Jersey PC	51	43,1	72	31,7	194	13,8	28	82,3
$15\frac{1}{16}$ J	260	25,8	198	34,5	537	13,3	123	81,3
$\frac{7}{8}$ J	485	25,6	220	34,7	844	13,3	187	96,3
$\frac{3}{4}$ J	272	18,7	84	36,6	512	13,2	75	115,5

Fonte: Adaptado de JOVIANO *et al.* (1963).

**Tabela XIX - Médias de características de produção e reprodução de fêmeas azebuadas e cruzadas Guernsey x Zebu**

Características	Azebuadas	$\frac{1}{2}$ Guernsey	$\frac{3}{4}$ Guernsey
Idade ao 1º parto, meses	-	32	35
Período de serviço, dias	195	145	155
Intervalo de partos, dias	454	431	441
No de serviços/concepção	2,18	1,42	1,31
Produção de leite, kg	479	1996	1794
Duração da lactação, dias	126	270	278
% de gordura no leite	3,79	4,99	4,92

Fonte: Adaptado de PEIXOTO (1965).

A produção de leite, corrigida para a porcentagem de gordura no leite, de vários grupos genéticos (raças puras, F<sub>1</sub> recíprocos e retrocruzadas) foi comparada por OKUMU e BERRY (1966). As médias e os níveis de heterose para os vários grupos genéticos envolvendo Ayrshire, Friesian, Guernsey e Jersey são apresentados na Tabela XX. A heterose relativa variou de -1,66 a 8,83% nas populações F<sub>1</sub> e de -9,43 a 0,76% nas retrocruzadas. Dependendo do nível de heterose presente em populações comparáveis de F<sub>1</sub> e retrocruzadas, os resultados obtidos confirmam a presença de epistasia paterna. Por outro lado, os resultados, na sua maioria, não são concordantes com os modelos convencionais da heterose (dominância, sobredominância e epistasia do F<sub>1</sub>).

**Tabela XX - Médias e níveis de heterose para produção de leite em diferentes grupos genéticos (N = número de observações)**

Grupos genéticos	N	Produção de leite, kg	Heterose, %
<b>Raças paternas:</b>	(56765)	(4529)	-
- Ayrshire (A)	1969	4332	-
- Friesian (F)	37416	5084	-
- Guernsey (G)	8240	4500	-
- Jersey (J)	9140	4201	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(3113)	(4697)	(3,71)
- A x G (AG)	128	4806	8,83
- A x J (AJ)	188	4420	5,94
- F x A (FA)	264	4630	-1,66
- F x G (FG)	828	4929	2,86
- F x J (FJ)	1254	4841	4,28
- G x J (GJ)	451	4455	2,40
<b>Retrocruzadas:</b>	(1053)	(4324)	(-4,53)
- A x AG	39	4322	-2,13
- A x AJ	41	4299	0,76
- F x FA	72	4461	-5,25
- F x FG	327	4340	-9,43
- F x FJ	442	4571	-1,54
- G x GJ	132	3948	-9,25

Fonte: Adaptado de OKUMU e BERRY (1966).

McDOWELL e McDANIEL (1968) compararam as raças Ayrshire, Holstein-Friesian e Pardo Suíço com os seus F<sub>1</sub> recíprocos e cruzados de 3 raças envolvendo as vacas F<sub>1</sub>. As médias de produção de leite em 305 dias, na primeira lactação, e os níveis de heterose obtidos são sumarizados na Tabela XXI. Como pode ser observado, os animais cruzados de 3 raças apresentaram, em média, aproximadamente o dobro do

nível de heterose (11,76%) daquela observada nos animais  $F_1$  (6,11%), para produção de leite na primeira lactação. Os resultados obtidos por McDOWELL e McDANIEL (1968) são consistentes com a presença de heterose materna e individual de acordo com os modelos convencionais de dominância e sobredominância. O modelo de epistasia paterna (SHERIDAN, 1980) não se aplica nesse caso, bem como os efeitos da perda por recombinação não podem ser verificados nos resultados sumarizados na Tabela XXI, uma vez que os animais da geração  $F_2$  não foram avaliados no experimento.

**Tabela XXI - Médias e níveis de heterose para produção de leite em 305 dias, na primeira lactação, de vacas de diferentes grupos genéticos (N = número de observações)**

Grupos genéticos	N	Produção de leite, kg	Heterose, %
<b>Raças paternas:</b>	(89)	(4482)	-
- Ayrshire (A)	28	4084	-
- Holstein-Friesian (F)	27	5345	-
- Pardo Suíço (S)	34	4017	-
<b>Geração <math>F_1</math>:</b>	(88)	(4756)	(6,11)
- A x F (AF)	32	5100	8,18
- A x S (AS)	32	4026	-0,60
- F x S (FS)	24	5142	9,85
<b>Cruzadas de 3 raças:</b>	(49)	(5009)	(11,76)
- A x (FS)	17	5004	14,18
- F x (AS)	24	4952	5,41
- S x (AF)	8	5070	16,13

Fonte: Adaptado de McDOWELL e McDANIEL (1968).

A perda de heterose para várias características, em populações de vacas Sinhala (*Bos indicus*) e cruzadas Holandês x Sinhala e Jersey x Sinhala de duas gerações ( $F_1$  e  $F_2$ ), foi avaliada por WIJERATNE (1970) no Srilanka (ex-Ceilão). As médias são apresentadas na Tabela XXII, onde pode-se observar que as perdas de heterose foram significativas para a maioria das características estudadas. Quanto à produção de leite por dia de intervalo de partos, os  $F_2$  Holandês x Sinhala e Jersey x Sinhala produziram aproximadamente a metade dos animais  $F_1$  (55,1% e 58,9%, respectivamente). Este resultado não é consistente com os modelos convencionais da heterose, uma vez que a redução no desempenho da geração  $F_1$  para a geração  $F_2$  é muito grande para ser explicada apenas pela redução da heterozigose. BUVANENDRAN e MAHADEVAN (1975), incluindo os dados de produção de leite e intervalo de partos de vacas  $F_1$  e  $F_2$  Jersey x Sindhi do experimento relatado por WIJERATNE (1970), também observaram

redução de 50% na produção de leite por dia de intervalo de partos, o que confirma a inconsistência dos modelos convencionais para explicar a heterose para produção de leite.

**Tabela XXII - Perda de heterose em populações F<sub>2</sub> Jersey x Sinhala (J x S) e Holandês x Sinhala (H x S)**

Características	Sinhala	F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>	
		H x S	J x S	H x S	J x S
Produção de leite, kg	569	1569	1213	985	807
Duração da lactação, dias	224	327	313	302	273
Período seco, dias	167	66	57	146	139
Intervalo de partos, dias	391	393	370	448	412
Período de serviços, dias	110	116	93	170	132
Taxa de mortalidade, %	0,6	1,1	0	1,7	2,7

Fonte: Adaptado de WIJERATNE (1970).

Em um experimento de cruzamentos na Tailândia, onde os animais foram manejados de acordo com os padrões recomendados para a raça Dinamarquesa Vermelha, MADSEN e VINTHER (1975) observaram que os animais puros produziram mais que os zebrinos (Red Sindhi e Sahiwal), mas tiveram fertilidade e viabilidade muito baixas. Os resultados obtidos quanto às características estudadas e os níveis de heterose são mostrados na Tabela XXIII, onde pode-se observar que a heterose para características de viabilidade e fertilidade foi muito alta, chegando a 100% para taxa de mortalidade dos seis meses de idade até a primeira parição. Para produção de leite por dia de intervalo de partos, a estimativa de heterose foi de 38,5%.

Dados de produção de leite em 70 e 305 dias de lactação e de produção de sólidos totais do leite (305 dias), obtidos durante duas lactações, em vacas das raças Ayrshire, Friesian e Jersey e todas as F<sub>1</sub> e cruzadas de 3 raças, foram analisados por DONALD *et al.* (1977), com o objetivo de comparar as estimativas de heterose obtidas em diferentes grupos genéticos. Os resultados obtidos são mostrados na Tabela XXIV. Todos os cruzamentos tiveram níveis semelhantes de heterose na geração F<sub>1</sub>, para as três características estudadas. Contudo, os produtos cruzados de 3 raças apresentaram, em média, menos da metade da heterose observada na geração F<sub>1</sub> para as mesmas características. Com exceção dos níveis de heterose para as vacas cruzadas Ayrshire x (Friesian x Jersey), os resultados são consistentes com os modelos de epistasia (SHERIDAN, 1981; HILL, 1982) e não com os modelos de dominância e sobredominância para a heterose.

**Tabela XXIII - Desempenho e nível de heterose para várias características em animais puros e cruzados Dinamarquês Vermelho (D), Red Sindhi (RS) e Sahiwal (S) na Tailândia**

Características	Grupos genéticos			Heterose, %
	D	RS + S	F <sub>1</sub>	
Produção de leite, kg	2300	1000	2000	21,2
Abortos, %	21,5	4,6	1,8	-86,2
Natimortos, %	5,1	6,6	4,4	-24,8
Mortalidade 0 - 6 meses, %	7,3	15,5	5,9	-48,3
Mortalidade até 1º parto, %	31,0	20,9	5,9	-77,3
Intervalo de partos, dias	525	467	443	-10,7

Fonte: Adaptado de MADSEN e VINTHER (1975).

**Tabela XXIV - Médias e níveis de heterose para produção de leite de vacas das raças Ayrshire, Friesian e Jersey e cruzadas de 2 e 3 raças (N = número de observações)**

Grupos genéticos	Características *				Heterose, %		
	N	PL, kg	PL70, kg	PST, kg	PL	PL70	PST
<b>Raças paternas:</b>	(87)	(7185)	(2356)	(948)	-	-	-
- Ayrshire (A)	31	6600	2341	847	-	-	-
- Friesian (F)	30	8006	2565	998	-	-	-
- Jersey (J)	26	6949	2161	998	-	-	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(183)	(7482)	(2468)	(994)	(6,11)	(4,75)	(4,85)
- A x F (AF)	48	7632	2548	968	4,51	3,87	4,93
- A x J (AJ)	41	7098	2352	969	4,78	4,49	5,04
- F x J (FJ)	94	7716	2503	1044	3,19	5,92	4,61
<b>Cruzadas de 3 raças:</b>	(145)	(7161)	(2402)	(953)	(-0,33)	(-1,95)	(0,53)
- A x (FJ)	44	7371	2471	2475	4,69	5,23	6,12
- F x (AJ)	40	7135	2430	934	-3,45	0,91	-2,73
- J x (AF)	61	6972	2301	946	-2,16	-0,26	-1,48

Fonte: Adaptado de DONALD *et al.* (1977).

\* PL = produção de leite em 305 dias de lactação;

PL70 = produção de leite em 70 dias de lactação; e

PST = produção de sólidos totais do leite em 305 dias.

Um programa de pesquisa sobre métodos de melhoramento de bovinos de leite para o sul dos Estados Unidos foi iniciado em 1947. A principal conclusão obtida foi que a seleção para produção de leite é mais eficaz para melhorar a eficiência econômica nas regiões de climas quentes do que a seleção para tolerância ao calor (BRANTON *et al.*, 1966), mesmo considerando que os animais cruzados *Bos indicus* x *Bos taurus*, particularmente os da geração F<sub>1</sub>, tiveram crescimento aceitável e tenderam a ser superiores às raças leiteiras especializadas em termos de eficiência reprodutiva e de problemas sanitários. Assim, uma segunda fase experimental foi realizada com o objetivo de avaliar a utilização de cruzamentos entre duas ou mais raças leiteiras, como uma estratégia de melhoramento da adaptabilidade e da produtividade. Os resultados em diferentes locais, para cruzamentos entre Ayrshire, Holstein, Jersey e Pardo Suíço, foram sumarizados por McDOWELL (1982). As estimativas de heterose para várias características variaram de -7,7% (condição corporal na primeira lactação) a 17,9% (produção de leite até 300 dias) e, em geral, foram mais altas (5 a 6%) para características de produção. Os resultados obtidos para características de produção de leite e gordura na primeira lactação, de diferentes grupos genéticos, são sumarizados na Tabela XXV. Observa-se que o aumento na produção de leite variou de -5 a 3,8% em relação ao esperado, mas as vacas cruzadas produziram de 3,7 a 6,4% mais gordura do que a média das três raças puras. Em termos de produção de leite corrigida para as diferenças na porcentagem de gordura no leite, as vacas cruzadas produziram, em média, mais 4% do que aquelas de raças puras.

**Tabela XXV - Desempenhos esperado e observado para características de produção de leite e gordura, na primeira lactação, de vacas puras e cruzadas Ayrshire (A), Holandês (H) e Pardo Suíço (S)**

Tipo de desempenho	Leite		Gordura		% Gordura	
	kg	%	kg	%	kg	%
Esperado <sup>a</sup>	4630	100,0	188	100,0	4,10	100,0
<b>Observado:</b>						
- cruzas de 2 raças	4806	103,8	195	103,7	4,09	99,8
- cruzas de 3 raças	4398	95,0	198	105,3	4,20	102,4
- 5/8 + 3/8b	4605	99,5	200	106,4	4,38	106,8

<sup>a</sup> Médias das três raças puras.

<sup>b</sup> Inclui os seguintes grupos genéticos: 5/8 A + 3/8 (SH), 5/8 S + 3/8 (AH) e 5/8 H + 3/8 (AS).

Fonte: Adaptado de McDOWELL (1982).

Um experimento de cruzamentos sistemáticos entre as raças Ayrshire, Dinamarquesa Vermelha e Friesian foi iniciado em 1972 na Dinamarca (CHRISTENSEN *et al.*, 1984). Dados de produção de leite, gordura e proteína do leite de vários grupos genéticos foram analisados por PEDERSEN e CHRISTENSEN (1989), através do emprego de três modelos mistos incluindo os efeitos aditivos de raça e heterose (modelo de dominância), ou os efeitos de recombinação (modelo de recombinação), ou os efeitos de grupos genéticos (modelo de grupos genéticos), de acordo com as proposições, condições e coeficientes de, respectivamente, DICKERSON (1969), DICKERSON (1973) e ROBISON *et al.* (1980, 1981). As estimativas obtidas nos dois primeiros modelos foram comparadas com aquelas do modelo de grupos genéticos. As médias e os níveis de heterose para produção de leite dos vários grupos genéticos são mostrados na Tabela XXVI, onde os valores apresentados foram calculados como a média ponderada pelo número de observações em cada lactação (Tabela 2 de PEDERSEN e CHRISTENSEN, 1989) e os níveis de heterose são expressos em relação à média ponderada das raças paternas (geração F<sub>1</sub>) e em relação à média ponderada da geração F<sub>1</sub> para os demais grupos genéticos (cruzas de 2 e 3 raças e outras cruzas). A média da heterose para as características de produção de leite, gordura e proteína foi de 7%. Para a produção de leite, a heterose variou de -5,69% (para vacas cruzadas resultantes do uso de touros da raça Dinamarquesa em fêmeas  $\frac{1}{2}$  Ayrshire +  $\frac{1}{4}$  Friesian +  $\frac{1}{4}$  Dinamarquesa) a 12,32 % (para vacas  $\frac{1}{2}$  Friesian +  $\frac{1}{4}$  Ayrshire +  $\frac{1}{4}$  Dinamarquesa). Devido ao efeito da recombinação, a heterose esperada nas gerações secundárias de cruzamentos de duas e três raças foi, em média, próxima a zero, mostrando a importância das interações gênicas não-alélicas na heterose. A quantidade de heterose residual nas gerações secundárias, de acordo com PEDERSEN e CHRISTENSEN (1989), não deve ser estimada com base na heterose na geração F<sub>1</sub> e no grau de heterozigose. Assim, os modelos convencionais não foram adequados para explicar a heterose nas gerações secundárias de cruzamentos entre as raças Ayrshire, Dinamarquesa Vermelha e Friesian, nas condições de ambiente e manejo da Dinamarca. Os resultados obtidos por PEDERSEN e CHRISTENSEN (1989) são consistentes com o modelo de epistasia paterna de SHERIDAN (1981).

SYRSTAD (1989) resumiu os resultados de 14 experimentos de cruzamentos entre raças de *Bos taurus* (Friesian, Jersey e Pardo-Suíço) e de *Bos indicus* (Hariana, Red Sindhi e Sahiwal). O objetivo do trabalho foi comparar o desempenho de animais F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub> para produção de leite, considerando o número de observações em cada grupo genético. As médias e os níveis de heterose absoluta e relativa para as características estudadas são apresentados na Tabela XXVII. Os resultados obtidos por SYRSTAD (1989) mostraram que os animais F<sub>2</sub> tiveram desempenho inferior aos animais F<sub>1</sub> em todas as características consideradas. As maiores diferenças foram observadas para produção de leite durante toda a lactação (-24,37%), produção de leite em 305 dias de lactação (-21,57%) e produção de leite por dia de intervalo de partos (-28,57%). SYRSTAD (1988),

em uma revisão de cruzamentos entre raças européias e zebuínas para produção de leite, obteve estimativas de heterose na geração  $F_1$  (isto é,  $\bar{F}_1 - \bar{P}$ ) de -5,2 meses (-14%) para idade ao primeiro parto, -31 dias (-7%) para intervalo de partos, e 432 kg (27%) para produção de leite. A explicação para a diminuição do desempenho entre as gerações  $F_1$  e  $F_2$  é a redução na heterozigose, como consequência dos acasalamentos entre os animais  $F_1$  para produção dos animais da geração  $F_2$ . Entretanto, a inferioridade dos  $F_2$  em algumas características foi muito pronunciada (Tabela XXVII) para ser explicada apenas pela redução da heterozigose. Assim, a quebra de combinações gênicas epistáticas, presentes nas raças paternas, foi sugerida por SYRSTAD (1989) como a provável causa de redução no desempenho das vacas da geração  $F_2$ , principalmente para as características relativas à produção de leite, descartando as hipóteses de falta de seleção dos touros  $F_1$  e de deterioração das práticas de manejo com o passar do tempo.

**Tabela XXVI - Médias e níveis de heterose para produção de leite em cruzamentos entre as raças Ayrshire, Dinamarquesa Vermelha e Friesian (N = número de observações)**

Grupos genéticos	N	Produção de leite, kg	Heterose, %
<b>Raças paternas:</b>	(533)	(5365)	-
- Ayrshire (A)	130	5724	-
- Dinamarquesa (D)	214	4850	-
- Friesian (F)	189	5700	-
<b>Geração <math>F_1</math>:</b>	(748)	(5867)	(9,36)
- A x D (AD)	320	5930	10,53
- F x D (FD)	428	5819	8,46
<b>Cruzas de 2 raças:</b>	(206)	(5710)	(-2,68)
- D x AD	68	5651	-3,68
- D x FD	80	5606	-4,45
- A x (DAD)	24	5733	-2,28
- F x (DFD)	34	6055	3,20
<b>Cruzas de 3 raças:</b>	(506)	(6196)	(5,61)
- F x (AD)	183	6590	12,32
- A x (FD)	203	6004	2,34
- A x (FAD)	54	6014	2,51
- D x (FAD)	13	5978	1,89
- D x (AFD)	17	5533	-5,69
- F x (AFD)	36	5939	1,23
<b>Outras cruzas:</b>	(19)	(5780)	(-1,48)

Fonte: Adaptado de PEDERSEN e CHRISTENSEN (1989).

**Tabela XXVII - Médias e níveis de heterose para características produtivas de vacas F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub> resultantes de cruzamento entre raças de *Bos taurus* e *Bos indicus***

Características	$\bar{F}_1$	$\bar{F}_2$	$(\bar{F}_2 - \bar{F}_1)$	$(\bar{F}_2 - \bar{F}_1)$ , %
Idade ao primeiro parto, meses	33,0	35,3	2,3	6,97
Intervalo de partos (IP), dias	449	475	26	5,79
Produção de leite (PL), kg	1855	1403	-452	-24,37
Duração da lactação, dias	338	326	-12	-3,55
PL/IP, kg/dia	4,13	2,95	-1,18	-28,57
Produção de leite 305 dias, kg	1674	1313	-361	-21,57

Fonte: Adaptado de SYRSTAD (1989).

A formação de populações mestiças, com aproximadamente  $\frac{5}{8}$  Europeu +  $\frac{3}{8}$  Zebu, tem sido o objetivo final de vários projetos de cruzamento entre raças de *Bos taurus* e de *Bos indicus* nas regiões tropicais. Segundo SYRSTAD (1989), a composição genética de  $\frac{5}{8}$  *Bos taurus* é considerada provavelmente como a proporção mais alta de herança de raças européias que é compatível com a adaptação ao ambiente tropical. Entretanto, alguns resultados experimentais têm mostrado que os animais  $\frac{5}{8}$  Europeu +  $\frac{3}{8}$  Zebu não são superiores aos F<sub>1</sub> para produção de leite, em regime de pasto com ração suplementar, nas condições da Região Sudeste do Brasil (MADALENA, 1989).

VENCOVSKY *et al.* (1970) analisaram os dados de produção de leite obtidos em um projeto particular de desenvolvimento de uma população  $\frac{5}{8}$  Holandês Preto +  $\frac{3}{8}$  Guzerá, em São José do Rio Pardo, SP (Fazenda Graminha). As médias de produção de leite por vaca por ano, de vários grupos genéticos, são mostradas na Tabela XXVIII. A estimativa de heterose para produção de leite foi igual a 29,13%, sendo a diferença entre os F<sub>1</sub>, isto é, (G x H) - (H x G), igual a 24 kg ou 0,95% da média do F<sub>1</sub>. Com base na estimativa de heterose obtida, VENCOVSKY *et al.* (1970) calcularam que os bimestiços resultantes do acasalamento entre F<sub>1</sub> teriam uma redução de 12% na produção de leite, em relação aos F<sub>1</sub>. Os resultados obtidos são consistentes com os modelos convencionais para explicar a heterose. Contudo, a análise dos dados de produção de leite nas gerações secundárias de acasalamentos entre os animais mestiços  $\frac{5}{8}$  Holandês +  $\frac{3}{8}$  Guzerá pode não confirmar essa conclusão, o que mudaria a interpretação do modelo para explicar a heterose.

**Tabela XXVIII - Médias da produção de leite de vários grupos genéticos Holandês x Guzerá (N = número de observações)**

Grupos genéticos	N	Produção de leite	
		kg/vaca/ano	% (F <sub>1</sub> = 100)
<b>Raças paternas:</b>	(51)	(1832)	(72,50)
- Guzerá (G)	34	1582	62,60
- Holandês (H)	17	2332	92,28
F <sub>1</sub> (G x H e H x G):	69	2527	100,00
<b>Retrocruzas:</b>	(160)	(2308)	(91,32)
G x F <sub>1</sub>	46	1992	78,83
H x F <sub>1</sub>	114	2435	96,36
<b>Outras cruzas:</b>	(126)	(2444)	(96,73)
- 1/8 H + 7/8 G	3	1852	73,29
- 3/8 H + 5/8 G	18	2238	88,56
- 5/8 H + 3/8 G	73	2567	101,58
- 7/8 H + 1/8 G	32	2336	92,44

Fonte: Adaptado de VENKOVSKY *et al.* (1970).

Uma outra população com aproximadamente 5/8 Europeu + 3/8 Zebu desenvolvida no Brasil é o gado Pitangueiras. A primeira geração foi produzida pelo cruzamento de touros Red Poll com fêmeas 3/4 Guzerá + 1/4 Red Poll. Após isto, as gerações seguintes foram obtidas através de acasalamentos entre os animais 5/8 Red Poll + 3/8 Guzerá. Resultados sobre vários aspectos produtivos de bovinos Pitangueiras foram sumarizados por LÔBO e REIS (1989). Dados de produção de leite de vacas pertencentes às primeiras cinco gerações foram analisados por LÔBO *et al.* (1984). Dados de idade ao primeiro parto de fêmeas de três gerações foram analisados por LÔBO *et al.* (1988). Os resultados obtidos por esses autores são sumarizados na Tabela XXIX, incluindo aqueles relatados por LÔBO *et al.* (1990) para produção de leite e duração da lactação. Observa-se que há uma redução na produção de leite de, em média, 12% (352 kg) entre a primeira geração e as demais gerações. A maior redução ocorreu entre a primeira e a segunda geração. Para a idade ao primeiro parto houve um aumento de 4,4% (51 dias) da primeira para as outras gerações. Além disso, houve uma pequena redução de 1,25% (3,4 dias) na duração do período de lactação. A proporção de heterose residual na primeira geração de bovinos Pitangueiras é igual a 0,75, uma vez que os pais das fêmeas 5/8 Red Poll + 3/8 Guzerá são touros da raça Red Poll. Nas demais gerações, a heterose residual é proporcional à heterozigose residual (0,47), de

acordo com o modelo de dominância. Isto pode ser uma explicação para a redução no desempenho dos animais nas gerações secundárias. Além disso, as combinações epistáticas estão praticamente intactas na primeira geração, enquanto que elas podem ter sido desfeitas a partir da segunda geração, o que também explicaria parte da redução no desempenho para as várias características. Como a interação aditiva x aditiva parece ser a fonte mais importante de epistasia (KINGHORN, 1987), esse tipo de epistasia pode ser particularmente importante para características que tenham sido submetidas à seleção nas raças paternas por várias gerações, uma vez que as combinações gênicas epistáticas favoráveis, estabelecidas nas raças paternas, podem ser perdidas por segregação nas gerações secundárias de cruzamentos (FALCONER, 1981; KINGHORN, 1982). Os resultados sumarizados na Tabela XXIX não sugerem, por outro lado, ganho epistático para as características estudadas, apesar da seleção para produção de leite (LÔBO e REIS, 1989).

**Tabela XXIX - Médias de produção de leite, duração da lactação e idade ao primeiro parto de vacas Pitangueiras, de acordo com a geração (G1 =  $\frac{5}{8}$  Red Poll +  $\frac{3}{8}$  Guzerá)**

Geração	Produção de leite, kg <sup>a</sup>	Idade ao 1º parto, dias <sup>b</sup>	Produção de leite, kg <sup>c</sup>	Duração da lactação, dias <sup>c</sup>
G1	2877	1167	2995	274
G2	2482	1227	2697	275
G3	2453	1210	2679	266
G4	2479	-	-	-
G5	2514	-	-	-

Fonte: a - LÔBO *et al.* (1984); b - LÔBO *et al.* (1988); c - LÔBO *et al.* (1990).

Dados obtidos em vacas mestiças Holandês-Zebu (Gir e Guzerá), criadas em um rebanho no Estado de São Paulo, foram estudados por POLASTRE *et al.* (1987). As vacas foram classificadas em 9 grupos genéticos, incluindo desde Zebu até Holandês. A idade ao primeiro parto e a duração do período de lactação não foram influenciadas pelo grupo genético das fêmeas. As vacas F<sub>1</sub> tiveram intervalos de partos maiores que as médias de ambas as raças paternas, o que demonstra a ausência de efeitos de heterose. As vacas da raça Holandesa produziram mais leite por lactação do que as mestiças Holandês-Zebu; a diferença entre as médias da F<sub>1</sub> e das raças puras foi de apenas 1,5 kg, o que evidencia a ausência de efeitos da heterose também para produção de leite.

CUNNINGHAM e SYRSTAD (1988) resumiram resultados experimentais envolvendo comparações de bovinos *Bos taurus*, *Bos indicus* e cruzados para produção de leite nos trópicos. Um total de 46 conjuntos de dados foi analisado através de dois métodos (diferenças entre grupos genéticos e regressão múltipla) para idade ao primeiro parto, produção de leite, duração da lactação e intervalo de partos. A heterose foi significativa para todas as características. Na suposição de efeitos aditivos e de dominância, o desempenho dos animais da geração  $F_2$  é esperado ser igual à média entre o  $F_1$  e a média das raças paternas ( $\bar{P}$ ). Os valores observados para idade ao primeiro parto, duração da lactação e intervalos de partos na geração  $F_2$  foram semelhantes aos esperados. Contudo, a produção de leite das vacas  $F_2$  foi muito menor do que a esperada com base no desempenho das vacas  $F_1$  e de raças puras. Este resultado indica que a heterose residual para produção de leite não é proporcional à heterozigose e a questão, segundo CUNNINGHAM (1989), precisa ser pesquisada com mais detalhes porque tem implicações sobre a estratégia de cruzamentos a ser seguida além da geração  $F_1$ .

Os resultados de um experimento de cruzamentos envolvendo seis grupos genéticos de animais puros e cruzados Holandês x Guzerá, criados em dois níveis de manejo na Região Sudeste, foram resumidos por MADALENA (1989). O objetivo do experimento foi comparar estratégias de melhoramento de bovinos de leite através da avaliação de vacas da raça Holandesa (H) e cruzadas Holandês x Guzerá (G), variando de  $\frac{1}{4}$  a  $\frac{7}{8}$  H e incluindo  $\frac{1}{2}$  H,  $\frac{5}{8}$  H (como uma possível nova raça) e  $\frac{3}{4}$  H. Várias características foram medidas e os dados foram analisados de acordo com os modelos de GARDNER e EBERHART (1966) e ROBISON *et al.* (1981), com o objetivo de obter estimativas dos parâmetros  $g$  (diferença genética aditiva entre as raças puras, isto é,  $H - G$ ) e  $h$  (efeitos da heterose individual devidos à dominância e epistasia de acordo com DICKERSON, 1969). A adequação do modelo aditivo-dominante foi testada utilizando-se o teste  $F$  contra a variância residual do modelo de regressão de ROBISON *et al.* (1981), no qual os efeitos  $g$  e  $h$  são substituídos pelo efeito do grupo genético dos animais cruzados. Alguns resultados são resumidos a seguir para ilustrar a magnitude dos efeitos genéticos e da heterose.

Os efeitos da heterose foram significativos para idade e peso à puberdade e idade à primeira concepção (TEODORO *et al.*, 1984), idade ao primeiro parto (LEMONS *et al.*, 1990) e temperamento (MADALENA *et al.*, 1989). As médias dessas características são mostradas na Tabela XXX. Observa-se que os níveis de heterose variaram de 15,1% (peso à puberdade) a -16,7% (temperamento, sendo 1 = muito dócil e 5 = muito indócil), indicando que a heterose pode contribuir para a redução das idades à puberdade (-10,6%), à concepção (-13,2%) e ao primeiro parto (-12,2%).

Para as características relativas à produção de leite e dos componentes do leite (gordura e proteína), bem como para as características acumuladas durante a vida útil das vacas, o modelo aditivo-dominante não foi adequado para a análise dos dados (MADALENA, 1989). Entretanto, quando os dados do grupo genético  $\frac{5}{8}$  Holandês +

$\frac{3}{8}$  Guzerá foram descartados da análise, incluindo somente os dados de  $F_1$  e dos retrocruzados, observou-se um bom ajustamento dos dados. Assim, MADALENA (1989) obteve evidência circunstancial para ação epistática sobre as características de produção e composição do leite, mas a inclusão de efeitos da interação aditiva x aditiva no modelo aditivo-dominante resultou adequada apenas para os dados da segunda lactação. Portanto, apesar da evidência da epistasia, os resultados obtidos não mostraram claramente a inadequação dos modelos convencionais para explicar a heterose. Além disso, quando o conjunto de dados contém apenas as informações do  $F_1$  e dos retrocruzados, os efeitos de dominância e epistasia são confundidos (KINGHORN, 1980; ALENDA e MARTIN, 1981; HILL, 1982; KOCH *et al.*, 1985a).

Informações de cruzamentos envolvendo as raças Dinamarquesa Vermelha, Holandês Vermelho e Branco e Gir, na Fazenda São José (Tapiratiba, SP), foram analisadas por FREITAS (1988) e FREITAS *et al.* (1988 a,b). Os resultados obtidos são sumarizados na Tabela XXXI, de acordo com os grupos genéticos produzidos durante o desenvolvimento do programa, no período de 1971 a 1978. Embora os grupos genéticos tenham se comportado diferentemente quanto à duração da lactação, os dados de produção de leite foram ajustados para uma mesma duração e as lactações com menos de 120 dias foram excluídas. Contudo, os resultados obtidos sugerem que o cruzamento de duas raças apresentou maior vantagem do que o cruzamento de três raças para produção de leite e intervalo de partos. De acordo com FREITAS *et al.* (1988a), as vacas  $F_1$  Dinamarquês x Gir tiveram menor idade ao primeiro parto (1116 dias) do que os demais grupos genéticos e as vacas retrocruzadas  $\frac{3}{4}$  Holandês +  $\frac{1}{4}$  Gir (H x HG) o pior desempenho produtivo (kg de leite/dia de vida) durante a permanência no rebanho. A produção de leite por dia de intervalo de partos, no entanto, foi menor para os grupos genéticos de vacas cruzadas de três raças do que nos demais (FREITAS *et al.*, 1988b). Tendo em vista os resultados aparentemente conflitantes, MADALENA (1989) sugeriu que uma análise das informações, incluindo outras características mais relevantes, talvez mostre que os grupos genéticos com genes das raças Dinamarquês Vermelha, Holandesa Vermelha e Branca e Gir não são inferiores aos grupos de vacas cruzadas de duas raças (H x G, D x G,  $\frac{3}{4}$  H +  $\frac{1}{4}$  G, etc.). FREITAS *et al.* (1991), após análise dos dados de produção de leite ajustada para 305 dias de lactação, concluíram que não houve vantagem da utilização da raça Dinamarquesa Vermelha em cruzamentos com fêmeas mestiças Holandês - Gir.

Os dados de um experimento de cruzamentos entre as raças Gir (G), Holandesa (H), Jersey (J) e Pardo-Suíça (S), conduzido no Campo Experimental Fazenda Santa Mônica, Valença, RJ, foram analisados por TEODORO *et al.* (1993 a,b). Não foram observadas diferenças significativas entre os grupos genéticos avaliados (H x G, J x HG e S x HG) para duração do intervalo de partos e produções de leite, gordura e proteína por dia de intervalo de partos. No entanto, as filhas de touros da raça Jersey e vacas mestiças Holandês x Gir (J x HG) foram significativamente mais precoces à puberdade,

à primeira concepção e ao primeiro parto do que as dos demais grupos genéticos, mas mais leves naquelas idades. TEODORO *et al.* (1994) relataram que não houve diferenças significativas entre os grupos genéticos quanto às produções de leite, gordura e proteína ajustadas para 305 dias de lactação, mas o período de lactação do grupo Holandês: Gir foi maior do que nos demais.

**Tabela XXX - Médias e níveis de heterose de características produtivas em fêmeas de seis grupos genéticos Holandês x Guzerá (H x G)**

Características	Grupo genético H x G						Heterose, %
	¼	½	5/8	¾	7/8	H	
Idade à puberdade, dias	770	725	799	788	777	803	-10,6
Peso à puberdade, kg	309	334	316	311	303	298	15,1
Idade à concepção, dias	865	773	867	808	852	837	-13,2
Idade ao 1º parto, dias	1337	1169	1381	1274	1336	1327	-12,2
Temperamento, 1 - 5 pontos	3,4	2,0	2,5	2,1	2,1	1,4	-16,7

Fontes: Adaptado de TEODORO *et al.* (1984), MADALENA *et al.* (1989) e LEMOS *et al.* (1990).

Os experimentos de cruzamento entre diferentes raças de bovinos de leite, revisados nesse trabalho, incluem amostras de várias raças, muitas delas repetidas em mais de uma oportunidade. Os modelos convencionais foram consistentes para explicar a heterose em apenas três dos experimentos sumarizados. Evidências para a epistasia foram encontradas na maioria dos experimentos, principalmente para produção de leite e características relacionadas com componentes do leite (% de gordura, % de proteína, sólidos totais). Como os experimentos incluem raças diferentes, é difícil sumarizar os resultados em uma conclusão generalizada para os sistemas de cruzamento. No entanto, devido à obtenção de resultados conflitantes para amostras das mesmas raças em diferentes locais, pode-se inferir que há dificuldades na extrapolação de informações sobre cruzamentos, não apenas entre raças, mas também entre diferentes linhagens da mesma raça.

Por outro lado, uma importante conclusão pode ser feita a respeito da predição do desempenho de animais cruzados com base nas médias das populações paternas e da F<sub>1</sub>. O nível de heterose residual em gerações secundárias de cruzamento não deve ser previsto com base naquelas médias. Assim, há necessidade de se obter informações sobre o desempenho de populações cruzadas, além da geração F<sub>1</sub>, para a recomendação

de programas de cruzamento. Entre as informações necessárias, a determinação da magnitude das perdas por recombinação é a mais importante, uma vez que ela pode servir como parâmetro para a tomada de decisão quanto à estratégia de utilização de recursos genéticos mais adequada para uma região. Infelizmente, os experimentos revisados nesse trabalho não foram estruturados para a obtenção de estimativas de perdas por recombinação. Portanto, não foi possível sumarizar os resultados em termos da magnitude das perdas por recombinação em sistemas de cruzamento entre raças de bovinos de leite.

**Tabela XXXI - Médias das características produtivas e % do F<sub>1</sub> de vários grupos genéticos Dinamarquês Vermelho (D), Holandês Vermelho e Branco (H) e Gir (G)**

Grupos Genéticos	Produção de Leite		Intervalo de Partos		Duração Lactação	
	kg	%	dias	%	dias	%
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(3513)	(100,0)	(406)	(100,0)	(297)	(100,0)
H x G (HG)	3490	99,3	405	99,8	297	100,0
D x G (DG)	3635	103,5	410	101,0	298	100,3
<b>Retrocruzas:</b>	(3620)	(100,2)	(412)	(101,5)	(311)	(104,7)
H x HG (HHG)	3548	101,0	412	101,5	309	104,0
H x HHG (HHHG)	3245	92,4	-	-	329	110,8
<b>Cruzas de 3 raças:</b>	(3336)	(95,0)	(430)	(105,9)	(317)	(106,7)
D x HG	3366	95,8	428	105,4	316	106,4
D x HHG	3284	93,5	432	106,4	321	108,1
D x HHHG	3163	90,0	445	109,6	318	107,1

Fonte: Adaptado de FREITAS (1988) e FREITAS *et al.* (1988 a,b).

### 5.3. Bovinos de corte

Vários experimentos de cruzamento entre raças de bovinos de corte têm sido realizados em diferentes locais. No entanto, poucos são aqueles em que a obtenção de estimativas de heterose residual e perdas por recombinação é possível.

Os níveis de heterose para um grande número de características foram sumarizados por CUNDIFF (1970) e LONG (1980) e são mostrados na Tabela XXXII. Estes resultados foram derivados de experimentos em dialelo completo, envolvendo todas as raças paternas e os diferentes grupos genéticos de animais cruzados, inclusive os

recíprocos. LONG (1980) também calculou estimativas das diferenças máximas entre os grupos genéticos de animais cruzados para várias características, com base nos experimentos de caracterização de raças paternas, e das diferenças recíprocas nos experimentos em dialelo completo (Tabela XXXIII). As estimativas de heterose proporcionam informações sobre as respostas genéticas não-aditivas esperadas em programas de cruzamento. Com exceção do nível de heterose para distocia, que foi desfavorável (+ 41,1%), as demais estimativas são favoráveis para as características incluídas na Tabela XXXII. Contudo, as estimativas de heterose foram, em média, praticamente nulas para taxa de sobrevivência dos bezerros ao nascimento, duração do período de gestação, rendimento e qualidade da carcaça.

**Tabela XXXII - Médias e amplitudes de variação da heterose para características de bovinos de corte (N = número de experimentos)**

Características	Heterose, %	Amplitude	N
Taxa de natalidade	3,8	-12,2 a 14,6	10
Sobrevivência ao nascimento	0,8	-1,0 a 3,1	5
Sobrevivência à desmama	2,5	-2,9 a 15,1	11
Idade à puberdade	-3,0	-10,0 a 4,0	7
Período de gestação	0,1	-0,1 a 0,2	2
Distocia	41,1	1,3 a 64,6	4
Peso ao nascimento	3,6	1,0 a 10,8	8
Ganho do nascimento à desmama	4,5	2,8 a 8,2	7
Peso à desmama	5,6	2,8 a 15,9	13
Peso aos 12 meses	5,4	2,0 a 10,8	7
Peso aos 18 meses	4,2	1,3 a 7,7	11
Rendimento de carcaça	0,5	0,0 a 0,8	4
Qualidade de carcaça	0,8	- 2,8 a 2,9	8

Fonte: Adaptado de LONG (1980).

As diferenças máximas entre as médias dos grupos genéticos de animais cruzados indicam a magnitude dos efeitos que pode ser atingida para uma característica através da seleção de touros cruzados superiores ou de raças puras. As diferenças entre os recíprocos, por outro lado, são uma indicação da importância da direção do cruzamento, isto é, qual das raças deve ser a raça paterna e qual deve ser a raça materna. Os valores desses parâmetros são funções das raças envolvidas em um determinado experimento. Na Tabela XXXIII pode-se observar que, para cada característica, a diferença recíproca é menor, em média, que a respectiva diferença máxima, indicando a importância da seleção de touros para utilização em sistemas de cruzamento, tanto

de raças puras como touros cruzados. As diferenças recíprocas foram, em média, próximas de zero para período de gestação e rendimento de carcaça, mas podem ser utilizadas como critério de escolha de raças paternas e maternas em sistemas de cruzamento de bovinos de corte, para outras características, principalmente dificuldade de parto (distocia).

**Tabela XXXIII - Médias (%) e amplitudes de variação (A) das diferenças máximas e recíprocas para características de bovinos de corte (N = número de experimentos)**

Características	Diferenças máximas			Diferenças recíprocas		
	%	A	N	%	A	N
Taxa de natalidade	-	-	-	6,1	0 a 19,6	9
<b>Taxa de sobrevivência:</b>						
- ao nascimento	6,1	2,3 a 10,1	5	3,3	1,4 a 6,6	5
- à desmama	9,1	4,1 a 14,0	4	5,7	2,6 a 12,7	10
Idade à puberdade	-20,5	-	1	-	-	-
Período de gestação	2,5	1,2 a 4,2	5	0,7	0,4 a 0,9	2
Distocia	145,8	68,4 a 260,1	5	94,5	0 a 138,5	4
Peso ao nascimento	16,8	13,6 a 26,1	6	3,9	0,7 a 7,7	7
Ganho até desmama	7,4	3,8 a 11,1	5	8,6	5,6 a 15,3	6
Peso à desmama	9,2	5,8 a 12,5	7	4,6	0,5 a 13,2	11
Peso aos 12 meses	12,3	6,2 a 17,3	4	5,0	2,5 a 8,1	6
Peso aos 18 meses	10,0	6,9 a 11,1	5	3,2	0,4 a 6,2	9
Rendimento de carcaça	2,5	2,0 a 3,2	3	0,6	0,2 a 1,0	3
Qualidade de carcaça	15,2	11,4 a 18,6	3	4,9	0,4 a 10,0	7

Fonte: Adaptado de LONG (1980).

Para as condições de ambiente e com os recursos genéticos disponíveis para produção de carne bovina na América Latina, especialmente no Brasil, poucos experimentos de cruzamento foram conduzidos com o objetivo de obter estimativas de heterose para características de importância econômica. Os resultados obtidos em projetos experimentais de cruzamento entre raças de bovinos de corte, na América tropical, foram sumarizados por PLASSE (1983, 1989) e as médias das estimativas da heterose são mostradas na Tabela XXXIV.

BARBOSA e DUARTE (1989) e BARBOSA (1990a) revisaram a literatura sobre cruzamentos e raças sintéticas no Brasil e obtiveram as médias e amplitudes das estimativas constantes na Tabela XXXV. As médias das estimativas de heterose, considerando as mesmas características, são semelhantes para as condições de

ambiente da América Latina tropical e do Brasil. Por outro lado, as médias da heterose em cruzamentos na América Latina e no Brasil são maiores que aquelas sumarizadas por LONG (1980), como pode ser visto nas Tabelas XXXII, XXXIV e XXXV. Isto é uma indicação da diferença entre os conjuntos de dados analisados. A revisão de LONG (1980) incluiu muitos resultados de cruzamentos entre raças de *Bos taurus* (principalmente Angus, Hereford e Shorthorn), enquanto que tanto PLASSE (1983, 1989) como BARBOSA e DUARTE (1989) sumarizaram resultados de cruzamentos entre raças de *Bos taurus* e *Bos indicus*. Os efeitos da heterose são maiores em cruzamentos entre raças de *Bos taurus* e *Bos indicus* do que entre raças de *Bos taurus* (KOCH *et al.*, 1989) ou entre raças de *Bos indicus* (PLASSE, 1989).

**Tabela XXXIV - Médias e amplitudes de variação das estimativas de heterose, para várias características de bovinos de corte, na América Latina tropical (N = número de estimativas)**

Características	Heterose, %	Amplitude	N
Peso ao nascimento	8,8	5 a 13	5
Ganho até a desmama	11,8	11 a 15	4
Peso à desmama	11,0	9 a 13	5
Ganho após a desmama	29,5	23 a 41	4
Peso após a desmama	15,5	12 a 19	4
Idade à puberdade	-11,0	-	1
Peso à puberdade	11,0	-	1
Taxa de concepção	13,5	9 a 16	4

Fonte: Adaptado de PLASSE (1983, 1989).

**Tabela XXXV - Médias e amplitudes de variação das estimativas de heterose, para várias características de bovinos de corte, no Brasil (N = número de estimativas)**

Características	Heterose, %	Amplitude	N
Peso ao nascimento	7,5	5,8 a 9,1	3
Peso à desmama	11,6	9,7 a 15,2	3
Peso após a desmama	9,4	-13,1 a 20,6	10
Ganho em confinamento	16,3	0,5 a 30,4	5
Consumo matéria seca	-3,4	-10,3 a 6,5	4
Peso da carcaça	10,5	-	1
Rendimento da carcaça	2,9	-	1

Fonte: Adaptado de BARBOSA e DUARTE (1989) e BARBOSA (1990a).

Os resultados obtidos na América Latina tropical, Argentina, Uruguai e no Brasil são relativos à utilização de touros de raças européias (*Bos taurus*) em cruzamentos com fêmeas de raças zebuínas (*Bos indicus*) e Criollo. Assim, grande parte das estimativas refere-se à superioridade dos animais cruzados em relação aos das raças puras (européias ou zebuínas), como pode ser visto na Tabela XXXVI. A superioridade dos animais cruzados é de magnitude média (10 a 20%) para a maioria das características de crescimento e de reprodução. Os ganhos para rendimento de carcaça e produtividade, por outro lado, são bastante modestos (aproximadamente 5%). A produção de leite nas vacas cruzadas é 68% superior àquela observada nas vacas de raças puras. As médias das estimativas de superioridade dos cruzados em relação aos puros são muito semelhantes, para cada característica correspondente, às diferenças máximas obtidas por LONG (1980), como pode ser visto na Tabela XXXII.

**Tabela XXXVI - Médias e amplitudes de variação das estimativas de superioridade dos animais cruzados em relação aos de raças puras para várias características em bovinos de corte (N = número de estimativas)**

Características	Heterose, %	Amplitude	N
Peso ao nascimento	17,8	4 a 37	56
Ganho até a desmama	9,6	1 a 23	37
Peso à desmama	10,9	3 a 25	30
Ganho após a desmama	17,7	2 a 37	20
Pesos após a demama	11,4	6 a 18	28
Ganho em confinamento	19,0	17 a 22	10
Peso da carcaça	24,0	18 a 55	22
Rendimento da carcaça	5,0	4 a 9	17
Idade ao abate	-10,8	3 a -21	25
Idade à puberdade	-11,5	-11 a -16	4
Peso à puberdade	3,5	2 a 4	3
Taxa de concepção	18,4	0 a 56	11
Taxa de mortalidade	-18,0	2 a -48	6
Produção de leite	68,0	48 a 87	3
Índices de produtividade	5,9	-17 a 35	15

Fonte: Adaptado de BARBOSA e DUARTE (1989), JOANDET (1989) e PLASSE (1983, 1989).

Os efeitos da heterose residual e da perda por recombinação nas gerações secundárias de cruzamento entre raças de bovinos de corte são discutidos a seguir, de

maneira semelhante àquela observada para bovinos de leite, exceto quanto à maior ênfase em experimentos que permitam a obtenção de estimativas de perdas por recombinação, utilizando as equações propostas por KOCH *et al.* (1985a) e SYRSTAD (1989).

DAMON *et al.* (1959) avaliaram Charolês, Hereford, Angus, Shorthorn, Brahman e Brangus (aproximadamente  $\frac{5}{8}$  Angus +  $\frac{3}{8}$  Brahman), como raças paternas, sobre fêmeas das raças Angus, Brahman, Brangus e Hereford, na região do Golfo dos Estados Unidos. Os resultados obtidos para peso à desmama (180 dias de idade), de acordo com a raça materna, são apresentados na Tabela XXXVII. As vacas Brangus desmamaram bezerros mais pesados do que as vacas Angus, Brahman e Hereford, sugerindo heterose residual para habilidade materna na raça Brangus, uma vez que todas as vacas foram acasaladas com touros das mesmas seis raças.

**Tabela XXXVII - Médias e diferenças para peso à desmama dos bezerros de acordo com a raça materna (N = número de observações)**

Raça materna	N	Média, kg	Diferenças, kg		
			Brahman	Angus	Hereford
Brangus	163	201	8**	15**	18**
Brahman	150	193		7*	10**
Angus	145	186			3 <sup>ns</sup>
Hereford	139	183			-

\*\* (P < 0,01); \* (P < 0,05); <sup>ns</sup> (P > 0,05).

Fonte: DAMON *et al.* (1959).

Diferenças significativas para peso aos 180 dias de idade foram observadas por ELLIS (1963) em cruzamentos envolvendo as raças Brahman e Hereford, na Estação Experimental de McGregor, Texas. Os resultados são mostrados na Tabela XXXVIII, onde pode ser visto que não houve redução da heterose na geração F<sub>2</sub>. Estimativas de perdas por recombinação de -8,4 kg e -0,5 kg foram obtidas pela aplicação das equações propostas por SYRSTAD (1989) para, respectivamente, ausência e presença de efeitos maternos, indicando que os modelos convencionais da heterose são consistentes para explicar parte da heterose residual na geração F<sub>2</sub>. A heterose materna para peso aos 180 dias de idade foi de 7,3%, enquanto a heterose total na geração F<sub>2</sub> foi de 16,2%. Assim, os modelos convencionais são suficientes para explicar os 8,9 pontos percentuais de heterose individual na F<sub>2</sub>, em relação à heterose na geração F<sub>1</sub> (13,3%), uma vez que aproximadamente metade da heterose na F<sub>1</sub> (6,7%) é perdida pela redução da

heterozigose da geração F<sub>1</sub> para a F<sub>2</sub>. A estimativa de perda por recombinação individual, de acordo com a equação de KOCH *et al.* (1985a), foi igual a -8 kg, muito semelhante àquela obtida pela aplicação da equação proposta por SYRSTAD (1989). Deve-se ressaltar que o sinal negativo das estimativas de perdas por recombinação significa, na realidade, um ganho epistático; para verificar isso, basta lembrar que os contrastes são descritos em função de diferenças em relação à média da geração F<sub>2</sub>, como pode ser visto no item sobre perdas por recombinação.

**Tabela XXXVIII - Médias e níveis de heterose, em bezerros puros e cruzados Brahman x Hereford, para peso aos 180 dias de idade (desmama), em McGregor, Texas**

Grupos genéticos	Peso aos 180 dias de idade	
	Média, kg	Heterose, %
<b>Raças paternas:</b>	(173)	-
- Brahman (B)	171	-
- Hereford (H)	174	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(196)	(13,3)
- B x H (BH)	193	11,6
- H x B (HB)	200	15,6
<b>Retrocruzas:</b>	(194)	(12,1)
- B x BH	198	14,5
- H x BH	202	16,8
- BH x B	189	9,2
- BH x H	186	7,5
<b>Geração F<sub>2</sub>:</b>	(201)	(16,2)
- BH x BH	201	16,2

Fonte: Adaptado de ELLIS (1963).

O desempenho dos animais puros e cruzados Brahman x Hereford em confinamento foi estudado por CARTWRIGHT *et al.* (1964) na Estação Experimental de McGregor, Texas. As médias e os níveis de heterose para ganho de peso durante 140 dias de confinamento são apresentados na Tabela XXXIX, onde observa-se que a superioridade do F<sub>1</sub> em relação à média das raças paternas foi de 10,7%. Entretanto, a estimativa de perda por recombinação, na ausência de efeitos maternos, foi igual a 0,036 kg/dia, o que representa uma perda de 3,6% em relação à média das raças puras. Assim, para ganho de peso em confinamento de bezerros Brahman x Hereford, o modelo de

epistasia paterna é consistente com os resultados obtidos por CARTWRIGHT *et al.* (1964).

**Tabela XXXIX - Médias e níveis de heterose para ganho de peso em confinamento de animais puros e cruzados Brahman x Hereford, McGregor, Texas**

Grupos genéticos	Ganho de peso em confinamento	
	Média, kg/dia	Heterose, %
<b>Raças paternas:</b>	(0,999)	-
- Brahman (B)	0,926	-
- Hereford (H)	1,071	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(1,106)	(10,7)
- B x H (BH)	1,108	10,9
- H x B (HB)	1,103	10,4
<b>Geração F<sub>2</sub>:</b>	(0,981)	(-1,8)
- HB x HB	0,981	-1,8

Fonte: Adaptado de CARTWRIGHT *et al.* (1964).

KIDDER *et al.* (1964) compararam os desempenhos quanto ao peso em várias idades de bovinos das raças Brahman e Devon e seus produtos de cruzamento (F<sub>1</sub>, retrocruzadas, cruzados de duas raças em cruzamento rotacionado e F<sub>2</sub>). Embora a maioria dos bezerros tenha sido produzida por touros Brahman em vacas Devon, apenas as médias do F<sub>1</sub> são mostradas na Tabela XL, uma vez que ambos os recíprocos tiveram desempenhos semelhantes. As duas populações de retrocruzadas também apresentaram desempenhos semelhantes. A população sintética (F<sub>2</sub><sup>+</sup>) foi obtida pelo acasalamento de touros cruzados Brahman x Devon com fêmeas cruzadas e possuía um pouco mais de genes da raça Devon do que da raça Brahman. Como os animais da raça Devon foram superiores aos da raça Brahman para as características de crescimento, a população sintética tenderia a superestimar o nível de heterose residual nas populações secundárias. Como pode ser observado na Tabela XL, a proporção da heterose, relativa à geração F<sub>1</sub>, nos retrocruzadas, cruzados de duas raças e na população sintética diminuiu com o aumento da idade dos animais. Para pesos aos 12 e 18 meses e, especialmente, para o ganho de peso dos 12 aos 18 meses de idade, a heterose da geração F<sub>1</sub> foi bastante reduzida nas outras gerações, principalmente na F<sub>2</sub>. Estes resultados são compatíveis

com o modelo de epistasia paterna para a heterose (SHERIDAN, 1981) nos pesos aos 12 e 18 meses de idade e ganho de peso dos 12 aos 18 meses de idade.

**Tabela XL - Médias e níveis de heterose para características de crescimento de animais Brahman, Devon e cruzados Brahman x Devon (H, % = heterose)**

Grupos genéticos	Peso desmama		Peso 12 meses		Peso 18 meses	
	kg	H, %	kg	H, %	kg	H, %
Raças puras	154,2	-	210,5	-	274,9	-
Geração F <sub>1</sub>	180,5	17,1	246,8	17,2	315,7	14,8
Retrocruzadas	181,4	17,6	233,6	11,0	295,3	7,4
Cruzadas de 2 raças	178,3	15,6	232,2	10,3	296,6	7,9
Geração F <sub>2</sub> <sup>+</sup>	170,1	10,3	212,3	0,9	276,7	0,7

Fonte: Adaptado de KIDDER *et al.* (1964).

Para cruzamentos entre Angus e Brahman, KIDDER *et al.* (1964) relataram os resultados sumarizados na Tabela XLI. A população de animais retrocruzadas não apresentou nenhuma heterose residual para ganho de peso dos 12 aos 18 meses de idade, indicando que os modelos convencionais não são compatíveis para explicar a heterose. As médias apresentadas nas Tabelas XL e XLI mostram que as gerações F<sub>1</sub> foram superiores às gerações de retrocruzadas para pesos aos 12 e 18 meses de idade, indicando que a heterose individual foi mais importante do que a heterose materna para essas características. Não é possível obter estimativas de perdas por recombinação, de acordo com as equações de SYRSTAD (1989), para os dados apresentados na Tabela XLI porque a geração F<sub>2</sub> não foi avaliada no experimento de cruzamentos.

Dados de peso à desmama (205 dias de idade) de bezerros Hereford e mestiços resultantes de cruzamento rotacionado entre touros de várias raças puras (Angus, Charolês, Hereford e Shorthorn) com vacas cruzadas Brahman x Europeu foram analisados por TOVAR (1965). Animais F<sub>2</sub> Brahman x Hereford foram produzidos e avaliados durante dois anos, sendo mantida uma população de Hereford durante todo o experimento. As médias do peso à desmama e as diferenças relativas entre grupos genéticos cruzados e a raça Hereford, quando contemporâneos, são apresentadas na Tabela XLII. Os bezerros Hereford foram sempre mais leves que os demais à desmama. Os retrocruzadas Hereford x (Brahman x Hereford) e os F<sub>2</sub> Brahman x Hereford tiveram desempenhos semelhantes, indicando que as perdas por recombinação foram

praticamente nulas, quando se considerou a diferença no desempenho dos bezerros Hereford puros; nesse caso, a estimativa de perda por recombinação foi de -0,15 kg. Assim, os modelos convencionais para a heterose são consistentes para explicar o desempenho superior dos bezerros cruzados Brahman x Hereford. Os produtos de cruzamentos rotacionados de três e quatro raças foram superiores ao retrocruzamento com Hereford, produção de F<sub>2</sub> e cruzamento rotacionado com cinco raças, sendo a média das diferenças igual a 8,9 pontos percentuais, com amplitude de variação de 10,2 pontos percentuais.

**Tabela XLI - Médias (em kg) e níveis de heterose para características de crescimento de animais Angus, Brahman e cruzados Angus x Brahman na Flórida (H, % = heterose)**

Características	Raças puras		F <sub>1</sub>		Retrocruzas	
	kg	H, %	kg	H, %	kg	H, %
Peso à desmama	147,9	-	163,3	10,4	191,4	29,4
Peso aos 12 meses	193,2	-	234,1	21,2	222,7	15,3
Peso aos 18 meses	256,3	-	313,4	22,3	284,4	11,0
Ganho 12-18 meses	63,1	-	79,3	25,7	61,7	-2,2

Fonte: Adaptado de KIDDER *et al.* (1964).

CHAGAS (1966) avaliou a eficiência reprodutiva de vacas das raças Brahman e Hereford e cruzadas Brahman x Hereford e Angus x Brahman x Hereford na região do Golfo do Texas, Estados Unidos. As médias estimadas por quadrados mínimos para percentagens de fecundação, nascimento e desmama, bem como os níveis de heterose, são sumarizados na Tabela XLIII. Verifica-se que as vacas F<sub>1</sub> Brahman x Hereford foram, em média, 15,6% superiores às vacas puras quanto à porcentagem de bezerros desmamados, quando acasaladas com touros das raças Angus (5,2%), Brahman (18,2%) e Hereford (24,7%). As vacas cruzadas Angus x Brahman x Hereford, acasaladas com touros Angus, tiveram o melhor desempenho (29,9%) quanto à taxa de desmama. Estes resultados sugerem que a heterose materna é mais importante que a heterose individual para características de eficiência reprodutiva, uma vez que as vacas cruzadas de três raças foram superiores às da geração F<sub>1</sub>. Devido à ausência da geração F<sub>2</sub> no experimento, não é possível obter estimativas de perdas (ou ganhos) por recombinação para as características estudadas, mas os resultados são consistentes com o modelo aditivo-dominante para a heterose.

**Tabela XLII - Médias e diferenças relativas (Hereford = 100) para peso aos 205 dias de idade em bezeros Hereford e cruzados Europeu x Brahman (B)**

Grupos genéticos contemporâneos	Peso aos 205 dias de idade	
	Média, kg	%
Hereford (H)	202,8	100,0
H x BH	232,2	114,5
Hereford (H)	190,7	100,0
F <sub>2</sub> BH	220,4	115,6
Hereford (H)	185,8	100,0
Charolês x BH (CBH)	231,5	124,6
Hereford (H)	172,5	100,0
Angus x CBH (ACBH)	211,1	122,4
Hereford (H)	172,1	100,0
Angus x CBH	213,6	124,1
Shorthorn x ABCH	196,9	114,4

Fonte: Adaptado de TOVAR (1965).

**Tabela XLIII - Médias e níveis de heterose para percentagens de fecundação, nascimento e desmama de vacas puras e cruzadas Brahman, Hereford e Angus (H, % = heterose relativa à média das raças paternas)**

Grupos genéticos das vacas	Fecundação		Nascimento		Desmama	
	%	H, %	%	H, %	%	H, %
<b>Raças puras:</b>	(86)	-	(84)	-	(77)	-
- Brahman (B)	86	-	82	-	72	-
- Hereford (H)	87	-	85	-	82	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(91)	(5,8)	(90)	(7,1)	(89)	(15,6)
- Angus x BH (ABH)	83	-3,5	82	-2,4	81	5,2
- Brahman x BH	91	5,8	91	8,3	91	18,2
- Hereford x BH	98	13,9	96	14,3	96	24,7
<b>Cruzas de 3 raças:</b>	(100)	(16,3)	(100)	(19,0)	(100)	(29,9)
- Angus x ABH	100	16,3	100	19,0	100	29,9

Fonte: Adaptado de CHAGAS (1966).

GAINES *et al.* (1970) compararam animais de raças puras, F<sub>1</sub> e cruzados de três raças, filhos de vacas de raças puras, para ganho de peso da desmama (206 dias de idade) até ao abate (472 dias de idade). As raças envolvidas no experimento foram Angus, Hereford e Shorthorn. Os resultados obtidos são mostrados na Tabela XLIV, onde pode-se observar que os F<sub>1</sub> apresentaram níveis de heterose semelhantes, enquanto que a média dos cruzados de três raças foi um pouco menos da metade da heterose das populações F<sub>1</sub>. Estes resultados são consistentes com a presença de heterose devido à epistasia paterna, uma vez que a redução da heterose foi maior que a esperada.

**Tabela XLIV - Médias e níveis de heterose para ganho de peso da desmama ao abate em vários grupos genéticos Angus, Hereford e Shorthorn**

Grupos genéticos	Ganho de peso, kg	Heterose, %
<b>Raças puras:</b>	(234,1)	-
- Angus (A)	223,6	-
- Hereford (H)	241,6	-
- Shorthorn (S)	237,0	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(247,2)	(5,6)
- A x H (AH)	247,9	6,6
- A x S (AS)	240,5	4,4
- H x S (HS)	253,2	5,8
<b>Cruzas de 3 raças</b>	(240,2)	(2,8)

Fonte: Adaptado de GAINES *et al.* (1970).

MEYERHOEFFER (1972), comparando bovinos das raças Angus e Brahman com populações F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub> para peso à desmama, observou que a população F<sub>3</sub> apresentou aproximadamente 90% da heterose presente na geração F<sub>1</sub> Angus x Brahman (incluindo os recíprocos). O nível de heterose para peso à desmama na geração F<sub>3</sub>, mais alto do que o esperado com base na heterose observada na geração F<sub>1</sub>, não pode ser explicado pelos modelos convencionais nem pelo modelo de epistasia paterna envolvendo genes complementares. Entretanto, apesar de não se ter informações sobre seleção nas diferentes gerações, SHERIDAN (1981) sugere que o padrão de heterose observado na F<sub>3</sub> é consistente com o modelo de epistasia paterna envolvendo genes duplicados.

SEIFERT e KENNEDY (1972) relataram resultados comparativos de populações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub> de dois grupos genéticos envolvendo Africander x Shorthorn-Hereford (AX) e

Brahman x Shorthorn-Hereford (BX), avaliadas na Austrália (Rockhampton) através de dois índices de produtividade, medidos pela relação entre quilogramas de carne produzidos por vaca em reprodução à desmama (250 dias de idade) e aos 820 dias de idade. As médias e as diferenças relativas ( $F_2 - F_1$ , em % do  $F_1$ ) são mostradas na Tabela XLV. Observa-se que a redução no desempenho foi maior nas populações BX do que nas populações AX, principalmente devido à redução da eficiência reprodutiva das vacas  $F_2$  do grupo BX. Por outro lado, se a redução de 27,9% no índice de produtividade à desmama do grupo BX fosse explicada pela redução na heterozigose, isto significaria que a média das raças paternas, isto é,  $\bar{P} = \bar{F}_1 - 2(\bar{F}_1 - \bar{F}_2)$ , seria menor que a metade da média da geração  $F_1$ ; a heterose na geração  $F_1$  teria que ser maior que 100%, o que seria pouco provável. Assim, os modelos convencionais para heterose não são consistentes para explicar a redução na heterose das gerações  $F_1$  e  $F_2$  dos grupos genéticos AX e BX. A redução na heterose, em ambos os grupos genéticos, pode ser atribuída às perdas por recombinação na geração  $F_2$  e isto, por sua vez, confirma o modelo da epistasia paterna como explicação da heterose observada em gerações secundárias de cruzamentos.

**Tabela XLV - Médias e diferenças relativas, para quilogramas de carne produzidos por vaca em reprodução à desmama (IPD) e aos 820 dias de idade (IPA), em populações  $F_1$  e  $F_2$  Africander x Hereford-Shorthorn (AX) e Brahman x Hereford-Shorthorn (BX).**

Grupos genéticos	Geração	IPD, kg/vaca	IPA, kg/vaca
AX	$F_1$	132,6	253,0
	$F_2$	111,7	208,4
	$F_2 - F_1$	-20,9	-44,6
	$(F_2 - F_1)/F_1$ , %	-15,8	-17,6
BX	$F_1$	128,2	217,6
	$F_2$	92,4	171,9
	$F_2 - F_1$	-35,8	-45,7
	$(F_2 - F_1)/F_1$ , %	-27,9	-21,0

Fonte: Adaptado de SEIFERT e KENNEDY (1972).

Um experimento de cruzamentos entre Angus, Charolês e Hereford, conduzido pelo Departamento de Agricultura da Carolina do Norte, Estados Unidos, foi analisado por DILLARD *et al.* (1980) quanto aos pesos ao nascimento e à desmama e o ganho do nascimento até a desmama.

Os resultados obtidos são mostrados na Tabela XLVI. As estimativas de heterose foram maiores para ganho do nascimento à desmama do que para os pesos ao nascimento e à desmama. A comparação dos modelos utilizados na análise dos dados (modelo de grupos genéticos e modelo de regressão) indicou que a heterose materna, epistasia e ligação podem ter contribuído para as diferenças entre grupos genéticos para peso à desmama e ganho de peso do nascimento à desmama, mas estes efeitos adicionais (isto é, além de grupos genéticos) explicariam apenas 1% da variância. Assim, os modelos convencionais foram suficientes para explicar a heterose para peso à desmama e ganho de peso do nascimento à desmama. Para peso ao nascimento, a redução da heterose nas retrocruzas foi maior que a redução na heterozigose e a heterose nas cruzas de três raças (8,4%) foi maior que a esperada de acordo com os modelos convencionais, indicando sua inconsistência para explicar a variação da heterose nos grupos genéticos estudados. Apesar disso, DILLARD *et al.* (1980) recomendaram a utilização de modelos de regressão linear para análise de dados e predição do desempenho de animais resultantes de cruzamentos, com base no desempenho de alguns grupos genéticos, incluindo necessariamente o F<sub>1</sub> e as raças paternas.

**Tabela XLVI - Médias e níveis de heterose para pesos ao nascimento (PN) e à desmama (PD) e ganho diário de peso do nascimento à desmama (GND), em cruzamentos envolvendo Angus, Charolês e Hereford (N = número de observações)**

Grupos genéticos	Médias, kg				Heterose, %		
	N	PN	PD	GND	PN	PD	GND
<b>Raças puras:</b>	(711)	(31,1)	(160)	(0,63)	-	-	-
- Angus (A)	256	29,1	165	0,67	-	-	-
- Hereford (H)	455	32,2	157	0,61	-	-	-
<b>Geração F<sub>1</sub>:</b>	(487)	(32,1)	(173)	(0,69)	(3,2)	(8,1)	( 9,5)
- H x A	416	31,6	172	0,69	1,6	7,5	9,5
- Charolês (C) x H	71	34,9	177	0,69	12,2	10,6	9,5
<b>Retrocruzas:</b>	(294)	(30,6)	(168)	(0,67)	(-1,6)	(5,0)	(6,3)
- A x AH	175	29,5	167	0,67	-5,1	4,4	6,3
- H x AH	119	32,2	170	0,67	3,5	6,3	6,3
<b>Cruzas de 3 raças:</b>	(1418)	(33,7)	(183)	(0,73)	(8,4)	(14,1)	(15,9)
- A x CH	72	33,2	187	0,75	6,8	16,9	19,0
- C x AH	461	34,3	181	0,72	10,0	13,1	14,3
- Outras	885	33,5	183	0,73	7,7	14,4	15,9

Fonte: Adaptado de DILLARD *et al.* (1980).

CUNNINGHAM (1982), em uma revisão de resultados experimentais de cruzamentos em camundongos, milho, cães e gado de corte, afirmou que evidências experimentais para confirmar a principal consequência do modelo de dominância (dependência linear entre desempenho e heterozigose) não são difíceis de serem encontradas. Contudo, alguns resultados mostraram desvios significativos em relação ao modelo de dominância, principalmente para características não influenciadas por efeitos maternos. Apesar disso, CUNNINGHAM (1982) concluiu que o modelo de dominância é adequado para predição de programas de cruzamentos. Com base nisso, um modelo genético foi desenvolvido para ser aplicado em várias situações, conforme pode ser visto em CUNNINGHAM (1987).

Os resultados de um programa de cruzamentos entre as raças Angus, Hereford e Shorthorn, conduzido na Estação Experimental de Gado de Corte de Fort Robinson, Nebraska, de 1957 a 1971 e na Estação Experimental de Clay Center, Nebraska, de 1972 a 1976, demonstraram que o sistema de cruzamentos rotacionados manteve altos níveis de heterose de uma geração para a outra (GREGORY e CUNDIFF, 1980; CUNDIFF *et al.*, 1982; KOCH *et al.*, 1989). Os dados sumarizados na Tabela XLVII mostram que níveis de heterose mais altos foram mantidos no cruzamento rotacionado de três raças do que no de duas raças (20% em média) para peso à desmama do bezerro por vaca em reprodução. Além disso, o aumento da heterose observada para o cruzamento rotacionado de três raças foi proporcional às diferenças esperadas na heterozigose em relação à geração F<sub>1</sub>. As diferenças genéticas esperadas entre os cruzamentos rotacionados de duas e três raças, em relação às raças puras (Angus, Hereford, Shorthorn), na primeira e segunda gerações (Tabela XLVII) são sumarizadas na Tabela XLVIII, cujos detalhes são discutidos a seguir, com o objetivo de esclarecer as comparações feitas entre as proporções observada e esperada para peso à desmama por vaca em reprodução.

Os bezerros retrocruzas expressam, em termos teóricos de acordo com a hipótese de dominância, apenas a metade da heterozigose individual dos bezerros F<sub>1</sub> e toda a heterose materna, uma vez que são filhos de vacas F<sub>1</sub>; com base nos efeitos da heterose individual de 8,5% e da heterose materna de 14,8%, o aumento total em relação às raças puras é de 19,05% para peso à desmama por vaca em reprodução. Por outro lado, os bezerros cruzados de três raças, produzidos para estabelecer a rotação de três raças, expressam os níveis máximos de heterose individual e materna e, por isso, o aumento total em relação às raças puras é de 23,3%. Da mesma forma, os bezerros resultantes do cruzamento rotacionado de duas raças expressam 75% da heterose individual e 50% da heterose materna porque são filhos de vacas retrocruzas. Estas expectativas, multiplicadas pelos seus respectivos efeitos, produzem um aumento total de 13,78% em relação aos bezerros de raças puras. Os bezerros cruzados de três raças, por sua vez, expressam 75% da heterose individual e 100% da heterose materna, dando um aumento total de 21,18% em relação aos bezerros de raças puras. Todas essas expectativas são baseadas na hipótese de que a heterose residual é proporcional ao nível de heterozigose residual e é devida aos efeitos de dominância dos genes. Assim, se a epistasia ou efeitos de várias combinações gênicas são importantes como causas da

heterose, os resultados observados não deveriam ser próximos daqueles esperados. Como pode ser observado na Tabela XLVIII, os resultados observados foram, em média, 6 pontos percentuais acima dos resultados esperados, indicando um pequeno ganho por recombinação para peso à desmama por vaca em reprodução, em cruzamentos envolvendo Angus, Hereford e Shorthorn, exceto para os retrocruzamentos. A maior diferença (14 pontos percentuais) foi obtida para o cruzamento rotacionado de três raças (Tabela XLVIII).

**Tabela XLVII - Níveis de heterose para peso à desmama por vaca em reprodução em cruzamentos rotacionados entre as raças Angus, Hereford e Shorthorn**

Item/Característica	Raças	Cruzamento rotacionado	
	Puras	Duas raças	Três raças
<b>Primeira Geração</b>			
<b>Grupos genéticos:</b>			
- Vacas	Puras	F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>
- Bezerros	Puros	Retrocruzas	Cruzas 3 raças
Nº de acasalamentos	431	410	210
Taxa de desmama, %	75	79	83
Peso à desmama, kg	196	216	221
<b>Peso à desmama/vaca em reprodução:</b>			
- Peso à desmama, kg/vaca	147	171	184
- Diferença, kg	0	24	37
- Proporção observada, %	100	116	125
- Proporção esperada*, %	100	119	123
<b>Segunda Geração</b>			
<b>Grupos genéticos:</b>			
- Vacas	Puras	Retrocruzas 1	Cruzas 3 raças
- Bezerros	Puros	Retrocruzas 2	Retrocruzas 1
Nº de acasalamentos	367	388	239
Taxa de desmama, %	69	78	84
Peso à desmama, kg	189	206	210
<b>Peso à desmama/vaca em reprodução:</b>			
- Peso à desmama, kg/vaca	129	160	174
- Diferença, kg	0	31	45
- Proporção observada	100	124	135
- Proporção esperada*, %	100	114	121

\*Proporção esperada com base nos efeitos de heterose individual de 8,5% e heterose materna de 14,8%, supondo que a perda da heterose é proporcional à redução na heterozigose.

Fonte: Adaptado de CUNDIFF *et al.* (1982).

**Tabela XLVIII - Diferenças genéticas esperadas entre cruzas de duas e três raças, em relação às raças puras, para peso à desmama por vaca em reprodução (PD/VACA).**

Geração/Contrastes	Heterose, %		Aumento em PD/VACA*, %
	Individual	Materna	
Primeira geração:			
- Retrocruzas x puros	50	100	19,05
- Cruzas 3 raças x puros	100	100	23,30
Segunda geração:			
- 2 raças x puros	75	50	13,78
- 3 raças x puros	75	100	21,18

\* Proporção esperada com base nos efeitos de heterose individual de 8,5% e heterose materna de 14,8%.

Quantidades significativas de heterose residual em retrocruzadas recíprocas de Brahman e Hereford foram relatadas por CARTWRIGHT (1971) para peso do bezerro aos 180 dias de idade, de Brahman e Shorthorn para crescimento até a desmama (KOGER *et al.*, 1975), de Brahman e Angus e de Brahman e Charolês (PEACOCK e KOGER, 1979) para características de eficiência reprodutiva das fêmeas cruzadas. GREGORY *et al.* (1982) compararam os efeitos da heterose individual, heterose materna e das diferenças genéticas entre raças, para características de crescimento até a desmama, em um delimitamento experimental incluindo os animais puros e todos os cruzamentos possíveis entre Pardo-Suíço, Red Poll, Hereford e Angus. As vacas que produziram bezerros cruzados desmamaram 7,4% mais peso de bezerro (kg de bezerro desmamado por vaca parida) do que as vacas que produziram bezerros de raças puras. Os efeitos maternos foram favoráveis às raças Red Poll e Pardo-Suíço, em comparação com Angus e Hereford. Para as características associadas com taxa de crescimento, as quatro raças foram classificadas em ordens diferentes quando usadas em cruzamentos (Pardo-Suíço, Red Poll, Angus e Hereford) do que quando usadas como raças puras (Pardo-Suíço, Angus, Hereford, e Red Poll), indicando que a heterose residual pode ser influenciada pela maneira como as raças são avaliadas em cruzamentos.

KOCH *et al.* (1985a), analisando dados de várias características em gerações avançadas de cruzamentos entre Angus e Hereford, observaram que os níveis de heterose residual foram favoráveis para a maioria das características estudadas (Tabela XLIX) e concluíram que a formação de populações compostas de duas ou mais raças pode ser uma alternativa viável para o aumento da eficiência biológica da produção de bovinos de corte. A heterose residual na geração F<sub>3</sub> para as características incluídas na Tabela XLIX não se desviou significativamente da heterose esperada sob o modelo de dominância, isto é, metade (50%) da heterose na geração F<sub>1</sub>, exceto para taxa de sobrevivência dos bezerros, taxa de concepção, marmorização, ganho após a desmama e facilidade de parto. A maior redução dos efeitos da heterose, em relação àquela

esperada sob a hipótese de dominância, ocorreu para a taxa de sobrevivência dos bezerros, taxa de concepção e marmorização. A perda de heterose, por outro lado, foi menor que a esperada para peso aos 470 dias de idade, ganho após a desmama, peso da carcaça e área de olho do lombo, com ganhos epistáticos variando de 11 a 86 pontos percentuais e, em média, de 35 pontos percentuais. A redução do efeito da heterose para a taxa de sobrevivência dos bezerros foi muito alta porque a média das raças puras também foi muito alta (95,4%), principalmente devido à média da raça Hereford (97,1%), além do efeito positivo da heterose para peso ao nascimento (KOCH *et al.*, 1985b). Efeitos positivos de heterose para sobrevivência dos bezerros foram encontrados em outros experimentos, como naqueles sumarizados por LONG (1980) e mostrados nas Tabelas XXXII e XXXIII desse trabalho, onde a média da heterose foi de 0,8%, com as diferenças máximas e recíprocas sendo de 6,1% e 3,3%, respectivamente.

**Tabela XLIX - Médias dos efeitos da heterose individual e materna e heterose residual, para várias características, em cruzamentos Angus x Hereford**

Características	Heterose		
	Individual	Materna	Residual, %
Peso ao nascimento, kg	0,82	0,45	63
Taxa de sobrevivência	-0,70	-0,30	-310
Peso à desmama, kg	6,90	12,80	48
Peso aos 470 dias, kg	15,90	10,20	75
Taxa de concepção, %	5,40	-1,60	-29
Peso da carcaça, kg	11,40	8,20	61
Gordura de cobertura, mm	1,27	1,02	44
Área do olho do lombo, cm <sup>2</sup>	4,00	0,50	67
Marmorização, 1-10 pontos	0,04	0,06	-100
Ganho até a desmama, g/dia	31,00	61,00	47
Ganho após a desmama, g/dia	37,00	-9,00	136
Facilidade de parto, %	-0,70	3,30	85

Fonte: Adaptado de KOCH *et al.* (1985a).

FRISCH (1987) analisou as razões fisiológicas da heterose para ganhos de peso do nascimento à desmama e pós-desmama (até 24 meses de idade), de animais Hereford-Shorthorn (X), Brahman (B), F<sub>1</sub> BX (incluindo recíprocos) e F<sub>n</sub>BX, em quatro níveis de estresse ambiental na Austrália. Em geral, a heterose aumentou com o nível de estresse ambiental, sendo o dobro no nível mais alto (sem controle de carrapatos, bernes e vermes) do que no mais baixo para ambos os grupos genéticos (F<sub>1</sub>BX e F<sub>n</sub>BX). No entanto, a heterose residual no F<sub>n</sub>BX foi muito menor que a esperada sob o modelo

aditivo-dominante; esta redução é consistente com a perda de combinações epistáticas derivadas das raças paternas (B e X), portanto, com o modelo de SHERIDAN (1981).

GREGORY *et al.* (1988) descreveram um experimento delineado para avaliar a heterose residual em três populações compostas de quatro (MARC II e MARC III) e cinco raças (MARC I), para características de crescimento, reprodução e de qualidade do produto obtido. Os resultados preliminares, obtidos no período de 1978 a 1986 foram publicados por GREGORY *et al.* (1988) e KOCH *et al.* (1989) e são sumarizados na Tabela XL. Os níveis de heterose residual para características de crescimento, reprodução e de habilidade materna não foram menores do que os esperados sob a hipótese de dominância. Resultados mais recentes foram relatados por GREGORY *et al.* (1991a) para características medidas da concepção até a desmama (duração da gestação, distocia, sobrevivência do bezerro, pesos ao nascimento e à desmama e ganho de peso do nascimento à desmama), GREGORY *et al.* (1991b) para características de crescimento após a desmama (peso, altura, conformação e musculatura), GREGORY *et al.* (1991c; 1992a) para características reprodutivas, GREGORY *et al.* (1992b) para características de crescimento das vacas (peso, altura, condição corporal) e GREGORY *et al.* (1992c) para produção de leite das vacas. Para a maioria das características analisadas, a heterose residual nas gerações secundárias (F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> e F<sub>4</sub>) foi proporcional à heterozigose residual. A exceção a esta conclusão foi a redução da heterose residual para características reprodutivas (taxas de natalidade e de desmama) e para peso de bezerro desmamado por vaca em reprodução. De modo geral, o modelo de dominância foi suficiente para explicar a heterose residual nas populações estudadas.

MORRIS *et al.* (1986) também não observaram perdas da heterose em populações da geração F<sub>3</sub>, entre Angus e Hereford, para características de crescimento do nascimento à desmama, além da esperada pela redução de heterozigose; para peso aos 12 meses e ganho de peso após a desmama, no entanto, a geração F<sub>3</sub> não foi superior à média das raças paternas, indicando perdas de heterose para as características de crescimento após a desmama.

Se os efeitos de recombinação são importantes, a quantidade de heterose residual pode ser muito menor do que a esperada sob a hipótese de dominância, uma vez que os coeficientes de recombinação em populações compostas são idênticos à heterozigose (KOCH *et al.*, 1989). Dados de características indicadoras de eficiência produtiva de vacas Hereford (H),  $\frac{1}{4}$  Simental (S) +  $\frac{3}{4}$  H,  $\frac{1}{2}$  S +  $\frac{1}{2}$  H, e  $\frac{3}{4}$  S +  $\frac{1}{4}$  H foram analisados por KRESS *et al.* (1986), com o objetivo de avaliar a validade do modelo aditivo-dominante em relação às médias fenotípicas dos quatro grupos genéticos de vacas. O critério de avaliação da validade do modelo foi o coeficiente de determinação (R<sup>2</sup>) associado à regressão linear das médias dos grupos genéticos na proporção de Simental dos três primeiros grupos genéticos (H,  $\frac{1}{4}$  S +  $\frac{1}{2}$  S). A maioria das 18 características estudadas apresentou R<sup>2</sup> maior que 75%, o que indica que o modelo aditivo-dominante é válido para a predição das médias fenotípicas dos grupos genéticos

avaliados. Mais recentemente, KRESS *et al.* (1992) também relataram a validade do modelo aditivo-dominante para a heterose materna em vacas dos mesmos grupos genéticos, exceto para características relativas à data de concepção, número de serviços, duração da gestação, dificuldade de parto e produção de leite.

**Tabela XL - Heterose observada e esperada, para várias características, na geração F<sub>3</sub> de populações compostas de quatro e de cinco raças puras**

Características	Contrastes			Heterose esperada*
	$\bar{F}_1 - \bar{P}$	$\bar{F}_2 - \bar{P}$	$\bar{F}_3 - \bar{P}$	
Peso ao nascimento, kg	1,6	2,0	2,7	1,2
Peso à desmama (PD), kg	18,0	17,0	19,0	14,0
Peso aos 12 meses, kg	26,0	29,0	30,0	20,0
Idade à puberdade, dias	-30,0	-26,0	-	-23,0
PD/vaca reprodução, kg/vaca	25,0	23,0	-	19,0
Taxa de concepção, %	5,0	11,0	-	4,0

\*Baseada nos efeitos de 8,5% para heterose individual e 14,8% para heterose materna, supondo que a heterose residual é proporcional à heterozigose residual.

Fonte: Adaptado de GREGORY *et al.* (1988) e KOCH *et al.* (1989).

PLASSE (1989), em uma revisão dos experimentos de cruzamentos na América Latina tropical, mostrou que o desempenho dos animais cruzados foi superior ao do Zebu durante três gerações de cruzamento rotacionado entre Zebu e Criollo. Resultados satisfatórios também foram obtidos com populações compostas de Criollo, Zebu e Charolês (PLASSE, 1983). Três populações compostas foram formadas recentemente na Venezuela, incluindo várias raças européias, Criollo e Brahman. Resultados preliminares mostraram a sua superioridade, quanto à taxa de concepção, em relação ao Brahman de 13% e 19% em dois rebanhos e uma inferioridade de 3% em um outro rebanho. Assim, PLASSE (1989) sugere que a formação de populações compostas de raças de *Bos taurus* e de *Bos indicus* (50% da composição genética pelo menos) é uma estratégia viável para produção contínua de animais cruzados (machos e fêmeas) e tem, ainda, a vantagem de evitar a produção de animais com mais de 50% de genes de *Bos taurus*, como ocorre nos cruzamentos rotacionados.

Para as condições brasileiras, BARBOSA e DUARTE (1989) obtiveram estimativas das médias das diferenças relativas (Zebu = 100) variando de 11% (raças européias e raças sintéticas) a 32% (produção de animais cruzados de três raças) para peso ao nascimento, peso à desmama, peso ao abate, peso da carcaça e rendimento de

carcaça. A produção de animais  $F_1$  foi 14% superior à produção de Zebu e a produção de retrocruzas foi 24% superior, quando foram consideradas as cinco características mencionadas acima. A superioridade dos animais cruzados em relação ao Zebu variou de 2% (rendimento de carcaça) a 30% (peso ao nascimento). Apesar disso, os experimentos de cruzamentos realizados no Brasil não permitem a obtenção de estimativas de heterose residual e a falta de dados sobre um grande número de características, principalmente sobre eficiência reprodutiva de fêmeas cruzadas, limita a recomendação de sistemas de cruzamento com base em conhecimentos gerados nas condições de produção existentes no Brasil.

SACCO *et al.* (1989) analisaram dados de produção de vacas puras (Angus, Brahman, Hereford, Holstein e Jersey),  $F_1$  e  $F_2$ , cruzadas com touros das raças Charolês e Red Poll, resultantes do experimento de cruzamento em dialelo conduzido na Estação Experimental de McGregor, Texas. O objetivo do estudo foi obter estimativas de heterose materna residual para pesos ao nascimento e à desmama dos bezerros. Os resultados obtidos para pesos ao nascimento e à desmama são sumarizados na Tabela LI, onde pode-se observar que a heterose materna para peso ao nascimento foi maior nas vacas  $F_1$  (1,5%) do que nas  $F_2$  (0,9%). Contudo, aproximadamente 60% da heterose materna foi retida na geração  $F_2$ , com valor muito próximo do esperado (50% da heterose materna das vacas  $F_1$ ). Estes resultados indicam que a heterose materna é de pequena magnitude para peso ao nascimento e que os efeitos de recombinação não são importantes. Por outro lado, as estimativas de heterose materna para peso à desmama foram significativas nas vacas  $F_1$  (8,7%) e negligíveis nas vacas  $F_2$  (-0,4%), indicando uma perda substancial da heterose materna e sugerindo que os efeitos epistáticos da recombinação foram importantes.

**Tabela LI - Estimativas de heterose materna para pesos ao nascimento e à desmama, em bezerros cruzados filhos de vacas  $F_1$  e  $F_2$  Angus, Brahman, Hereford, Holstein e Jersey ( $\bar{P} = 100$ ).**

Grupo genético da vaca/contraste	Peso ao nascimento		Peso à desmama	
	kg	%	kg	%
$F_1$	33,3	101,5	216,4	108,7
$F_2$	33,8	100,9	213,9	99,6
$\bar{F}_1 - \bar{P}$	0,5	1,5	17,4	8,7
$\bar{F}_2 - \bar{P}$	0,3	0,9	-0,8	-0,4
$\bar{F}_2 - \bar{F}_1$	0,5	1,5	-2,5	-1,2

Fonte: Adaptado de SACCO *et al.* (1989).

As evidências experimentais obtidas em bovinos de corte indicam conclusões diferentes sobre a heterose residual em populações cruzadas, dependendo das características consideradas na análise dos experimentos. Para características de crescimento até a desmama (peso ao nascimento, peso à desmama, ganho de peso do nascimento à desmama), os modelos da heterose foram satisfatórios para explicar a heterose residual nas gerações secundárias na maioria dos resultados experimentais sumarizados nesse trabalho. A epistasia foi importante em apenas alguns casos. Para peso à desmama e ganho de peso do nascimento à desmama, a heterose residual foi proporcional à heterozigose dos animais cruzados em 87% dos experimentos. Em geral, a heterose materna foi mais importante para estas características do que a heterose individual, indicando a necessidade da manutenção de rebanhos de fêmeas cruzadas, ou seja, a utilização de sistemas de cruzamento rotacionado e, provavelmente, a formação de raças sintéticas, são as estratégias mais favoráveis para explorar os benefícios da heterose materna.

Por outro lado, para as características de crescimento da desmama ao abate (nos machos) e da desmama à entrada em reprodução (nas fêmeas), os modelos convencionais para explicar a heterose foram suficientes na metade dos resultados experimentais encontrados na literatura revisada nesse trabalho. Assim, a epistasia foi importante em 50% dos casos, indicando que os níveis de heterose residual para características de crescimento após a desmama não devem ser estimados com base no modelo de dominância. Para a utilização de sistemas de cruzamento rotacionado e a formação de raças sintéticas em bovinos de corte, há necessidade de se obter informações sobre o desempenho de populações cruzadas, em comparação com as raças puras e a população F<sub>1</sub>, nas condições de ambiente, manejo e produção existentes numa determinada região. Esta conclusão tem implicações sérias sobre as estratégias de utilização de recursos genéticos. Se os animais cruzados forem criados em condições melhoradas de ambiente e de manejo, então os ganhos heteróticos na fase de crescimento até a desmama praticamente são anulados na fase da desmama ao abate. Alguns pesquisadores, como CUNDIFF *et al.* (1974), SPELBRING *et al.* (1977) e SACCO *et al.* (1989), sugeriram que a heterose diminui com o aumento da idade. Isto justifica a redução no tempo de produção de animais cruzados através da intensificação da criação na fase após a desmama, tanto dos animais de abate como das fêmeas de reprodução. Conclusão semelhante foi obtida por PLASSE (1989) ao sumarizar resultados de cruzamentos entre *Bos taurus* e *Bos indicus* na América Latina tropical.

Para características de carcaça (peso, rendimento, marmorização, gordura de cobertura, grau de qualidade) e índices de produtividade (quilogramas de bezerro à desmama por vaca em reprodução e outros índices), as evidências experimentais sumarizadas neste trabalho mostraram que ambos os grupos de modelos de heterose (convencional ou epistasia) foram igualmente freqüentes para explicar a heterose residual em gerações secundárias de cruzamento.

Quanto às características de eficiência reprodutiva (taxa de concepção, taxas de nascimento e de desmama, idade à puberdade, etc.), a heterose residual foi suficientemente explicada pela heterozigose das fêmeas cruzadas em 9 dos 16 resultados experimentais. Quando as condições de ambiente e de manejo foram insuficientes, a vantagem genética das vacas cruzadas quanto à eficiência reprodutiva foi praticamente nula. A manifestação da heterose, em animais adultos, parece ser dependente das condições de ambiente, principalmente o nutricional.

Para o conjunto de características analisadas nos experimentos sumarizados neste trabalho, a heterose residual nas gerações secundárias de cruzamento entre diferentes raças de bovinos de corte foi proporcional à heterozigose em 39 (66%) dos 59 resultados disponíveis e comparáveis. Isto é devido à maior quantidade de informações sobre características de crescimento até a desmama e sobre a eficiência reprodutiva para as quais, conforme discutido anteriormente, a heterose residual foi explicada principalmente (72% em média) pelo modelo de dominância. Entretanto, como a epistasia foi importante, em termos relativos, para características de crescimento após a desmama e o resultado final de qualquer sistema de produção é composto pelo conjunto de características, ou pelo menos deve ser visto dessa forma, a principal conclusão é que não se deve recomendar sistemas de cruzamento em bovinos de corte com base apenas no desempenho das raças paternas e do F<sub>1</sub> entre elas. Por outro lado, se o sistema de produção for limitado à fase de cria de bezerros (até a desmama), então a heterose residual é proporcional à heterozigose na maioria das situações e a recomendação de sistemas de cruzamento ou formação de raças sintéticas pode ser feita com base no desempenho das raças paternas e dos animais da geração F<sub>1</sub>. Nesse caso, por razões práticas, a formação de raças sintéticas é uma alternativa que pode ser considerada para o melhoramento da eficiência biológica da produção de bovinos de corte no Brasil.

Por último, apesar da importância da heterose para a maioria das características de bovinos de corte, pode-se concluir que a heterose residual nas gerações secundárias de cruzamento depende da idade em que a característica é observada. A interação entre causas da heterose, heterose residual e idade do animal é sugerida com base nos resultados experimentais sumarizados neste trabalho, principalmente para características de crescimento do nascimento à desmama e da desmama até a idade de abate ou de entrada em reprodução, e precisa ser estudada para a recomendação de sistemas de cruzamento em bovinos de corte.

## 6. RESUMO E CONCLUSÕES

Várias hipóteses têm sido propostas para explicar as bases genéticas e fisiológicas da heterose. Evidências experimentais para todas as hipóteses podem ser encontradas na literatura. Contudo, a explicação genética mais comumente encontrada

para a heterose é que existe dominância em muitos locos, isto é, a heterose é o resultado da dispersão de genes complementares, na maioria dos casos.

Os aspectos genético-quantitativos da heterose e os modelos propostos para análise de dados resultantes de experimentos de cruzamentos, foram apresentados e discutidos nesse trabalho com o objetivo de mostrar as diferenças entre as hipóteses para a heterose. Embora pareça haver linearidade entre a heterose e o grau de heterozigose, a evidência experimental disponível indica que o nível de heterose em gerações secundárias (isto é, outras que não a  $F_1$ ) é menor do que aquele que seria previsto com base na porcentagem de heterozigose. Um exemplo desta situação é a inferioridade das populações  $F_2$  em relação à média das primeiras retrocruzadas, para características não influenciadas por efeitos maternos, embora haja identidade (50%) quanto à quantidade de heterozigose. Com base em resultados desse tipo, vários modelos foram propostos com o objetivo de descrever os desvios da associação linear entre heterozigose e heterose.

Os efeitos da interação entre locos são geralmente descritos em termos de perdas (ou ganho) por recombinação ou perdas epistáticas nas situações onde não ocorra recombinação. A heterose residual e os modelos sugeridos para explicá-la, foram discutidos em detalhes para alguns exemplos de sistemas de cruzamentos.

Evidências experimentais de heterose, heterose residual e efeitos de recombinação, para características de crescimento e de reprodução em bovinos de leite e de corte foram revisadas e sumarizadas neste trabalho. O objetivo dessa revisão foi verificar a adequação e a possibilidade de utilização dos modelos propostos para explicar a heterose residual nas gerações secundárias, com a finalidade de se recomendar sistemas de cruzamento para as condições brasileiras, com base nos resultados do desempenho de animais da geração  $F_1$  e das raças paternas utilizadas nos cruzamentos para produção do  $F_1$ . A recomendação de sistemas de cruzamento, por outro lado, deve levar em consideração as limitações discutidas por KOGER (1980), MADALENA (1989) e BARBOSA (1990a). As principais conclusões sobre níveis de heterose e de heterose residual são apresentadas a seguir.

Para produção de leite por lactação, a média das estimativas de heterose foi igual a  $7,62 \pm 1,96\%$ , com uma amplitude de variação de 30,8 pontos percentuais (-1,7 a 29,1%). Para cruzamentos entre raças de *Bos taurus*, a heterose para produção de leite foi, em média, de 5,1%. Para cruzamentos entre raças de *Bos taurus* e *Bos indicus* a heterose para produção de leite foi de 25,2%, indicando que as diferenças genéticas entre as raças de *Bos taurus* são muito menores do que aquelas entre raças européias e zebuínas.

Quanto aos modelos propostos para explicar a heterose residual nas gerações secundárias de cruzamentos entre raças de bovinos de leite, a maioria (70%) dos experimentos mostrou que os modelos convencionais (dominância e sobredominância) não são adequados para predição do desempenho de outros grupos genéticos, com base

respectivamente, a epistasia foi significativa na metade dos resultados experimentais, indicando que os níveis de heterose residual para crescimento após a desmama não são proporcionais à heterozigose residual dos animais cruzados. Dessa maneira, sugere-se a existência de interações entre causas da heterose, heterose residual e idade, para características de crescimento em bovinos de corte. Até a desmama, a heterose seria devida à dominância e após a desmama a heterose seria causada principalmente pela ação gênica epistática, isto é, pelas interações gênicas entre alelos de locos diferentes.

Para as características de reprodução, carcaça e produtividade, a heterose residual foi proporcional à heterozigose em mais da metade dos resultados experimentais. No entanto, como o sistema de produção de bovinos de corte deve ser considerado como um conjunto (concepção-consumo), a principal conclusão é que não se deve recomendar sistemas de cruzamento e formação de raças sintéticas em bovinos de corte com base nas informações obtidas nas gerações primárias (F<sub>1</sub> e recíprocos) e nas raças paternas.

Por outro lado, se o sistema de produção for limitado à fase de cria, isto é, do nascimento até a desmama, então a recomendação de sistemas de cruzamento e de formação de raças sintéticas pode ser feita considerando-se os desempenhos dos animais das raças puras e da geração F<sub>1</sub>, uma vez que a heterose residual é proporcional à heterozigose residual nas gerações secundárias. Por razões práticas, e considerando as limitações descritas por KOGER (1980), a formação de raças sintéticas é a estratégia mais adequada para o melhoramento da eficiência biológica da produção de carne, através da utilização da diversidade genética existente. Nesse caso, a utilização de procedimentos desenvolvidos para otimizar a composição genética das populações compostas de duas ou mais raças pode ser de grande valia (MACNEIL, 1987). A avaliação das diferentes estratégias deve ser feita nas condições de produção existentes, como demonstrado experimentalmente por MORGAN (1986) e sumarizado por VENTER *et al.* (1986). Os procedimentos para o delineamento de experimentos de cruzamento, tendo em vista a eficiência da avaliação dos efeitos genéticos aditivos, da heterose e dos efeitos maternos foram descritos por CUNNINGHAM e CONNOLY (1989).

Finalmente, considerando as conclusões obtidas para a heterose residual em bovinos de leite e bovinos de corte, a conclusão geral é que a heterose nas gerações secundárias não é, na maioria dos casos, proporcional à heterozigose residual e, por isso, não deve ser estimada com base apenas nos desempenhos dos animais das raças puras e dos F<sub>1</sub> entre elas. Experimentos de cruzamentos devem ser delineados de forma adequada, para que seja possível a geração de tecnologias apropriadas aos diferentes sistemas de produção de bovinos de leite e de bovinos de corte. Nesse sentido, recomenda-se a inclusão e a avaliação de animais das raças puras, da geração F<sub>1</sub>, dos retrocruzados e das gerações F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub> nos experimentos de cruzamentos e a avaliação de todos os grupos genéticos simultaneamente (grupos contemporâneos), com repetição e, se possível, em pelo menos dois níveis de ambiente nutricional. Além disso, todas as

fases da vida produtiva dos animais devem ser avaliadas, incluindo a longevidade das fêmeas. A avaliação da eficiência econômica dos diferentes sistemas de utilização dos recursos genéticos, de ambiente e manejo é fundamental para a recomendação de sistemas de cruzamento entre raças de bovinos.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENDA, R. e MARTIN, T.G. (1981). Estimation of genetic and maternal effects in crossbred cattle of Angus, Charolais and Hereford parentage. III. Optimal breed composition of crossbreds. *J. Anim. Sci.* 53: 347-353.
- ALLARD, R.W. (1960). *Principles of Plant Breeding*. John Wiley & Sons, New York. 381p.
- ANDERSON, S., BRUIJN, M.H.L. de, COULSON, A.R., EPERON, I.C., SANGER, F. e YOUNG, I.G. (1982). Complete sequence of bovine mitochondrial DNA: conserved features of the mammalian mitochondrial genome. *J. Mol. Biol.* 157: 683-717.
- ASHBY, E. (1937). Hybrid vigour in tomato. I. Manifestation of hybrid vigour from germination to the onset of flowering. *Ann. Bot. (New Series)* 1: 11-14.
- BARBOSA, P.F. (1989). Retenção de heterose em sistemas de cruzamento de bovinos de corte. In: ABCZ (Coord.) *Congresso Internacional de Zebu*, p. 36-42. Campinas: Fundação Cargill.
- BARBOSA, P.F. (1990a). Cruzamentos para produção de carne bovina no Brasil. In: *Bovinocultura de corte* (Sociedade Brasileira de Zootecnia), pp. 1-45. Piracicaba: FEALQ, 146p.
- BARBOSA, P.F. (1990b). Herança citoplasmática em animais domésticos. In: FERRAZ, J.B.S. (Ed.) *Reprodução e Melhoramento Animal: avanços advindos da Biotecnologia*, p.50-69. Campinas: Fundação Cargill.
- BARBOSA, P.F. e DUARTE, F.A.M. (1989). Crossbreeding and new beef cattle breeds in Brazil. *Rev. Bras. Genét.* 12 - Supplement: 257-301.
- BARLOW, R. (1981). Experimental evidence for interaction between heterosis and environment in animals. *Anim. Breed. Abstr.* 49: 715-737.
- BOWMAN, J.C. (1959). Selection for heterosis. *Anim. Breed. Abstr.* 27: 261-273.
- BRANTON, C., McDOWELL, R.E. e BROWN, M.A. (1966). Zebu-european crossbreeding as a basis of dairy cattle improvement in the USA. *Southern Coop. Series Bull.* 114, Louisiana State University, Baton Rouge.
- BUCIO-ALANIS, L.; PERKINS, J.M. e JINKS, J.L. (1969). Environmental and genotype-environmental components of variability. V. Segregating populations. *Heredity* 24: 115-127.
- BUVANENDRAN, V. e MAHADEVAN, P. (1975). Crossbreeding for milk production in Sri Lanka. *World Anim. Review* 15: 7-13.

- CARMON, J.L., STEWART, H.A., COCKERHAM, C.C. e COMSTOCK, R.E. (1956). Prediction equations for rotational crossbreeding. *J. Anim. Sci.* 15: 930-936.
- CARNEIRO, G.G. (1939). Factors affecting the milk production of Simmenthaler grade cows under the penkeeping system. *Iowa Sta. Coll. J. Sci.* 13: 249-268.
- CARTWRIGHT, T.C. (1970). Selection criteria for beef cattle for the future. *J. Anim. Sci.* 30: 706-711.
- CARTWRIGHT, T.C. (1971). The Brahman Hybrid: greater beef profits through crossbreeding. *Am. Brahman Assoc.*, Houston, 22p. (Mimeo).
- CARTWRIGHT, T.C., ELLIS JR., G.F., KRUSE, W.E. e CROUCH, E.K. (1964). Hybrid vigor in Brahman-Hereford crosses. *Texas Agric. Exp. Sta. Tech. Monogr.* 1, College Station, Texas.
- CHAGAS, E.C. (1966). *Rotational crossbreeding for beef production in the Gulf Coast Region of Texas*. College Station, Texas A & M University, 81p. (Master of Science Thesis).
- CHRISTENSEN, L.G., BARLOW, R. e NEIMANN-SORENSEN, A. (1984). Crossbreeding Red Danish, Holstein-Friesian and Finnish Ayrshire cattle: performance of foundation females and traits of foundation and first-generation calves. *Acta Agric. Scand.* 34: 463-479.
- COLLINS, G.N. (1921). Dominance and the vigor of first generation hybrids. *Amer. Nat.* 55: 116.
- COMSTOCK, R.E. e ROBINSON, H.F. (1952). Estimation of average dominance of genes. In: Gowen, J.W. (ed.) *Heterosis*, pp. 494-516. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- CROW, J.F. (1948). Alternative hypotheses of hybrid vigor. *Genetics* 33: 477-487.
- CROW, J.F. (1952). Dominance and overdominance. In: Gowen, J.W. (ed.) *Heterosis*, pp. 282-297. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- CUNDIFF, L.V. (1970). Experimental results on crossbreeding cattle for beef production. *J. Anim. Sci.* 30: 694-705.
- CUNDIFF, L.V., GREGORY, K.E., SCHWULST, F.J. e KOCH, R.M. (1974). Effects of heterosis on maternal performance and milk production in Hereford, Angus and Shorthorn cattle. *J. Anim. Sci.* 38: 728-734.
- CUNDIFF, L.V., GREGORY, K.E. e KOCH, R.M. (1982). Effects of heterosis in Hereford, Angus, and Shorthorn rotational crosses. Roman L. Hruska U.S. Meat Animal Research Center, *Progress Report* 1: 3-5, ARM-NC-21, USDA.
- CUNNINGHAM, E.P. (1981). Selection and crossbreeding strategies in adverse environments. *FAO Animal Production and Health Paper* 24: 279-288.
- CUNNINGHAM, E.P. (1982). The genetic basis of heterosis. *Proc. 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Vol. VI, pp. 190-205, Madrid, Spain.
- CUNNINGHAM, E.P. (1987). Crossbreeding - the Greek Temple Model. *J. Anim. Breed. Genet.* 104: 2-11.
- CUNNINGHAM, E.P. (1989). Formulation of breeding plans for dairy and dual purpose cattle. *Rev. Brasil. Genet.* 12 - Supplement: 81-94.

- CUNNINGHAM, E.P. e SYRSTAD, O. (1988). Crossbreeding *Bos indicus* and *Bos taurus* for milk production in the Tropics. *FAO Animal Production and Health Paper* 68: 38-78.
- CUNNINGHAM, E.P. e CONNOLLY, J. (1989). Efficient design of crossbreeding experiments. *Theor. Appl. Genet.* 78: 381-386.
- DAMON JR., R.A., McCRAINE, S.E., CROWN, R.M. e SINGLETARY, C.B. (1959). Performance of crossbred beef cattle in the Gulf Coast Region. *J. Anim. Sci.* 18: 437-447.
- DICKERSON, G.E. (1969). Experimental approaches in utilizing breed resources. *Anim. Breed. Abstr.* 37: 191-202.
- DICKERSON, G.E. (1973). Inbreeding and heterosis in animals. *Proc. of the Animal Breeding and Genetics Symp.* in Honor of Dr. J.L. Lush, pp. 54-77. Amer. Soc. Animal Science, Champaign.
- DILLARD, E.U., RODRIGUEZ, O. e ROBISON, O.W. (1980). Estimation of additive and nonadditive direct and maternal genetic effects from crossbreeding beef cattle. *J. Anim. Sci.* 50: 653-663.
- DONALD, H.P., GIBSON, D. e RUSSEL, W.S. (1977). Estimation of heterosis in crossbred dairy cattle. *Anim. Prod.* 25: 193-208.
- DUDLEY, J.W. (1977). 76 generations of selection for oil and protein percentage in maize. In: Pollack, E., Kempthorne, O. e Bailey Jr., T.B. (eds.) *Proceedings International Conference Quantitative Genetics*, pp. 459-473. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- EAST, E.M. (1936). Heterosis. *Genetics* 21: 375-397.
- EISEN, E.J. (1989). Genetic models to predict crossbred performance: a review. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 13-26.
- ELLIS JR., G.F. (1963). *A biometrical evaluation of heterosis in beef cattle*. College Station, Texas A & M University (Ph.D. Dissertation).
- FALCONER, D.S. (1960). *Introduction to Quantitative Genetics*. London, Oliver & Boyd Ltd., 365p.
- FALCONER, D.S. (1981). *Introduction to Quantitative Genetics*, Second ed. London, Longman Inc., 340p.
- FALCONER, D.S. (1989). *Introduction to Quantitative Genetics*, Third ed. Harlow, Longman Scientific & Technical, 438 p.
- FISHER, R.A. (1931). The evolution of dominance. *Biol. Rev. Camb. Soc.* 6: 345-368.
- FRANKEL, R. (1983). *Heterosis*. Heidelberg, Springer-Verlag, 287p.
- FREITAS, A.F. de (1988). *Fatores genéticos e de meio em algumas características produtivas de um rebanho leiteiro mestiço*. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 117p. (Tese de Doutorado).
- FREITAS, A.F. de, LEMOS, A.M. e MARTINEZ, M.L. (1988a). Idade ao primeiro parto e produção por dia de vida em vacas leiteiras mestiças. In: XXV Reunião Anual da SBZ, Viçosa, MG, *Anais...* p. 220.

- FREITAS, A.F. de, MILAGRES, J.C. e DURÃES, M.C. (1988b). Intervalo de partos e produção de leite por dia de intervalo de partos de vacas leiteiras mestiças. In: XXV Reunião Anual da SBZ, Viçosa, MG, *Anais...* p.229.
- FREITAS, A.F. de, MILAGRES, J.C., TEIXEIRA, N.M. e CASTRO, A.C.G. de (1991). Produção de leite em rebanho leiteiro mestiço. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia* 20: 80-89.
- FRISCH, J.E. (1987). Physiological reasons for heterosis in growth of *Bos indicus* x *Bos taurus*. *J. Agric. Sci.* 109: 213-230.
- FRISCH, J.E. e VERCOE, J.E. (1984). An analysis of growth of different cattle genotypes in different environments. *J. Agric. Sci.* 103: 137-153.
- GAINES, J.A., RICHARDSON, G.V., CARTER, R.C. e McCLURE, W.H. (1970). General combining ability and maternal effects in crossing three British breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 31: 19-26.
- GARDNER, C.O. (1961). An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop. Sci.* 1: 241-245.
- GARDNER, C.O. (1969). Genetic variation in irradiated and control populations of corn after 10 cycles of mass selection for high grain yield. In: AEA (ed.) *Induced Mutations in Plants*, pp. 469-477, Viena, Austria.
- GARDNER, C.O. e EBERHART, S.A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-452.
- GILLHAM, N.W. (1978). *Organelle heredity*. New York, Raven, 650p.
- GOODENOUGH, U. (1978). *Genetics*. New York, Holt, Rinehart and Winston, 840 p.
- GOWEN, J.W. (1952). *Heterosis*. Ames, Iowa State College Press.
- GREGORY, K.E. e CUNDIFF, L.V. (1980). Crossbreeding in beef cattle: evaluation of systems. *J. Anim. Sci.* 51: 1224-1242.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V. e KOCH, R.M. (1982). Heterosis and breed maternal and transmitted effects in beef cattle. *Beef Res. Prog. Progress Report* nº 1, USDA-ARM-21, pp.6.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V. e KOCH, R.M. (1988). Germ plasm utilization in beef cattle. *Beef Res. Prog. Progress Report*. No. 3, USDA-ARS-71, pp. 9-16.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1991a). Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for preweaning traits of beef cattle. *Journal of Animal Science* 69 (3): 947-960.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1991b). Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for growth in both sexes of beef cattle. *Journal of Animal Science* 69 (8): 3202-3212.
- GREGORY, K.E., LUNSTRA, D.D., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1991c). Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for puberty and scrotal traits of beef cattle. *Journal of Animal Science* 69 (7): 2795-2807.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1992a). Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for reproduction and maternal traits of beef cattle. *Journal of Animal Science* 70 (3): 656-672.

- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1992b). Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations on actual weight, adjusted weight, hip height, and condition score of beef cows. *Journal of Animal Science* 70 (6): 1742-1754.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. (1992c). Effects of breed and retained heterosis on milk yield and 200-day weight in advanced generations of composite populations of beef cattle. *Journal of Animal Science* 70 (8): 2366-2372.
- GYLLENSTEN, U., WHARTON, D. e WILSON, A.C. (1985). Maternal inheritance of mitochondrial DNA during backcrossing of two species of mice. *J. Heredity* 76: 321-324.
- HALDANE, J.B.S. (1949). The association of characters as a result of inbreeding and linkage. *Ann. Eugen.* 15: 15-23.
- HETZEL, D.J.S. (1984). Understanding genotype/environment interactions: the Rockhampton experience. In: Copland, J.W. (ed.) *Evaluation of Large Ruminants for the Tropics*, pp. 126-133. Rockhampton, Queensland, CSIRO, Australia.
- HILL, W.G. (1982). Dominance and epistasis as components of heterosis. *J. Anim. Breed. Genetics* 99: 161-168.
- HULL, F.H. (1945). Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agric.* 37: 134-145.
- HUTCHINSON, C.A., NEWBOLD, J.R., POTTER, S.S. e EDGELL, M.H. (1974). Maternal inheritance of mammalian mitochondrial DNA. *Nature* 251: 536.
- JINKS, J.L. (1955). A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. *Heredity* 9: 223-238.
- JINKS, J.L. (1983). Biometrical genetics of heterosis. In: Frankel, R. (ed.) *Heterosis*, pp.1-47. Heidelberg. Springer-Verlag.
- JINKS, J.L. e HAYMAN, B.I. (1953). The analysis of diallel crosses. *Maize Genet. Coop. Newsletter* 24: 48-54.
- JINKS, J.L. e JONES, R.M. (1958). Estimation of the components of heterosis. *Genetics* 43: 223-234.
- JOANDET, G.E. (1989). Crossbreeding beef cattle in southern Latin America. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 145-162.
- JONES, D.F. (1917). Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* 2: 466-479.
- JOVIANO, R., CARNEIRO, G.G., MEMORIA, J.M.P., GILVAN, R.P.C., COSTA, R.V. e CHACHAMOVITS, N. (1963). Formação de um rebanho mestiço Jersey e sua eficiência reprodutiva. *Arq. Esc. Vet. UFMG* 25: 101-128.
- KACSER, H. e BURNS, J.A. (1981). The molecular basis of dominance. *Genetics* 97: 639-666.
- KARTHA, K.P.R. (1934). A study of the data of milk yield of various types of cattle obtained from the records of the government military dairy farms. *Indian J. Vet. Sci.* 4: 124-147.

- KEEBLE, F. e PELLEW, C. (1910). The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *J. Genet.* 1: 47-56.
- KIDDER, R.W., KOGER, M., MEADE, J.H. e CROCKETT, J.R. (1964). Systems of crossbreeding for beef production in Florida. *Agric. Exp. Sta. Bull.* n<sup>o</sup> 673, 19p. University of Florida, Gainesville.
- KINGHORN, B. (1980). The expression of "recombination loss" in quantitative traits. *J. Anim. Breed. Genetics* 97: 138-143.
- KINGHORN, B. (1982). Genetic effects in crossbreeding. I. Models of merit. *J. Anim. Breed. Genetics* 99: 59-68.
- KINGHORN, B. (1987). The nature of 2-locus epistatic interaction in animals: evidence from Sewall Wright's guinea pig data. *Theor. Appl. Genet.* 73: 595-604.
- KIRK, J.T.O. e TILNEY-BASSETT, R.A.E. (1978). *The plastids: their chemistry, structure, growth and inheritance*. New York, Elsevier/North-Holland Biomedical Press.
- KOCH, R.M., DICKERSON, G.E., CUNDIFF, L.V. e GREGORY, K.E. (1985a). Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 60: 1117-1132.
- KOCH, R.M., DICKERSON, G.E., CUNDIFF, L.V. e GREGORY, K.E. (1985b). Heterosis retention in advanced generation Angus-Hereford crosses. *Beef Research Progress Report* n<sup>o</sup> 2, pp. 15-16, USDA-ARS-42.
- KOCH, R.M., CUNDIFF, L.V. e GREGORY, K.E. (1989). Beef cattle breed resource utilization. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 55-88.
- KOGER, M. (1980). Effective crossbreeding systems utilizing Zebu cattle. *J. Anim. Sci.* 50: 1215-1220.
- KOGER, M., PEACOCK, F.M., KIRK, W.G. e CROCKETT, J.R. (1975). Heterosis effects on weaning performance of Brahman-Shorthorn calves. *J. Anim. Sci.* 40: 826-833.
- KLUG, W.S. e CUMMINGS, N.R. (1987). Extrachromosomal inheritance. In: Cummings, N.R. (ed.) *Concepts of Genetics*, 2<sup>a</sup> ed., pp. 363-377.
- KRESS, D.D., DOORNBOS, D.E. e ANDERSON, D.C. (1986). Empirical validation of the dominance model for beef cattle. *Proc. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vol. IX, pp. 295-300, Lincoln, NE, USA.
- KRESS, D.D.; DOORNBOS, D.E.; ANDERSON, D.C. e ROSSI, D. (1992). Performance of crosses among Hereford, Angus and Simmental cattle with different levels of Simmental breeding. VI. Maternal heterosis of 3- to 8-year-old dams and the dominance model. *J. Anim. Sci.* 70: 2682-2687.
- LEMONS, A.M., TEODORO, R.L., MADALENA, F.E. e BARBOSA, R.T. (1990). Idade ao primeiro parto em cruzamentos Holandês x Zebu. In: XXVII Reunião Anual da SBZ, Campinas, *Anais...* p. 494.
- LEWIS, D. (1954). Comparative self-incompatibility in angiosperms and fungi. *Adv. Genet.* 6: 235-285.
- LITTLEWOOD, R.W. (1933). Crossbreeding for milk. *Indian J. Vet. Sci* 3: 325-337.

- LÔBO, R.B. (1989). *Análise genética e estatística de cruzamentos em dialelos*. Departamento de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, SP. Relatório Técnico, 33p. (Mimeo).
- LÔBO, R.B. e REIS, J.C. (1989). New dairy cattle breeds in Brazil. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 303-320.
- LÔBO, R.B., DUARTE, F.A.M., GONÇALVES, A.A.M., OLIVEIRA, J.A. e WILCOX, C.J. (1984). Genetic and environmental effects on milk yield of Pitangueiras cattle. *Anim. Prod.* 39: 157-163.
- LÔBO, R.B., REIS, J.C., DUARTE, F.A.M. e WILCOX, C.J. (1988). Reproductive performance of Pitangueiras cattle in Brazil. *Rev. Brasil. Genét.* 11: 51-61.
- LÔBO, R.B., MARTINS FILHO, R. e WILCOX, C.J. (1990). Características produtivas em cruzamentos Red Poll x Zebu. In: XII Reunião Anual ALPA, Campinas, *Anais...* p. 211.
- LONG, C.R. (1980). Crossbreeding for beef production: experimental results. *J. Anim. Sci.* 51: 1197-1223.
- MACNEIL, M.D. (1987). Formation of optimal composite populations. *Theor. Appl. Genet.* 74: 837-840.
- MADALENA, F.E. (1989). Cattle breed resource utilization for dairy production in Brazil. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 183-220.
- MADALENA, F.E., TEODORO, R.L., NOGUEIRA, J.D. e MOREIRA, D.P. (1989). Comparative performance of six Holstein - Friesian x Guzera grades in Brazil. 4. Rate of milk flow, ease of milking and temperament. *Rev. Brasil. Genét.* 12: 39-51.
- MADSEN, O. e VINTHER, K. (1975). Performance of purebred and crossbred dairy cattle in Thailand. *Anim. Prod.* 21: 209-216.
- MANGELSDORF, A.J. (1952). Gene interaction in heterosis. In: Gowen, J.W. (ed.) *Heterosis*, pp. 320-329. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- MARECK, J.H. e GARDNER, C.O. (1979). Response to mass selection in maize and stability of resulting populations. *Crop. Sci.* 19: 779-783.
- MASON, I.L. (1988). *A World Dictionary of Livestock Breeds, Types and Varieties*. 3<sup>rd</sup> ed. Wallingford, C.A.B. International, 348p.
- MATHER, K. (1949). *Biometrical Genetics*. Methuen, London.
- MATHER, K. e JINKS, J.L. (1971). *Biometrical Genetics*. 2<sup>nd</sup> ed. Chapman & Hall, London.
- MATHER, K. e JINKS, J.L. (1982). *Biometrical Genetics*. 3<sup>rd</sup> ed. Chapman & Hall, London.
- McDOWELL, R.E. (1982). Crossbreeding as a system of mating for dairy production. *Southern Coop. Series Bull.* n<sup>o</sup> 259, Louisiana Agric. Exp. Station, Baton Rouge, 71p.
- McDOWELL, R.E. e McDANIEL, B.T. (1968). Interbreed matings in dairy cattle. III. Economic aspects. *J. Dairy Sci.* 51: 1649-1658.
- McGLOUGHLIN, P. (1980). The relationship between heterozygosity and heterosis in reproductive traits in mice. *Anim. Prod.* 30: 69-77.

- MEYERHOEFFER, D.C. (1972). A study of crossbreeding and *inter se* mating of *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. *Diss. Abstr. Intern. B* 32: 6144-6145.
- MIKAMI, H., ONISHI, A. e KOMATSU, M. (1989). Maternal inheritance of mitochondrial cytochrome oxidase activity in mice. *J. Heredity* 80: 132-136.
- MOAV, R. (1966a). Specialised sire and dam lines. I. Economic evaluation of crossbreds. *Anim. Prod.* 8: 193-202.
- MOAV, R. (1966b). Specialised sire and dam lines. II. The choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically additive. *Anim. Prod.* 8: 203-211.
- MOAV, R. (1966c). Specialised sire and dam lines. III. The choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically non-additive. *Anim. Prod.* 8: 365-374.
- MOAV, R. e HILL, W.G. (1966). Specialised sire and dam lines. IV. Selection within lines. *Anim. Prod.* 8: 375-390.
- MORGAN, J.H.L. (1986). The use of crossbred cows to increase beef production per hectare. *Prod. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vol. IX, pp. 319-324. Lincoln, NE, USA.
- MORRIS, C.A., BAKER, R.L., HOHENBOKEN, W.D., JOHNSON, D.L. e CULLEN, N.G. (1986). Heterosis retention for live weight in advanced generations of a Hereford and Angus crossbreeding experiment. *Proc. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vol. IX, pp. 301-307. Lincoln, NE, USA.
- MULLER, H.J. (1950). Our load of mutations. *Amer. J. Human Genetics* 2: 111-176.
- NITTER, G. (1978). Breed utilization for meat production in sheep. *Anim. Breed. Abstr.* 46: 131-143.
- OKUMU, C. e BERRY, J.C. (1966). Studies of milk production in crossbred dairy cattle. *East. Afr. Agric. For. J.* 32: 163-174.
- PEACOCK, F.M. e KOGER, M. (1979). Reproductive performance of Angus, Brahman, Charolais and F<sub>1</sub> dams. *J. Anim. Sci.* 49 (Suppl. 1): 168.
- PEDERSEN, J. e CHRISTENSEN, L.G. (1989). Heterosis for milk production traits by crossing Red Danish, Finnish Ayrshire and Holstein-Friesian cattle. *Livest. Prod. Sci.* 23: 253-266.
- PEIXOTO, A.M. (1965). *Estudo sobre alguns aspectos do crescimento, eficiência reprodutiva e produção de leite dos mestiços da raça Guernsey em Piracicaba*. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". (Tese Prof. Catedrático).
- PIRCHNER, F. (1969). *Population Genetics in Animal Breeding*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 274p.
- PIRCHNER, F. e MERGL, R. (1977). Overdominance as cause for heterosis in poultry. *J. Anim. Breed. Genetics* 94: 151-158.
- PLASSE, D. (1983). Crossbreeding results from beef cattle in Latin American tropics. *Anim. Breed. Abstr.* 51: 779-797.

- PLASSE, D. (1989). Results from crossbreeding *Bos taurus* and *Bos indicus* in tropical Latin America. *Rev. Brasil. Genét.* 12 - Supplement: 163-181.
- POLASTRE, R., MILAGRES, J.C., TEIXEIRA, N.M. et al. (1987). Fatores genéticos e de ambiente do desempenho de vacas mestiças Holandês - Zebu. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia* 16: 227-260.
- POSADA, G.A. (1981). *Heterosis for growth and pubertal characters of second generation heifers of a five breed diallel*. College Station, Texas A & M University (M.S. Thesis).
- ROBISON, O.W., KELLY, M.G., McDANIEL, B.T. e McDOWELL, R.E. (1980). Genetic parameters of body size in purebred and crossbred dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 63: 1187-1199.
- ROBISON, O.W., McDANIEL, B.T. e RINCON, E.J. (1981). Estimation of direct and maternal additive and heterotic effects from crossbreeding experiments in animals. *J. Anim. Sci.* 52: 44-50.
- SACCO, R.E., BAKER, J.F., CARTWRIGHT, T.C., LONG, C.R. e SANDERS, J.O. (1989). Production characters of straightbred, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> cows: birth and weaning characters of terminal-cross calves. *J. Anim. Sci.* 67: 1972-1979.
- SCHNELL, F.W. (1975). Type of variety and average performance in hybrid maize. *J. Plant Breed. Genetics* 74: 177-182.
- SEIFERT, G.W. e KENNEDY, J.F. (1972). A comparison of British breed crosses with F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> Zebu x British cattle on the basis of a productivity index. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* 9: 143-146.
- SHERIDAN, A.K. (1980). A new explanation for egg production heterosis in crosses between White Leghorns and Australorps. *British Poult. Sci.* 21: 85-88.
- SHERIDAN, A.K. (1981). Crossbreeding and heterosis. *Anim. Breed. Abstr.* 49: 131-144.
- SHERIDAN, A.K. e RANDALL, M.C. (1977). Heterosis for egg production in White Leghorn x Australorp crosses. *British Poult. Sci.* 18: 69-77.
- SHULL, G.H. (1948). What is "heterosis"? *Genetics* 33: 439-446.
- SHULL, G.H. (1952). Beginnings of the heterosis concept. In: Gowen, J.W. (ed.) *Heterosis*, pp. 15-48. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- SPELBRING, M.C., MARTIN, T.G. e DREWRY, K.J. (1977). Maternal productivity of crossbred Angus x Milking Shorthorn cows. II. Cow reproduction and longevity. *J. Anim. Sci.* 45: 976-981.
- SPRAGUE, G.F. (1983). Heterosis in maize: theory and practice. In: Frankel, R. (ed.) *Heterosis: Reappraisal of Theory and Practice*, pp. 47-70. Heidelberg, Springer-Verlag.
- SRIVASTAVA, H.K. (1972). Mitochondrial complementation and hybrid vigor. *Ind. J. Genet. Plant. Breed.* 32: 215-228.
- SRIVASTAVA, H.K. (1983). Heterosis and intergenomic complementation: mitochondria, chloroplast and nucleus. In: Frankel, R. (ed.) *Heterosis: Reappraisal of Theory and Practice*, pp. 260-286. Heidelberg, Springer-Verlag.

- STRICKBERGER, M.W. (1976). *Genetics*. Macmillan Publishing Co., New York, 914p.
- SYRSTAD, O. (1988). Crossbreeding for increased milk production in the tropics. *Norw. J. Agric. Sci.* 2: 179-185.
- SYRSTAD, O. (1989). Dairy cattle crossbreeding in the Tropics: performance of secondary crossbred populations. *Livest. Prod. Sci.* 23: 97-106.
- TEODORO, R.L., LEMOS, A.M., BARBOSA, R.T. e MADALENA, F.E. (1984). Comparative performance of six Holstein-Friesian x Guzera grades in Brazil. 2. Traits related to the onset of the sexual function. *Anim. Prod.* 38: 165-170.
- TEODORO, R.L., MILAGRES, J.C., FONTES, C.A.A., LEMOS, A.M. e FREITAS, A.F. (1993 a). Duração média do intervalo de partos, produção de leite, gordura e proteína por dia de intervalo de partos em vacas mestiças. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia* 22: 481-487.
- TEODORO, R.L., MILAGRES, J.C., REGAZZI, A.J., LEMOS, A.M. e FREITAS, A.F. (1993 b). Características associadas com a maturidade sexual em vacas mestiças Holandês : Gir e vacas do cruzamento tríplice Jersey ou Suiço x Holandês: Gir. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia* 22: 488-494.
- TEODORO, R.L., MILAGRES, J.C., CARDOSO, R.M., LEMOS, A.M. e FREITAS, A.F. (1994). Período de lactação e produção de leite, gordura e proteína, ajustados para 305 dias de lactação em vacas mestiças Europeu x Zebu. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia* 23: 274-282.
- TOVAR, J.R. (1965). *Factors affecting weaning weights of calves produced in Hereford and rotational crossbred herds*. College Station, Texas A & M University, 80p. (M.S. Thesis).
- TURNER, H.N. e YOUNG, S.S.Y. (1969). *Quantitative Genetics in Sheep Breeding*. Ithaca, Cornell Univ. Press.
- VENCOVSKY, R., DIAS, O.J. e RICARDO, Y. (1970). Um modelo genético aplicado à análise de dados de produção de leite em gado bovino. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", *Relatório do Departamento de Genética* pp. 130-136.
- VENTER, H.A.W., VAN ZYL, J.G.E. e COERTZE, R.J. (1986). Evaluation of systems of straight - and crossbreeding in beef cattle in the R.S.A. *Proc. 3rd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vol. IX, pp. 336-341. Lincoln, NE, USA.
- WAGNER, R.P. (1972). The role of maternal effects in animal breeding. II. Mitochondria and animal inheritance. *J. Anim. Sci.* 35: 1280-1287.
- WIJERATNE, W.V.S. (1970). Crossbreeding Sinhala cattle with Jersey and Friesian in Ceylon. *Anim. Prod.* 12: 473-483.
- WILLHAM, R.L. e POLLACK, E. (1985). Theory of heterosis. *J. Dairy Sci.* 68: 2411-2417.
- WRIGHT, S. (1922). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. *USDA Bull* 1121, Maryland, USA.
- WRIGHT, S. (1977). *Evolution and the genetics of populations: experimental results and evolutionary deductions*. Chicago, Univ. Chicago Press.