

## BASES GENÉTICAS DO CRUZAMENTO EM BOVINOS

PROCI-1993.00046

BAR

1993

SP-1993.00046

*Pedro Franklin Barbosa**Engenheiro Agrônomo, Ph.D.,**Pesquisador Científico em Genética e Melhoramento Animal  
EMBRAPA/Centro de Pesquisa de Pecuária do Sudeste (CPPSE)**Caixa Postal 339, CEP 13560-970, São Carlos, SP.*

### I - INTRODUÇÃO

A produção de carne bovina (P) pode ser considerada como o resultado da utilização dos recursos genéticos (G) e ambientais (E) disponíveis numa região ou país e das interações de natureza biológica (G+E) e estatística (GxE), entre eles. Há várias maneiras de se combinar os elementos de ambos os grupos de recursos, o que resulta em um grande número de sistemas de produção. Os sistemas de produção mais eficientes são, em geral, aqueles que otimizam a combinação dos recursos genéticos e ambientais, quanto aos três componentes principais do ciclo produtivo de bovinos de corte: reprodução (aumento em número), produção (aumento em tamanho) e produto (melhoria da qualidade).

De acordo com o dicionário preparado por MASON (1988), há aproximadamente mil raças zootécnicas de bovinos no mundo, das quais 250 têm alguma importância numérica. No Brasil, há cerca de 60 raças que são exploradas para a produção comercial de carne bovina (BARBOSA, 1990a). As diferenças morfológicas, fisiológicas e zootécnicas entre as raças são devidas em grande parte às diferentes direções e pressões de seleção às quais elas foram submetidas durante o processo evolutivo. Cada raça é, então, dotada de uma composição genética diferente das demais, principalmente para as características raciais e, provavelmente, para a maioria dos atributos relacionados com a capacidade de adaptação ao ambiente e o desempenho produtivo.

Há três estratégias para se utilizar a diversidade genética existente:

- (1) criar a raça pura melhor adaptada ao sistema de produção;
- (2) formar uma nova raça; e
- (3) fazer cruzamentos entre raças.

Essas estratégias envolvem diferentes alternativas de seleção (escolha dos pais da geração seguinte e determinação do número de progênies que cada animal selecionado deve ter). Em geral, a seleção das raças puras e novas raças é feita com base em um modelo aditivo simples quanto ao tipo de ação gênica e, na prática, produz ganhos genéticos próximos dos esperados, de acordo com a teoria da resposta à seleção para características quantitativas. A utilização do cruzamento entre raças, por outro lado, é considerada como uma alternativa à seleção. A Figura 1 mostra as relações entre essas alternativas, partindo do ponto onde o cruzamento está sendo considerado como uma das estratégias para aumentar a produtividade dos sistemas de produção de carne bovina.

As questões colocadas na Figura 1 precisam ser respondidas com níveis adequados de precisão, para que seja possível o estabelecimento e a recomendação da estratégia mais apropriada. Quanto ao cruzamento, as principais questões referem-se à importância relativa dos efeitos aditivos e heteróticos e suas interações com os diferentes níveis dos recursos ambientais e de manejo. O objetivo desse trabalho é discutir os aspectos mais importantes das bases genéticas do cruzamento em bovinos.

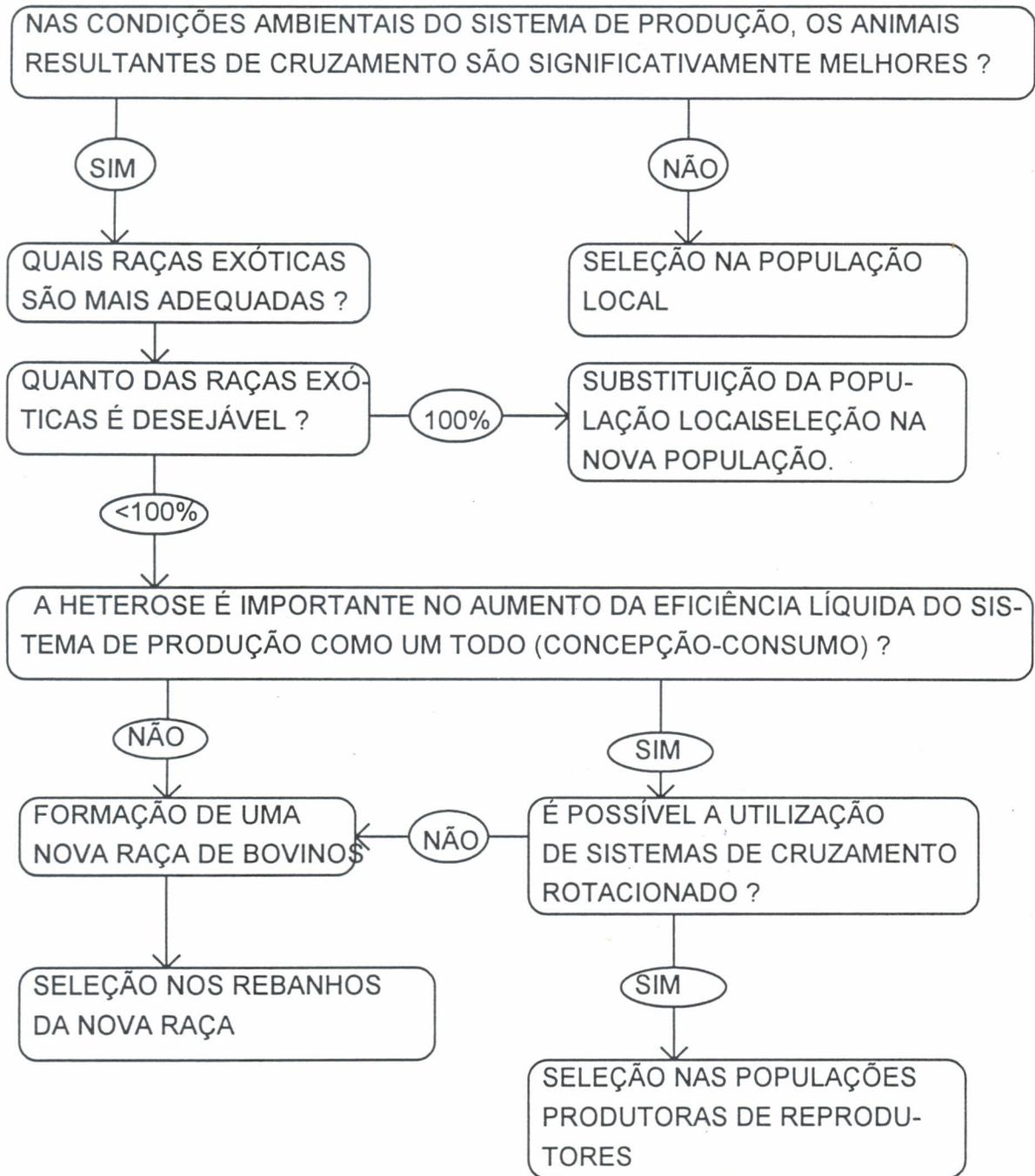


Figura 1 - Opções estratégicas envolvendo seleção, cruzamentos e formação de novas raças em bovinos de corte (adaptada de CUNNINGHAM, 1987).

## II - CRUZAMENTOS

### 2.1. Considerações gerais

Em Zootecnia, denomina-se cruzamento ao acasalamento de indivíduos de raças diferentes. O produto de um cruzamento chama-se mestiço e o acasalamento de animais mestiços entre si é chamado mestiçagem. O produto da mestiçagem de animais de mesma composição genética é chamado bimestiço.

Do ponto de vista genético, de acordo com BRIQUET JR. (1967), não há razão para se fazer distinção entre os termos cruzamento e hibridação (acasalamento de animais de espécies diferentes em zootecnia) e nem entre mestiço e híbrido. Os fenômenos genéticos que ocorrem em ambos os tipos de acasalamento são os mesmos, muito embora seja esperado que a intensidade dos efeitos seja maior na hibridação. Modernamente, na genética o termo híbrido significa o produto de acasalamento de indivíduos geneticamente diferentes, sem qualquer ligação com conceitos zootécnicos ou zoológicos.

A expressão "grau de sangue" é muito usada em zootecnia e designa a "porcentagem de sangue" ou "fração de sangue" de uma raça que o animal possui em sua composição genética, em relação a outras raças. Tal conceito só tem validade quando são considerados todos os genes de todo o conjunto de indivíduos incluídos na genealogia do animal. Na atualidade, deve-se evitar o uso do termo "grau de sangue", para não confundir cruzamento com a idéia errônea da herança por mistura. Para tanto, deve-se dar preferência às denominações geneticamente corretas e zootecnicamente apropriadas; como exemplos, temos:  $F_1$  Charolês x Nelore (para indicar a composição genética de um animal  $1/2$  Charolês +  $1/2$  Nelore, filho de pai Charolês e mãe Nelore), retrocruza Charolês x Nelore (para indicar que refere-se a um animal  $3/4$  Charolês +  $1/4$  Nelore, filho de pai Charolês e mãe  $F_1$  Charolês x Nelore),  $F_2$  Charolês x Nelore (produto de pais  $F_1$  Charolês x Nelore), mestiço  $5/8$  Charolês +  $3/8$  Nelore (filho de pai Charolês e mãe  $3/4$  Nelore +  $1/4$  Charolês), mestiço  $1/2$  A +  $1/4$  B +  $1/4$  C (para designar animais resultantes do cruzamento de 3 raças). Na dúvida, deve-se indicar a raça do pai e a raça da mãe como, por exemplo, bezerros filhos de touros  $5/8$  Charolês +  $3/8$  Zebu e vacas  $1/2$  Angus +  $1/2$  Zebu, o que equivale a dizer bezerros mestiços  $5/16$  Charolês +  $4/16$  Angus +  $7/16$  Zebu.

A prática de cruzamentos em bovinos foi proposta, pela primeira vez, por BUFFON no final do século XVIII, como contrapartida à teoria da superioridade da raça nativa nas condições ambientais onde foi formada, vigente na Inglaterra no século XVIII. Já naquela época, observou-se que os animais resultantes de cruzamento entre raças nativas eram superiores a pelo menos uma das raças nativas. No entanto, segundo SHULL (1952), em animais domésticos o reconhecimento da superioridade das progênes resultantes de cruzamento em relação à média das "raças puras" só foi feito em 1907 por QUINTUS I. SIMPSON, ao apresentar um trabalho sobre "Rejuvenescimento pela Hibridação", durante a reunião da Associação Americana de Criadores em Columbus, Ohio.

A obtenção de raças puras de bovinos é relativamente recente, já que quase todas foram criadas durante os séculos dezoito, dezenove e vinte. Após os trabalhos pioneiros de Robert Bakewell (1725-1795) em Dishley, na Inglaterra, sobre endogamia e seleção, alguns criadores verificaram que era conveniente intensificar o uso de determinados animais, tidos como superiores, na reprodução dos seus rebanhos. Mesmo com a forte desaprovação popular do uso da endogamia na época, os criadores foram bem sucedidos em utilizá-la, juntamente com a seleção, para atingir os seus objetivos, muito embora não se pudesse dar uma explicação científica para os bons resultados obtidos.

Em termos genéticos, o que os criadores das primeiras raças puras fizeram foi a aplicação de algumas técnicas preconizadas por Bakewell, obedecendo à seguinte seqüência: partindo-se de animais heterozigotos ou mestiços, aplicaram a endogamia estreita (acasalamentos de irmãos completos, pai-filha, etc.), obtiveram animais homozigotos para vários locos gênicos e, o mais importante e fundamental para o

sucesso, praticaram seleção contra todos os animais defeituosos ou indesejáveis de acordo com os critérios vigentes. Assim, as raças puras são linhagens endogâmicas, homozigotas para a maioria dos genes que controlam as características dos animais, principalmente as qualitativas como, por exemplo, cor da pelagem, presença de chifres, tipos sanguíneos, polimorfismos proteicos e anormalidades genéticas.

A formação das raças puras seguiu um padrão típico e muito semelhante nos vários locais. Primeiro, houve a produção de um tipo de animais que era mais útil e desejável que o tipo existente na região, mas que não era muito diferente quanto à genealogia daquele já criado. Isso foi uma consequência direta da recomendação de BUFFON (1780), citado por LUSH (1945), que a perfeição só podia ser atingida por meio do cruzamento e da mistura de todos os indivíduos que tinham as características desejadas, sem considerar a raça ou região de origem.

Numa segunda etapa, os melhores animais do tipo desejável foram reunidos em alguns rebanhos, onde foi praticada a endogamia intensa, tendo como efeito a diferenciação dos animais não apenas em tipo, quando comparados com os da região, mas também quanto à genealogia e herança. Nos casos em que esse processo foi bem sucedido, ocorreu uma terceira etapa: o tipo racial tornou-se popular e houve aumento do número de rebanhos.

A seguir, os criadores verificaram que era impossível ter acesso às informações da genealogia dos animais produzidos por um grande número de criadores, o que gerou a necessidade do estabelecimento de um sistema de registro genealógico único que centralizasse todas as informações. Em quinto e último lugar, houve a formação de uma associação de criadores para salvaguardar a pureza da raça, executar os serviços de registro genealógico e promover os interesses dos criadores da raça.

Desde o início da formação das raças puras, os criadores enfatizaram que os reprodutores por eles produzidos eram especialmente valiosos para serem usados em cruzamento com fêmeas de outras raças (uma espécie de retorno às idéias de BUFFON) e como fonte de material genético para melhoramento de rebanhos comerciais através de cruzamento contínuo ou absorvente. Uma função importante das raças puras é a produção de touros para serem usados em sistemas de cruzamento.

A partir do início do século XX, houve o retorno à idéia da formação de novas raças em bovinos de corte. Alguns exemplos são a Santa Gertrudes (5/8 Shorthorn + 3/8 Brahman) e a Brangus (5/8 Angus + 3/8 Brahman) nos Estados Unidos, a Canchim (5/8 Charolês + 3/8 Zebu) e a Indubrasil (mestiçagem de Gir, Guzerá e outras raças de Zebu) no Brasil, a Belmont Red (1/2 Africander + 1/4 Hereford + 1/4 Shorthorn) na Austrália, e a Bonsmara (5/8 Africander + 3/16 Shorthorn + 3/16 Hereford) na África do Sul. Em quase todos os programas de formação de novas raças, através de cruzamento e mestiçagem de raças de *Bos taurus* e *Bos indicus*, a justificativa é o aproveitamento das características desejáveis de crescimento das primeiras e de adaptação (rusticidade) das de *Bos indicus* no mesmo animal.

Nas décadas mais recentes, têm havido várias tentativas para melhorar a produtividade das raças existentes nos países em desenvolvimento, através do cruzamento delas com raças desenvolvidas em regiões de clima temperado. Os resultados obtidos têm sido variáveis, com vários exemplos bem conhecidos, tanto de sucesso como de falha. Muito foi publicado sobre o assunto, mas pouco tem sido feito em termos da avaliação das bases genéticas do cruzamento em bovinos de corte, particularmente nas regiões tropicais. A maior parte da experiência acumulada sobre o assunto foi derivada de informações referentes a programas de cruzamentos em bovinos leiteiros. Modelos teóricos foram desenvolvidos, tanto para dar uma explicação genética racional para o que tem sido observado na prática, quanto para prever o desempenho de animais mestiços. Os pontos mais importantes dos modelos mais simples são apresentados e discutidos a seguir.

## 2.2. Aspectos genéticos

A média do desempenho de um grupo de animais é determinada pela sua capacidade genética e pelas condições ambientais nas quais os animais são criados. Além disso, pode ocorrer interação entre os componentes genético e ambiental como, por exemplo, quando as diferenças entre animais são maiores em um ambiente do que em outro.

Para efeito de análise do desempenho de um grupo de animais, os valores fenotípicos (componente observacional) devem ser corrigidos para as causas de variação identificadas como importantes, com o objetivo de separar os efeitos dos componentes causais (genótipo e ambiente) da variação fenotípica. Mesmo assim, parte da variação fenotípica ainda será devida aos efeitos de fatores genéticos e ambientais não identificados e do acaso (variação residual).

O componente genético é o efeito agregado das ações de um grande número de genes, que atuam individualmente e em conjunto com outros genes ou grupos de genes do sistema. De acordo com CUNNINGHAM & SYRSTAD (1987), o genótipo de bovinos tem aproximadamente três milhões de genes; muitos não são funcionais, quando se considera uma determinada característica, mas alguns são bem conhecidos quanto à sua estrutura bioquímica e função.

Os efeitos genéticos são agrupados em três níveis:

(1) efeitos aditivos, que são o resultado da soma dos efeitos causados pela ação individual de cada gene, independentemente do restante do genótipo;

(2) efeitos de dominância, devidos à ação conjunta de genes de um mesmo loco; e

(3) efeitos epistáticos, resultantes da ação conjunta de dois ou mais genes de dois ou mais locos.

A teoria da seleção fundamenta-se no acúmulo de efeitos aditivos favoráveis geração após geração. A utilização de cruzamentos, por outro lado, baseia-se principalmente na combinação dos efeitos favoráveis de dominância em cada geração, que não são acumulados de uma geração para outra, mas podem ser aumentados pela seleção das raças usadas nos cruzamentos. Os efeitos epistáticos podem envolver desde a ação conjunta de dois genes em dois locos até qualquer número de genes em qualquer número de locos (ambos maiores que dois); por isso, é praticamente impossível deduzir qualquer consideração geral sobre os efeitos epistáticos, tanto nos modelos de seleção como de cruzamentos.

Os modelos genéticos para a avaliação de cruzamentos podem incluir todos os tipos de efeitos genéticos, os efeitos maternos, os efeitos das interações genótipo-ambiente, e mesmo os efeitos citoplasmáticos (JINKS, 1983). Em muitos casos, no entanto, os modelos baseados nos efeitos aditivos e de dominância são adequados para a tomada de decisões sobre o programa de cruzamentos a ser adotado numa região. Os fatores que podem tornar o modelo aditivo-dominante inadequado são:

a) presença de efeitos epistáticos significativos;

b) presença de efeitos maternos significativos no desempenho dos animais produzidos por mães mestiças;

c) interação genótipo-ambiente; e

d) existência de efeitos citoplasmáticos significativos no desempenho de animais mestiços.

## 2.3. Efeitos da dominância e heterose

De acordo com WRIGHT (1977), a probabilidade de uma raça pura (linhagem endogâmica) tornar-se homozigota, quanto aos alelos dominantes, em todos os locos gênicos é muito pequena se o número de pares de genes for grande ou se houver ligação gênica. Conseqüentemente, deve haver diminuição no vigor com o aumento da endogamia e, pela mesma razão, a recuperação do vigor com o cruzamento de linhagens endogâmicas (raças puras). Assim, a heterose é um fenômeno complementar à depressão endogâmica ou o reverso da depressão endogâmica (FALCONER, 1960).

FALCONER (1960) demonstrou que a heterose, em um loco gênico, é igual à depressão endogâmica com o sinal inverso, ou seja, heterose =  $2pqdF$ , onde  $p$  e  $q$  são as frequências gênicas dos alelos  $A_1$  e  $A_2$  na população,  $d$  é o grau de dominância, e  $F$  é o coeficiente de endogamia. Os aspectos mais importantes da equação são discutidos a seguir.

Inicialmente é necessário derivar as equações das médias das populações com e sem endogamia, com base nas frequências dos genótipos e nos seus valores.

A média genotípica de uma população não endogâmica ( $M$ ) pode ser derivada da seguinte forma:

Genótipos	Frequências	Valores	Frequências x Valores
$A_1 A_1$	$p^2$	+a	$p^2a$
$A_1 A_2$	$2pq$	d	$2pqd$
$A_2 A_2$	$q^2$	-a	$-q^2a$
Soma	1	d	$p^2a + 2pqd - q^2a$

Como a soma das frequências genotípicas é igual à unidade, então a média ( $M$ ) é dada pela soma dos produtos das frequências pelos valores, ou seja:

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

$$M = a(p^2 - q^2) + 2pqd, \text{ mas } p^2 - q^2 = (p+q)(p-q)$$

$$M = a(p+q)(p-q) + 2pqd, \text{ mas } (p+q) = 1$$

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

Utilizando o mesmo procedimento, a média genotípica de uma população endogâmica ( $M_F$ ) é derivada como segue:

Genótipos	Frequências	Valores	Frequências x Valores
$A_1 A_1$	$p^2 + pqF$	+a	$p^2a + pqFa$
$A_1 A_2$	$2pq - 2pqF$	d	$2pqd - 2pqFd$
$A_2 A_2$	$q^2 + pqF$	-a	$-q^2a - pqFa$
Soma	1	d	$p^2a + 2pqd - 2pqFd - q^2a$

Do mesmo modo que para  $M$ , desenvolvendo-se a equação para  $M_F$  tem-se:

$$M_F = p^2a + 2pqd - 2pqFd - q^2a$$

$$M_F = a(p^2 - q^2) + 2pqd - 2pqFd$$

$$M_F = a(p+q)(p-q) + 2pqd - 2pqFd$$

$$M_F = a(p-q) + 2pqd(1 - F)$$

A mudança na média da população causada pela endogamia é, portanto, igual à diferença entre as médias, isto é, a depressão endogâmica (DE) é dada por:

$$DE = M_F - M$$

$$DE = [a(p-q) + 2pqd(1 - F)] - [a(p-q) + 2pqd]$$

$$DE = [ap - aq + 2pqd - 2pqdF] - [ap - aq + 2pqd]$$

$$DE = ap - aq + 2pqd - 2pqdF - ap + aq - 2pqd$$

$$DE = -2pqdF$$

Utilizando o mesmo modelo, FALCONER (1960) também desenvolveu uma equação para quantificar a heterose na geração  $F_1$  ( $HF_1$ ) como a soma dos efeitos dos locos nos quais as duas populações (ou raças) usadas como pais diferem, ou seja,  $HF_1 = dy^2$ , onde  $d$  é o grau de dominância e  $y^2$  é o quadrado das diferenças nas freqüências gênicas entre as duas populações.

A equação acima foi desenvolvida considerando o seguinte raciocínio: duas populações ( $P_1$  e  $P_2$ ) são cruzadas para produzir a geração  $F_1$ , as freqüências gênicas são  $p$  e  $q$  numa população e  $p'$  e  $q'$  na outra, e a diferença nas freqüências gênicas ( $y$ ) é dada por  $y = p - p' = q' - q$ , porque  $p + q = 1$  e  $p' + q' = 1$ . As freqüências gênicas na segunda população podem ser descritas como  $p' = (p - y)$  e  $q' = (q + y)$ . Os valores genotípicos  $a$ ,  $d$  e  $-a$  são definidos como anteriormente; admitindo-se que sejam os mesmos nas duas populações e que a interação epistática não seja levada em consideração, então é possível determinar a média de cada população ( $MP_1$  e  $MP_2$ ), a média das duas populações ( $MP$ ), a média do  $F_1$  ( $MF_1$ ) e a média do  $F_2$  ( $MF_2$ ), como descrito a seguir.

As médias das populações  $P_1$  e  $P_2$  são:

$$MP_1 = a(p - q) + 2dpq \text{ (como anteriormente)}$$

$$MP_2 = a(p - y - q - y) + 2d[(p - y)(q + y)]$$

$$MP_2 = a(p - q - 2y) + 2d[pq + y(p - q) - y^2]$$

A média das duas populações ( $MP$ ) é dada pela seguinte equação:

$$MP = 1/2 (MP_1 + MP_2)$$

$$MP = 1/2 \{ a(p - q) + 2pqr + a(p - q - 2y) + 2d[pq + y(p - q) - y^2] \}$$

$$MP = 1/2 [(ap - aq + 2pqr + ap - aq - 2ay + 2d(pq + py - qy - y^2))]$$

$$MP = 1/2 (ap - aq + 2pqr + ap - aq - 2ay + 2pqr + 2pyd - 2qyd - 2dy^2)$$

$$MP = 1/2 (2ap - 2aq + 4pqr - 2ay + 2pyd - 2qyd - 2dy^2)$$

$$MP = ap - aq - ay + 2pqr + pyd - qyd - dy^2$$

$$MP = a(p - q - y) + d[2pqr + y(p - q) - y^2]$$

Como os genes de ambas as populações são tomados aleatoriamente, os indivíduos da geração  $F_1$  são constituídos da seguinte maneira:

Genótipos	Freqüências	Valores	Freqüências x Valores
$A_1 A_1$	$p(p - y)$	$+a$	$a(p^2 - py)$
$A_1 A_2$	$2pq + y(p - q)$	$d$	$d[2pq + y(p - q)]$
$A_2 A_2$	$q(q + y)$	$-a$	$-a(q^2 + qy)$
Soma	1	$d$	Média do $F_1$

A média dos valores genotípicos do  $F_1$  ( $MF_1$ ) é dada por:

$$MF_1 = a(p^2 - py) + d[2pq + y(p - q)] - a(q^2 + qy)$$

$$MF_1 = a(p^2 - py - q^2 - qy) + d[2pq + y(p - q)]$$

$$MF_1 = a(p^2 - q^2) - a(py + qy) + d[2pq + y(p - q)]$$

$$MF_1 = a[p + q](p - q) - ay(p + q) + d[2pq + y(p - q)]$$

$$MF_1 = a(p - q) - ay + d[2pq + y(p - q)]$$

$$MF_1 = a(p - q - y) + d[2pq + y(p - q)]$$

A quantidade de heterose, expressa como a diferença entre as médias do  $F_1$  ( $MF_1$ ) e das populações usadas como pais ( $MP$ ), é obtida por meio de subtração, como segue:

$$HF_1 = MF_1 - MP$$

$$HF_1 = \{a(p-q-y) + d[2pq+y(p-q)]\} - \{a(p-q-y) + d[2pq+y(p-q) - y^2]\}$$

$$HF_1 = [ap-aq-ay + d(2pq+py-qy)] - [ap-aq-ay + d(2pq+py-qy-y^2)]$$

$$HF_1 = ap-aq-ay+2pqd+pyd-qyd-ap+aq+ay-2pqd-pyd+qyd+dy^2$$

$$HF_1 = dy^2$$

para um loco com dois genes. Para n locos gênicos, a equação é:

$$HF_1 = \Sigma dy^2$$

Como pode ser observado nas equações, tanto a heterose como a depressão endogâmica dependem da dominância para a sua ocorrência. Os locos sem dominância (i.e., d=0) não causam nenhum dos fenômenos.

A partir da equação  $HF_1 = \Sigma dy^2$  (FALCONER, 1960), podem ser feitas as seguintes considerações gerais:

1) A ocorrência da heterose depende de dominância direcional - se alguns locos são dominantes em uma direção e outros na direção oposta, os seus efeitos tendem a se cancelar e nenhuma heterose seria observada no cruzamento de duas raças puras; no entanto, a ausência de heterose não é suficiente para concluir-se que não há dominância em cada um dos locos;

2) A quantidade de heterose é específica para um determinado cruzamento - os genes para os quais duas raças puras diferem quanto às freqüências, não são os mesmos para todos os pares de raças e, portanto, diferentes pares de raças terão valores diferentes de  $\Sigma dy^2$  e quantidades de heterose também diferentes; e

3) A quantidade de heterose é proporcional ao quadrado das diferenças nas freqüências gênicas entre as duas populações - se não houver diferença (y=0), a heterose será nula; a heterose será máxima quando um alelo está fixo numa população e o outro na outra população (i.e., y=1), como é o caso de linhagens altamente endogâmicas e homocigotas para diferentes alelos, mas mesmo assim a heterose ainda depende da dominância direcional.

Outro aspecto genético importante é a quantidade de heterose residual em gerações secundárias de cruzamento.

O caso mais simples é o da geração  $F_2$ , obtida através do acasalamento de animais mestiços  $F_1$ . As freqüências gênicas nos  $F_1$  são as respectivas médias das freqüências gênicas nas populações paternas, isto é,  $(p-1/2y)$  para um alelo e  $(q+1/2y)$  para o outro. Assim, seguindo o mesmo raciocínio anterior à média genotípica da geração  $F_2$  ( $MF_2$ ) é dada por:

Genótipos	Freqüências	Valores	Freqüências x Valores
$A_1A_1$	$(p-1/2y)$	+a	$a(p-1/2y)$
$A_1A_2$	$2(p-1/2y)(q+1/2y)$	d	$2d[(p-1/2y)(q+1/2y)]$
$A_2A_2$	$(q+1/2y)$	-a	$-a(q+1/2y)$
Soma	1	d	Média do $F_2$

$$MF_2 = a(p-1/2y-q-1/2y) + 2d[(p-1/2y)(q+1/2y)]$$

$$MF_2 = a(p-q-y) + d[(2p-y)(2q+y)]$$

$$MF_2 = a(p-q-y) + d[(4pq+2py-2qy-y^2)]$$

$$MF_2 = a(p-q-y) + d[2pq+y(p-q) - 1/2y^2]$$

Do mesmo modo que para a geração  $F_1$ , a quantidade de heterose na geração  $F_2$  ( $HF_2$ ) é a diferença

entre as médias da geração  $F_2$  ( $MF_2$ ) e a média dos pais (MP), isto é,

$$HF_2 = MF_2 - MP$$

$$HF_2 = \{a(p-q-y) + d[2pq + y(p-q) - \frac{1}{2}y^2]\} - \{a(p-q-y) + d[2pq + y(p-q) - y^2]\}$$

$$HF_2 = [ap-aq - ay + d(2pq+py-qy-\frac{1}{2}y^2)] - [ap-aq-ay + d(2pq+py-qy-y^2)]$$

$$HF_2 = (ap-aq-ay+2pqd+pyd-qyd-\frac{1}{2}dy^2) - (ap-aq-ay+2pqd+pyd-qyd-dy^2)$$

$$HF_2 = ap-aq-ay+2pqd+pyd-qyd-\frac{1}{2}dy^2 - ap+aq+ay-2pqd-pyd+qyd+dy^2$$

$$HF_2 = \frac{1}{2} dy^2 \text{ ou, em termos da geração } F_1,$$

$$HF_2 = \frac{1}{2} HF_1.$$

Portanto, a quantidade de heterose na geração  $F_2$  é igual à metade daquela na geração  $F_1$ . Desde que não ocorra aumento da endogamia nas gerações seguintes, de acordo com o modelo aditivo-dominante a heterose individual deve se estabilizar a partir da geração  $F_2$ . A heterose materna, nas mesmas condições, estabiliza-se a partir da geração  $F_3$ .

#### 2.4. Modelo aditivo-dominante

Como indicado pelo próprio nome do modelo genético, apenas os efeitos genéticos aditivos e de dominância são levados em consideração.

No caso de um grupo de animais produzidos através do cruzamento de duas "raças puras" (linhagens genéticas), o componente aditivo do desempenho desses animais, para uma determinada característica, é proporcional à contribuição gênica de cada raça. Nos animais  $F_1$  produzidos pelo cruzamento de duas raças ( $P_1$  e  $P_2$ ), por exemplo, o valor aditivo (A) é dado por:

$$A = 1/2 (P_1 + P_2)$$

onde  $P_1$  e  $P_2$  são as médias do desempenho das duas raças respectivamente (CUNNINGHAM, 1987).

Do mesmo modo, o valor aditivo para animais retrocruzados com a raça  $P_1$  ( $B_1 = P_1 \times F_1$ ) é dado por:

$$A = 3/4 P_1 + 1/4 P_2$$

O componente genético envolvendo os efeitos de dominância foi descrito por FALCONER (1960), para dois genes ( $A_1$  e  $A_2$ ) de um mesmo loco, cujas freqüências são p e q e cujos valores genéticos aditivos são  $1/2A$  e  $-1/2A$  respectivamente. A média da população é definida como M. A média genotípica determinada pelos efeitos de todos os locos, exceto o loco que contém os alelos  $A_1$  e  $A_2$ , é definida como m. O valor genotípico de  $A_1A_1$  é então igual a  $m + a$ , o de  $A_2A_2$  é  $m - a$ , e o de  $A_1A_2$  é  $m + d$ , onde a é o valor genotípico de cada um dos homocigotos ( $A_1A_1$  e  $A_2A_2$ ), expresso como desvio da média, e d é o grau de dominância.

O grau de dominância (d) é dado pelo desvio do valor genotípico do heterocigoto ( $A_1A_2$ ) em relação à média dos dois homocigotos ( $A_1A_1$  e  $A_2A_2$ ). Em geral, os efeitos de dominância são positivos. A média genotípica (M) é dada pela soma dos produtos da multiplicação dos valores genotípicos dos três genótipos pelas suas respectivas freqüências na população:

Genótipos	Freqüências	Valores	Freqüências x Valores
$A_1A_1$	$p^2$	$m + a$	$p^2(m + a)$
$A_1A_2$	$2pq$	$m + d$	$2pq(m + d)$
$A_2A_2$	$q^2$	$m - a$	$q^2(m - a)$

Desse modo, a média genotípica da população é dada por:

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

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

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

mas, como  $p^2+2pq+q^2 = 1$ ,  $(p^2-q^2) = (p+q)(p-q)$ , e  $p + q = 1$ , então:

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

Quando não há forças seletivas atuando na população, há equilíbrio nas freqüências gênicas ( $p=q$ ) e o grau de dominância ( $d$ ) 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 de todos os locos, exceto aquele que contém os genes  $A_1$  e  $A_2$ . Essa observação comprova o fato de que, na ausência de seleção, o aumento ou o decréscimo do nível de heterozigose numa população não muda as freqüências gênicas, mas simplesmente altera as proporções relativas de homozigotos e heterozigotos.

Na equação acima, a heterozigose não influencia os dois primeiros termos. O terceiro termo ( $2pqd$ ) é simplesmente o produto da freqüência dos heterozigotos na população ( $2pq$ ) pelos efeitos da dominância naqueles locos onde ela exista. Desde que haja algum grau de dominância, a média genotípica é uma função linear da proporção de heterozigotos na população. A natureza dos efeitos de dominância não precisa ser especificada; ela pode ser parcial, completa ou sobredominante em qualquer dos locos envolvidos ou em todos os locos.

A heterozigose é a probabilidade de que dois genes, em um loco escolhido ao acaso, são derivados de diferentes raças paternas (DICKERSON, 1969). Quando os pais de um animal são de raças diferentes, é esperado que ocorra um aumento no nível de heterozigose alélica (FALCONER, 1960), porque os seus genes são amostras de duas raças e não de apenas uma. Isso pode fazer com que o animal mestiço seja melhor equipado para desempenhar-se bem, especialmente sob condições ambientais variáveis e estressantes, uma vez que os efeitos de dominância são geralmente favoráveis.

A expectativa teórica de que a média genotípica de uma população, para uma determinada característica, aumenta linearmente com o aumento da heterozigose fundamenta-se no argumento desenvolvido por FISHER (1931), que a evolução tende a produzir a dominância dos genes favoráveis e, por outro lado, a recessividade dos genes indesejáveis ou deletérios.

O valor do heterozigoto num dado loco pode ser modificado pelo efeito da seleção gênica em outros locos, como sugerido por FISHER (1931), ou a evolução da dominância dos genes favoráveis pode ser uma consequência da maneira pela qual as enzimas interagem nas vias metabólicas, como demonstrado por WRIGHT (1977) e KACSER & BURNS (1981). Essas proposições são confirmadas pelas evidências experimentais mostrando que, na maioria das vezes, os mutantes desfavoráveis tendem a ser recessivos.

A ocorrência bastante comum da dominância dos genes favoráveis, em seus vários graus, proporciona a base para a expectativa geral da superioridade do heterozigoto, em qualquer loco, em relação à média dos dois homozigotos correspondentes.

Expandindo esse conceito para todos os locos gênicos, pode-se concluir que a expectativa é que a média genotípica da população deve aumentar linearmente com o aumento da heterozigose. A soma dos efeitos benéficos da dominância em cada loco é a base para o conceito de heterose, como será discutido a seguir.

A base genética dos efeitos do cruzamento pode ser dividida em dois componentes principais: efeitos aditivos ( $A$ ) e efeitos não-aditivos ( $H$ ). O componente aditivo para a característica de interesse é aquele que é devido à média dos desempenhos das raças, com a ponderação simples de acordo com o nível de representação de cada raça na composição genética dos animais mestiços. O efeito não-aditivo do cruzamento é a heterose, ou seja, a quantidade que o desempenho dos mestiços desvia-se do componente aditivo.

A heterose é um fenômeno genético resultante da heterosigose (SRIVASTAVA, 1983), como sugerido por EAST (1936) em seqüência às suas idéias originais de 1912. De acordo com suas observações, EAST (1936) concluiu que tanto o declínio no vigor devido à endogamia quanto o aumento no vigor devido ao cruzamento entre espécies de fertilização cruzada eram evidências do mesmo fenômeno.

Admitindo-se, então, a existência de uma associação linear entre os efeitos da dominância e a porcentagem de heterozigose dos indivíduos, a heterose pode ser relacionada diretamente com a heterozigose, como proposto por DICKERSON (1969).

Em termos aplicados, a heterose é definida como o desvio (positivo ou negativo) do desempenho de um grupo de animais mestiços em relação à média das raças paternas, para uma determinada característica. Por exemplo, a heterose (H) na geração  $F_1$  de animais mestiços resultantes do cruzamento entre duas raças puras ( $P_1$  e  $P_2$ ) é dada pela seguinte expressão:

$$H = F_1 - 1/2 (P_1 + P_2) = F_1 - MP$$

onde  $F_1$ ,  $P_1$  e  $P_2$  são as respectivas médias dos grupos  $F_1$ ,  $P_1$  e  $P_2$  para a característica em estudo. A heterose pode ser expressa em termos absolutos, na unidade de medida da característica em questão, ou em termos relativos, onde a superioridade dos animais mestiços  $F_1$  é expressa como porcentagem da média das raças paternas, isto é:

$$H\% = [H / \frac{1}{2} (P_1 + P_2)] \times 100 = (H/MP)100$$

onde H é a heterose em termos absolutos e MP é a média das raças paternas.

A média do desempenho (P) de um grupo de animais mestiços, produzidos através da combinação dos recursos genéticos pelo cruzamento de duas raças puras, para uma determinada característica de acordo com o modelo aditivo-dominante é dada por:

$$P = M + x_1 A + x_2 H, \text{ onde:}$$

M = média geral da população, incluindo os animais de raça pura, para a característica em questão;

A = diferença genético-aditiva entre as raças puras (em geral, A é definida como  $P_2 - P_1$ );

H = heterose na geração  $F_1$ ;

$x_1$  = proporção de genes, nos mestiços, originária da raça pura para a qual A foi definido como desvio;

$x_2$  = nível de heterozigose nos animais mestiços.

Na equação acima, se A for definido como  $P_2 - P_1$ , então M pode ser colocada como igual a  $P_1$  e, nesse caso,  $x_1$  será simplesmente a proporção de genes, nos animais mestiços, oriunda da outra raça pura usada no cruzamento ( $P_2$ ). O nível de heterozigose ( $x_2$ ) pode ser calculado a partir do esquema de acasalamentos usado para produzir os animais mestiços.

Para a obtenção da estimativa do valor genético 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 da estrutura de acasalamentos. Os valores de A e H precisam ser estimados a partir de dados reais obtidos nas condições ambientais para as quais se pretende recomendar a utilização de cruzamentos. Os valores observados (fenótipos) precisam ser corrigidos para as causas de variação não genéticas, com o objetivo de aumentar a precisão das estimativas dos componentes genéticos (A e H).

A proporção de locos, de um animal mestiço, que contém um gene de uma raça paterna ( $P_1$ ) e outro gene de outra raça ( $P_2$ ), isto é, a sua heterozigose ( $x_2$ ) também pode ser calculada a partir da seguinte equação:

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

onde u é a composição genética do pai, em termos de uma das raças paternas ( $P_1$  ou  $P_2$ ), e v é a composição genética da mãe para a mesma raça em que u foi expressa. Alguns exemplos ilustram o uso da equação acima.

Para animais mestiços  $F_1$  (filhos de  $P_1 \times P_2$ ), definindo-se  $P_1$  como a raça base para expressar u e v, a heterozigose ( $x_2$ ) é igual a:

$$x_2 = 1(1 - 0) + 0(1 - 1) = 1 \text{ ou } 100\%.$$

Para animais mestiços  $5/8P_1 + 3/8P_2$ , filhos de acasalamentos entre animais  $P_1$  e  $1/4P_1 + 3/4P_2$ ,

definindo-se  $u$  e  $v$  em termos de  $P_1$ , a heterozigose é:

$$x_2 = 1(1 - 1/4) + 1/4(1 - 1)$$

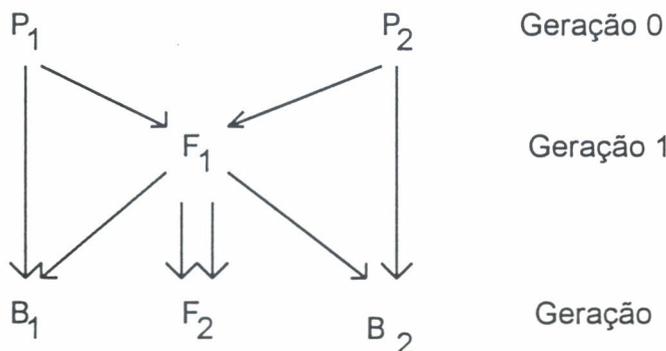
$$x_2 = 1(3/4) + 1/4(0) = 3/4 \text{ ou } 75\%.$$

Para animais bimestiços  $5/8P_1 + 3/8P_2$  (filhos de animais mestiços  $5/8P_1 + 3/8P_2$  acasalados entre si), a heterozigose é:

$$x_2 = 5/8(1 - 5/8) + 5/8(1 - 5/8)$$

$$x_2 = 30/64 \text{ ou } 46,87\%.$$

O uso do modelo aditivo-dominante, para descrever o valor genético de animais mestiços, pode ser ilustrado através da sua aplicação aos primeiros quatro tipos de animais mestiços que podem ser produzidos a partir do cruzamento de duas raças ( $P_1$  e  $P_2$ ). Esses quatro tipos (ou grupos genéticos) são os seguintes:



No diagrama,  $P_1$  e  $P_2$  são as raças puras,  $F_1$  é a primeira geração de mestiços  $P_1 \times P_2$  (ou vice-versa),  $F_2$  é a segunda geração de mestiços ( $F_1 \times F_1$ ),  $B_1$  são os animais retrocruzados com  $P_1$  ( $P_1 \times F_1$  ou  $F_1 \times P_1$ ), e  $B_2$  são os retrocruzados com  $P_2$  ( $P_2 \times F_1$  ou  $F_1 \times P_2$ ). As setas indicam a origem dos genes nos animais mestiços. Os retrocruzados  $B_1$ , por exemplo, recebem metade dos genes de  $P_1$  e a outra metade de  $F_1$ , portanto, eles têm 75% de genes oriundos de  $P_1$  e 25% de  $P_2$  (daí  $x_2$  é igual a 1/4). O nível de heterozigose dos retrocruzados  $B_1$  é de 50%, ou seja, metade da heterozigose nos  $F_1$ , porque um dos pais é de raça pura (0% de heterozigose, por definição) e o outro é 100% heterozigoto ( $F_1$ ). Definindo  $A = P_2 - P_1$ ,  $P_1 = M$  (para a raça local),  $E_1$  a  $E_6$  como os erros e usando a expressão para heterose ( $H$ ) já descrita, o valor esperado do desempenho de cada grupo genético é dado por:

$$P_1 = P_1 \times P_1 = M + E_1$$

$$P_2 = P_2 \times P_2 = M + A + E_2$$

$$F_1 = P_2 \times P_1 = M + 1/2 A + H + E_3$$

$$F_2 = F_1 \times F_1 = M + 1/2 A + 1/2 H + E_4$$

$$B_1 = P_1 \times F_1 = M + 1/4 A + 1/2 H + E_5$$

$$B_2 = P_2 \times F_1 = M + 3/4 A + 1/2 H + E_6$$

As relações entre os valores esperados do desempenho dos seis grupos genéticos acima, dos produtos de cruzamento rotacionado e de uma nova raça foram colocadas em um diagrama por CUNNINGHAM (1987) que, pela semelhança com a elevação da parte frontal de um templo grego clássico, chamou-o de Modelo do Templo Grego.

Se os efeitos maternos (EM) forem importantes, eles devem ser incluídos no modelo. O desempenho fenotípico de nove grupos genéticos é descrito abaixo, onde EM é o efeito materno, HM é a heterose materna,  $E_1$  a  $E_9$  são os erros e a raça ou grupo genético do pai do bezerro é indicada em



No entanto, mesmo em bovinos de leite, onde a inadequação de tal modelo é flagrante para produção de leite na primeira lactação (SYRSTAD, 1989), por razões de ordem prática os cruzamentos têm sido geralmente avaliados com base no modelo aditivo-dominante, principalmente em bovinos de corte (KOCH et al., 1985; KRESS et al., 1986; MORRIS et al., 1986; ROHRER et al., 1988; SACCO et al., 1989a,b; GREGORY et al., 1991a, b; NUÑEZ-DOMINGUEZ et al., 1991; CUNDIFF et al., 1992; GREGORY et al., 1992).

Outro fator que pode complicar a utilização do modelo aditivo-dominante para a avaliação e recomendação de sistemas de cruzamento é a presença de efeitos maternos. Algumas características de bovinos de corte são substancialmente influenciadas pelo ambiente materno (pesos ao nascimento e à desmama, ganho de peso até a desmama, taxa de sobrevivência dos bezerros etc.), onde as progênes são criadas junto com as respectivas mães até a desmama, como ocorre na grande maioria dos sistemas de produção.

Como outros efeitos com um componente genético, o efeito materno pode ter componentes aditivos e de dominância. Sob as mesmas condições anteriores, o efeito materno também pode ser decomposto em efeitos aditivo e dominante, os quais são proporcionais, respectivamente, à proporção de genes de uma determinada raça na mãe e à fração da heterozigose máxima na mãe. Quando necessário, esses componentes podem ser adicionados ao modelo aditivo-dominante e estimados por meio de análises apropriadas, como proposto por DICKERSON (1973).

Exemplos de aplicação do modelo incluindo efeitos maternos, em bovinos de corte, são dados por KOCH et al. (1985) e GREGORY et al. (1992). O comportamento dos efeitos maternos é semelhante àquele dos efeitos diretos, só que com uma geração de diferença (os efeitos maternos são observados na geração seguinte). Tanto os efeitos aditivos como os da heterose podem variar, de acordo com o nível das condições ambientais. A existência de interação entre genótipo aditivo e ambiente é relatada com freqüência na literatura (PANI & LASLEY, 1972). Uma revisão sobre o assunto, incluindo resultados obtidos no Brasil, foi publicada por REIS & LÔBO (1991).

Há um menor número de evidências sobre a interação heterose-ambiente, mas BARLOW (1981) concluiu, após revisão da literatura e análise de dados de várias espécies de animais domésticos e de laboratório, que a interação heterose-ambiente parece ser a regra, e não a exceção, em sistemas de cruzamento de bovinos.

Em geral, a heterose é maior em ambientes estressantes do que em condições ambientais favoráveis, exceto para as características de crescimento em bovinos (BARLOW, 1981). Conclusão semelhante foi obtida por CUNNINGHAM (1981) e HETZEL (1984). Um modelo de efeitos dos fatores dominantes favoráveis, quando há interação heterose-ambiente, foi desenvolvido por JINKS (1983) para quantificar a parte da heterose que é devida à presença daquela interação.

As interações são importantes na predição das conseqüências dos diferentes sistemas de cruzamento. A predição do desempenho depende das estimativas dos efeitos aditivos e de heterose. Quanto maior a acurácia dessas estimativas, maior deverá ser a precisão das predições, para as condições ambientais onde os cruzamentos serão implementados. A existência de interação também significa que um sistema de cruzamento, apropriado para uma determinada condição ambiental, pode não ser adequado em outra situação ambiental.

De acordo com MASON & BUVANENDRAN (1982), é esperado que o nível de heterose seja maior em ambientes estressantes do que em ambientes favoráveis. Os efeitos genéticos aditivos, por outro lado, se comportariam de modo inverso. CUNNINGHAM (1981) apresentou um modelo para explicar esses aspectos.

Em condições ambientais desfavoráveis, a raça local (não melhorada) e a raça exótica com maior potencial genético podem não ser muito diferentes em termos de produção. Em geral, a geração F<sub>1</sub> apresenta um desempenho melhor, indicando a existência de heterose.

---

Em ambientes favoráveis, por outro lado, a raça exótica produz de acordo com o seu potencial genético, mas a raça local, não melhorada, não aumenta significativamente o seu desempenho. A geração  $F_1$  tem o seu desempenho aumentado por uma quantidade intermediária, que pode ser apenas um pouco acima da média das raças paternas, indicando heterose bastante modesta.

De acordo com o modelo de CUNNINGHAM (1981), a diferença entre a geração  $F_1$  e a raça local é causada principalmente pela heterose, em um ambiente desfavorável, e pela diferença genético-aditiva entre as raças no ambiente favorável. Essa situação pode ser explicada por duas razões diferentes:

I) limitações fisiológicas impostas pelo stress à raça exótica, no ambiente ruim, e

II) limitações impostas pelo potencial genético da raça local no ambiente bom, ambas com efeitos semelhantes, em termos de magnitude, sobre os diferentes grupos genéticos.

Outro fator complicador da utilização do modelo aditivo-dominante é a presença de efeitos significativos da herança citoplasmática no desempenho dos animais mestiços. As diferenças encontradas em cruzamentos recíprocos entre animais de duas raças que não podem ser atribuídas ao sexo (cromossomos X e Y) e nem a qualquer outra base cromossômica, sugerem a ação de fatores extranucleares. A ação de fatores extranucleares pode ser devida a duas situações diferentes:

1) quando a progênie apresenta somente as características da mãe, a herança materna é atuante; se o fato for devido à desigualdade nas contribuições citoplasmáticas de ambos os pais, então há suspeita de herança citoplasmática; e

2) quando a herança unidirecional de uma característica não pode ser atribuída à desigualdade nas contribuições citoplasmáticas dos gametas de ambos os pais, então pode haver o envolvimento de outros fatores citoplasmáticos.

Em animais domésticos, as mitocôndrias são responsáveis pela maior parte da variação genética citoplasmática. O genoma mitocondrial é herdado somente através da linha materna na genealogia do animal.

Maiores detalhes sobre o assunto podem ser encontrados na revisão preparada por BARBOSA (1990c). No Brasil, ALENCAR et al. (1993) encontraram efeitos significativos da herança citoplasmática para pesos ao nascimento e à desmama de bovinos da raça Canchim.

## 2.6. Perdas por recombinação

O conceito de perdas por recombinação foi proposto por DICKERSON (1969) com o objetivo de descrever, em termos quantitativos, os efeitos das interações gênicas entre locos (epistasia) sobre a quantidade de heterozigose nas gerações secundárias de diferentes sistemas de cruzamento.

Apesar da identidade na heterozigose de algumas populações de animais mestiços resultantes de diferentes sistemas de cruzamento, pode haver discrepância entre os desempenhos observado e estimado com base no modelo aditivo-dominante. Em geral há linearidade entre heterozigose e heterose, mas os efeitos das interações podem influenciar significativamente a heterozigose residual (HILL, 1982).

A perda por recombinação foi definida por DICKERSON (1973) como uma medida do desvio da associação linear entre grau de heterozigose e heterose. O parâmetro usado para estimar a perda por recombinação é o coeficiente de recombinação, definido com 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.

Quando as médias dos animais mestiços da geração  $F_2$  ( $F_1 \times F_1$ ) e dos retrocruzados ( $P_1 \times F_1$  e  $P_2 \times F_1$ ) são semelhantes então, por definição, não há perda de heterozigose por recombinação. Isso é devido à identidade quanto à heterozigose em ambos os grupos para os efeitos individual (50%) e materno (100%). Mas, como ressaltado por WRIGHT (1977), a inferioridade dos bimestiços  $F_2$  em relação ao retrocruzados tem sido a regra geral e não a exceção.

Do mesmo modo, quando o contraste linear  $(P_1 + F_1 + 6F_2) - (4B + 4F_3)$ , onde B é a média dos retrocruzados  $B_1$  e  $B_2$ , for nulo ou não significativo, a perda por recombinação não influencia a heterose materna (SYRSTAD, 1989).

Os coeficientes de recombinação em vários sistemas de cruzamento são mostrados na Tabela 1. Se toda a heterose observada for causada pelos efeitos favoráveis da dominância, então os níveis de heterose residual (individual e materna) são proporcionais à heterozigose residual nas gerações secundárias ( $F_2$ ,  $F_3$  e subsequentes).

Por outro lado, se os efeitos da recombinação forem importantes, então a heterose residual seria muito menor do que a esperada com base na heterozigose. Assim, a utilização de cruzamentos é uma estratégia sujeita a perdas por recombinação, como pode ser observado na Tabela 1, se a heterose for importante no desempenho dos animais mestiços.

Há vários conjuntos de coeficientes de recombinação publicados na literatura, mas o uso de modelos com diferentes conjuntos de coeficientes resultaria na mesma análise de variância, porque todos os valores são codificados em relação uns aos outros (KOCH et al., 1985).

De acordo com SYRSTAD (1989), o delineamento mais eficiente para avaliar a importância dos efeitos da recombinação é a comparação do desempenho de grupos contemporâneos de animais de ambas as raças paternas ( $P_1$  e  $P_2$ ), de mestiços  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$  e  $P_2 \times P_1$ ), e de mestiços  $F_2$  ( $F_1 \times F_1$ ). A perda por recombinação ( $r$ ) na geração  $F_2$  pode ser estimada pelo seguinte contraste linear:

$$r = P_1 + P_2 + 2F_1 - 4F_2$$

onde  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  e  $F_2$ , são as respectivas médias dos grupos de contemporâneos.

Se os efeitos maternos forem importantes, o delineamento mais eficiente é a comparação dos mestiços  $F_2$  com as retrocruzadas  $B_1$  ( $P_1 \times F_1$ ) e  $B_2$  ( $P_2 \times F_1$ ). A perda por recombinação nas retrocruzadas é a metade daquela na geração  $F_2$ , porque os pais de  $B_1$  e  $B_2$  são de raças puras e as mães são mestiças  $F_1$ . A perda por recombinação ( $r$ ) é estimada por:

$$r = B_1 + B_2 - 2F_2$$

onde  $B_1$ ,  $B_2$  e  $F_2$  são as médias para os três grupos genéticos.

Tabela 1 - Coeficientes de recombinação (R) em vários sistemas de cruzamento

Tipos de acasalamento	R, %
Raças puras	0,0
Rotacionado de duas raças	22,2
Rotacionado de três raças	28,6
Rotacionado de quatro raças	31,1
Produção contínua de $F_1$	0,0

Fonte: Adaptado de KOCH et al. (1989).

### III. RESULTADOS SOBRE CRUZAMENTOS NO BRASIL

Trabalhos sobre cruzamentos entre raças de *Bos taurus* e de *Bos indicus* vêm sendo realizados no Brasil desde 1930. Os resultados obtidos e publicados na literatura até 1991 foram sumarizados por BARBOSA (1993), com base no procedimento utilizado nas revisões feitas por BARBOSA & DUARTE (1989) e BARBOSA (1990a).

A maioria dos experimentos não incluiu uma população controle de animais das raças puras, nas mesmas condições de criação e manejo dos animais mestiços, o que dificulta a obtenção de estimativas sobre diferenças genéticas aditivas (A) e heterose (H). Outra dificuldade encontrada é a falta de definição

dos experimentos quanto aos sistemas de cruzamento, o que torna praticamente impossível a comparação entre eles.

Devido às dificuldades mencionadas acima, os resultados publicados na literatura (médias) foram expressos em termos relativos, considerando-se o desempenho dos animais de raças puras, nas mesmas condições de criação e manejo, como base (Europeu = 100 ou Zebu = 100, dependendo do experimento). Isto equivale a colocar o valor de M igual a 100 no modelo aditivo-dominante. As diferenças relativas incluem, então, os efeitos aditivos (A) e heteróticos (H) e, para alguns grupos genéticos, os efeitos maternos (EM) e da heterose materna (HM). Nos casos em que mais de um resultado foi relatado na literatura, calculou-se a média das diferenças relativas.

Como em qualquer sistema de cruzamento pelo menos um tipo de animal mestiço é obtido, ou precisa ser mantido para a continuidade do processo, as médias dos desempenhos relativos de animais mestiços foram sumarizadas (Tabela 2) de acordo com os seguintes grupos genéticos:  $F_1$ ,  $F_2$ , retrocruzas, (RC) e mestiços de três ou mais raças (TR).

Para pesos do nascimento à maturidade e ganhos de peso, a média da superioridade dos animais mestiços foi de  $18 \pm 3\%$ . Contudo, também houve aumentos nas médias do consumo de matéria seca (18%) e do peso das vacas à maturidade (16,5%). Há necessidade de se obter mais informações sobre esses dois aspectos para que se avaliar melhor a eficiência dos animais mestiços.

A vantagem dos animais mestiços quanto ao rendimento de carcaça é de pequena magnitude (4% em média). Entre as características relativas à reprodução, observa-se que o desempenho relativo das fêmeas mestiças quanto à taxa de concepção foi excelente, com superioridade de  $44 \pm 10\%$  (Tabela 2). Para as condições de produção de carne bovina existentes na maioria das fazendas brasileiras talvez esta seja a maior vantagem da utilização de cruzamentos devido, principalmente, ao alto valor econômico relativo do componente reprodução (aumento em número) no sistema de produção.

Tabela 2 - Médias do desempenho relativo de animais mestiços para várias características (Europeu = 100; Zebu = 100) - adaptado de BARBOSA (1993)

Características	$F_1$	$F_2$	RC	TR
Peso ao nascimento .....	111 .....	122 .....	137 .....	124
Peso à desmama .....	111 .....	107 .....	119 .....	125
Peso aos 12 meses .....	116 .....	114 .....	114 .....	-
Peso aos 18 meses .....	111 .....	112 .....	107 .....	-
Peso aos 24 meses .....	107 .....	116 .....	116 .....	-
Peso da carcaça .....	116 .....	- .....	109 .....	155
Peso da vaca à maturidade .....	122 .....	- .....	- .....	111
Ganho de peso até a desmama .....	114 .....	- .....	111 .....	-
Ganho de peso em confinamento .....	118 .....	- .....	122 .....	-
Consumo de matéria seca .....	118 .....	- .....	- .....	-
Rendimento de carcaça .....	103 .....	- .....	101 .....	109
Taxa de mortalidade de bezerras .....	83 .....	- .....	- .....	42
Peso à puberdade (fêmeas) .....	104 .....	- .....	- .....	-
Idade à puberdade (fêmeas) .....	90 .....	- .....	85 .....	-
Taxa de concepção .....	143 .....	- .....	166 .....	122
Período de serviço .....	89 .....	- .....	69 .....	-
Intervalo de partos .....	99 .....	- .....	- .....	-
Produção de leite .....	187 .....	- .....	- .....	-
Índice de produtividade .....	125 .....	- .....	158 .....	-

IV - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, M.M., de, LIMA, R. de, BARBOSA, P.F. Herança citoplasmática de pesos de bovinos Canchim. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 16, n. 3 - supplement, p. 390, September 1993.
- BARBOSA, P.F. Cruzamentos para produção de carne bovina no Brasil. In: SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, **Bovinocultura de Corte**. Piracicaba: FEALQ, 1990a. p. 1-45.
- BARBOSA, P.F. **Heterose, retenção de heterose e efeitos da recombinação em sistemas de cruzamento de bovinos**. Ribeirão Preto, SP, Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo, 1990b. 136p. (Exame Geral de Qualificação).
- BARBOSA, P.F. Herança citoplasmática em animais domésticos. In: FERRAZ, J.B.S. (Coord.) **Reprodução e Melhoramento Animal: avanços advindos da Biotecnologia**. Campinas: Fundação Cargill, 1990. p. 50-69.
- BARBOSA, P.F. Cruzamentos rotacionados e terminais em bovinos de corte. In: SAMPAIO, A.A.M. (Coord.) **Métodos de seleção e cruzamentos mais utilizados na pecuária de corte**. Jaboticabal: FUNEP, 1993. p. 25-39.
- BARBOSA, P.F., DUARTE, F.A. de M. Crossbreeding and new beef cattle breeds in Brazil **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, SP, v. 12, n. 03 (supplement), p. 257-301, Set. 1989.
- BARLOW, R. Experimental evidence for interaction between heterosis and environment in animals. **Animal Breeding Abstracts**, Wallingford, UK, v. 49, n. 11, p. 715-737, November 1981.
- BRIQUET JR., R. **Melhoramento genético animal**. São Paulo: Melhoramentos / Editora da Universidade de São Paulo, 1967. 269p.
- COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. **Genetics**, N. York, v. 39, n. 11, p. 59-882, November 1954.
- CUNDIFF, L.V., NUÑEZ-DOMINGUEZ, R., DICKERSON, G.E. et al. Heterosis for lifetime production in Hereford, Angus, Shorthorn, and crossbred cows. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 70, n. 8, p. 2397-2410, August 1992.
- CUNNINGHAM, E.P. Selection and crossbreeding strategies in adverse environments. In: FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, **Animal genetics Resources: conservation and management**. Rome: FAO ANIMAL PRODUCTION AND HEALTH PAPER, 1981. v. 24, p. 279-288.
- CUNNINGHAM, E.P. The genetic basis of heterosis. In WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 2., 1982, Madrid, Spain. Proceedings...Madrid: European Association of Animal Production, 1982. v. 06, p. 190-205.
- CUNNINGHAM, E.P. Crossbreeding: the Greek Temple model. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 104, n. 1, p. 2-11, January/February 1987.
- CUNNINGHAM, E.P., SYRSTAD, O. **Crossbreeding Bos indicus and Bos taurus for milk production in the tropics**. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1987. p.6-32. (FAO Animal Production and Health Paper, 68).
- CUNNINGHAM, E.P., CONNOLLY, J. Efficient design of crossbreeding experiments. **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v. 78, n. 2, p. 381 - 386, Mar/Apr.1989.
- DICKERSON, G.E. Experimental approaches in utilizing breed resources. **Animal Breeding Abstracts**, Wallingford, UK, v. 37, n. 02, p. 191-202, June 1969.
- DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF DR. JAY L. LUSH, 1972, Blacksburg, VA, USA. Proceedings... Champaign: American Society of Animal Science, 1973. p. 54-77.
- EAST, E.M. Heterosis. **Genetics**, N. York, v. 21, n. 4, p. 375-397, 1936.
- FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. 1. ed. London: Oliver & Boyd, 1960. 340p.
- FISHER, R.A. The evolution of dominance. **Biology Reviews of the Cambridge Philosophy Society**, Cambridge, UK, v. 6, p.345-368, 1931.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for preweaning traits of beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v.69, n.3, p. 947-960, March 1991a.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for growth traits in both sexes of beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v.69, n. 8, p. 3202-3112, August 1991b.
- GREGORY, K.E., CUNDIFF, L.V., KOCH, R.M. 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**, Champaign, v. 70, n.8, p. 2366-2372, August 1992.
- HETZEL, D.J.S. Understanding genotype/environment interactions: the Rockhampton experience. In: COPLAND, J.W. **Evaluation of large ruminants for the tropics**. Rockhampton: CSIRO, 1984. p. 126-133.

- HILL, W.G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Hamburg, v. 99, p. 161-168, 1982.
- JINKS, J.L. Biometrical genetics of heterosis. In: FRANKEL, R. **Heterosis: reappraisal of theory and practice**. Heidelberg: Springer-Verlag, 1983. p. 01-47.
- KACSER, H., BURNS, J.A. The molecular basis of dominance. **Genetics**, New York, v. 97, p. 639-666, 1981.
- KINGHORN, B. The expression of recombination loss in quantitative traits. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Hamburg, v. 97, p. 138-143, 1980.
- KOCH, R.M., DICKERSON, G.E., CUNDIFF, L.V. et al. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 60, n. 05, p. 1117-1132, May 1985.
- KOCH, R.M., CUNDIFF, L.V., GREGORY, K.E. Beef cattle breed resource utilization. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 12, n. 03 (supplement), p. 55-80, September 1989.
- KRESS, D.D., DOORNBOS, D.E., ANDERSON, D.C. Empirical validation of the dominance model for beef cattle. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 3, 1986, Lincoln, NE. Proceedings... Lincoln: University of Nebraska, 1986. v.9, p. 295-300.
- LUSH, J.L. **Animal breeding plans**. 3. ed. Ames: Iowa State University Press, 1945. 443p.
- MASON, I.L. **A World dictionary of livestock breeds, types and varieties**. 3. ed. Wallingford: CAB International, 1988. 348p.
- MASON, I.L., BUVANENDRAN, V. Crossbreeding. In: FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, **Breeding plans for ruminant livestock in the tropics**. Rome: FAO ANIMAL PRODUCTION AND HEALTH PAPER, 1982. v. 34, p. 65-89.
- MORRIS, C.A., BAKER, R.L., HOHENBOKEN, W.D. et al. Heterosis retention for live weight in advanced generations of a Hereford and Angus crossbreeding experiment. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 3, 1986, Lincoln, NE. Proceedings... Lincoln: University of Nebraska, 1986. v.9, p. 301-307.
- NUÑEZ-DOMINGUEZ, R., CUNDIFF, L.V., DICKERSON, G.E. et al. Heterosis for survival and dentition in Hereford, Angus, Shorthorn, and crossbred cows. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 69, n. 05, p. 1885-1898, May 1991.
- PANI, S.N., LASLEY, J.F. **Genotype x environment interactions in animals: theoretical considerations and review findings**. Columbia: University of Missouri, 1972. 108p. (Research Bulletin, 992).
- REIS, J. de C., LÓBO, R.B. **Interação genótipo-ambiente nos animais domésticos**. Ribeirão Preto: J.C.R./R.B.L., 1991. 194p.
- ROHRER, G.A., BAKER, J.F., LONG, C.R. et al. Productive longevity of first-cross cows produced in a five breed diallel. II. Heterosis and general combining ability. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 66, n. 11, p. 2836-2841, November 1988.
- SACCO, R.E., BAKER, J.F., CARTWRIGHT, T.C. et al. Lifetime productivity of straightbred and F<sub>1</sub> cows of a five-breed diallel. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 67, n. 08, p. 964-1971, August 1989.
- SACCO, R.E., BAKER, J.F., CARTWRIGHT, T.C. et al. Production characters of straightbred, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> cows: birth and weaning characters of terminal-cross calves. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 67, n. 08, p. 1972-1979, August 1989.
- SHERIDAN, A.K. Crossbreeding and heterosis. **Animal Breeding Abstracts**, Wallingford, v. 49, n. 03, p. 131-144, Mar. 1981.
- SHULL, G.H. Beginnings of the heterosis concept. In: GOWEN, J.W. **Heterosis**. Ames: Iowa State College Press, 1952. p. 15-48.
- SRIVASTAVA, H.K. Heterosis and intergenomic complementation: mitochondria, chloroplast, and nucleus. In: FRANKEL, R. (ed.) **Heterosis: reappraisal of theory and practice**. Heidelberg: Springer-Verlag, 1983, p. 260 - 286.
- SYRSTAD, O. Dairy cattle crossbreeding in the tropics: performance of secondary crossbred populations. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 23, n. 01, p. 97-106, Jan. 1989.
- WILLHAM, R.L., POLLAK, E. Theory of heterosis. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 68, n. 09, p. 2411-2417, September 1985.
- WRIGHT, S. **Evolution and the genetics of populations: experimental results and evolutionary deductions**. Chicago: University of Chicago Press, 1977.