

*Teorias e métodos em  
melhoramento genético animal*

# Sistemas de Acasalamento

**Joanir Pereira Eler**

Médico Veterinário, Doutor em Ciências

PROFESSOR TITULAR  
DEPARTAMENTO DE MEDICINA VETERINÁRIA  
FACULDADE DE ZOOTECNIA E ENGENHARIA DE ALIMENTOS  
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO



**Pirassununga- SP**  
**Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos**  
**Universidade de São Paulo**  
**2017**

DOI: 10.11606/9788566404142

*Teorias e métodos em  
melhoramento genético animal*

**Sistemas de  
Acasalamento**

**Joanir Pereira Eler**

Médico Veterinário, Doutor em Ciências

PROFESSOR TITULAR  
DEPARTAMENTO DE MEDICINA VETERINÁRIA  
FACULDADE DE ZOOTECNIA E ENGENHARIA DE ALIMENTOS  
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

**Pirassununga- SP  
Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos  
Universidade de São Paulo  
2017**



Dados Internacionais de Catalogação na Publicação

Serviço de Biblioteca e Informação da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos  
da Universidade de São Paulo

E39t

Eler, Joanir Pereira

Teorias e métodos em melhoramento genético animal :  
sistemas de acasalamento. / Joanir Pereira Eler. --  
Pirassununga : Faculdade de Zootecnia e Engenharia de  
Alimentos da Universidade de São Paulo, 2017. 129 p. :  
il. -- (Teorias e métodos em melhoramento genético  
animal ; 3)

ISBN 978-85-66404-14-2 (e-book)

DOI: 10.11606/9788566404142

1. Acasalamento endogâmico 2. Depressão por endogamia  
3. Cruzamentos 4. Heterose e complementaridade  
5. Estratégias de cruzamento. I. Título.

# *Apresentação*

Existem, nas bibliotecas brasileiras, bons livros de melhoramento animal, nacionais e estrangeiros. Não temos a pretensão de imaginar que estamos “inventando a roda” do material didático nesta área. Apenas compilamos o material das disciplinas que vimos ministrando há quase trinta anos e, que, em nossa maneira de ver, é direcionado para o desenvolvimento teórico de temas relacionados com os dois pilares do melhoramento genético animal: seleção e sistemas de acasalamento.

Temos enfatizado ao longo desses anos de docência e pesquisa, associados também a uma experiência de muitos anos de trabalho em avaliação genética de reprodutores, seleção e acasalamentos dirigidos, que, se os conceitos forem bem definidos e se as equações empregadas para explicar esses conceitos forem deduzidas de forma adequada, o aluno pode adquirir um embasamento teórico muito importante para suas tomadas de decisão na prática de campo.

Ainda persistem na pecuária brasileira, alguns dogmas e mitos que tiveram origem na tradição e na gestão familiar a que os sistemas de produção foram submetidos durante muitos anos. Mesmo que esses sistemas sejam hoje geridos de forma muito mais técnica, os profissionais recém-formados ainda são confrontados com práticas não respaldadas cientificamente. Se esses profissionais chegarem ao mercado de trabalho sem os conhecimentos teóricos necessários, eles podem sucumbir e mesmo aderir, sem questionamento, a essas práticas não validadas pela ciência.

Por outro lado, o conhecimento prático advindo do sistema de produção é de grande importância na formação do profissional. O produtor, o pecuarista, dono do capital e dos riscos, pode, mais do que qualquer outro, contribuir para o direcionamento do seu próprio sistema de produção. Mas esse produtor precisa estar embasado nos conceitos teóricos ou assessorado por quem tem esse embasamento. O contrário não é válido, ou seja, o profissional não pode abandonar os conceitos teóricos e simplesmente aderir às práticas não comprovadas. E para que isto não ocorra, ele precisa, como egresso da Universidade, levar para o campo os conhecimentos teóricos bem fundamentados, mesmo tendo que adquirir a prática dentro do próprio sistema de produção. De posse do conhecimento teórico, o profissional passa a dispor de um filtro que deixa passar em suas malhas toda a contribuição e experiência dos atores envolvidos no sistema de produção, mas impede a passagem de práticas não respaldadas técnica e cientificamente.

Em relação a essa formação teórica, fazemos aqui um pequeno comentário: nos sistemas de cruzamento em bovinos, uma equação descreve os fatores envolvidos na ocorrência da heterose e explica em que situação ela pode ser maior ou menor ou mesmo pode não ocorrer. Por outro lado, outra equação descreve os fatores envolvidos e explica por que, nos acasalamentos entre animais aparentados, a média da progênie é invariavelmente menor do que a da população base. Os profissionais precisam chegar ao mercado de trabalho conhecendo muito bem essas duas equações, pois, com elas, ele pode, primeiramente, se convencer e depois, convencer o pecuarista a adotar sistemas de acasalamento que comprovadamente levem a resultados positivos em termos de aumento de produtividade. Da mesma forma, muitas outras equações explicam aspectos fundamentais nos sistemas de produção. Infelizmente poucos são os profissionais que já as levam bem fundamentadas a partir da Universidade.

Assim, este livro tem como objetivo principal servir como material básico nas disciplinas de Melhoramento Genético Animal ministradas aos nossos alunos de Graduação e de Pós-Graduação em Zootecnia e Medicina Veterinária, possibilitando o embasamento teórico necessário. Nos três livros que compõem este título, primeiramente definimos os conceitos mais importantes de genética populacional e quantitativa, parentesco e endogamia e aplicamos alguns métodos estatísticos simples, mas fundamentais, na estimação dos parâmetros genéticos, de modo a fundamentar as bases em que repousa o melhoramento genético animal. No segundo livro trabalhamos os conceitos de predição do mérito genético e seleção utilizando diversas fontes de informação. As fontes de informação se referem ao desempenho fenotípico relativo

do animal avaliado ou de seus parentes. No terceiro livro, dispoño dos machos e fêmeas selecionados, discutimos alguns sistemas de acasalamento que levam ao aumento de produtividade sem onerar demasiadamente os custos, ou seja, sistemas que resultam em maior retorno econômico.

Algumas instituições foram de suma importância no desenvolvimento da nossa carreira docente e de pesquisa. Entre elas gostaríamos de mencionar o Colégio Agrícola de Santa Teresa (atualmente IFES - Santa Teresa, ES) onde, cursando o Ginásio Agrícola e o Técnico em Agricultura, aprendemos a ser profissionais e recebemos o molde de cidadãos. Ingressamos, em seguida, na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, onde nos graduamos em Medicina Veterinária. O Mestrado na École Nationale Vétérinaire de Toulouse, França foi a primeira experiência internacional e contribuiu para nosso amadurecimento acadêmico. Devemos muito à Embrapa - Centro de Pesquisas Pecuárias do Sudeste. Foi onde iniciamos a carreira de pesquisador e foi quem nos permitiu obter o Doutorado em outra grande instituição, a Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP - Departamento de Genética. Por último, porém não menos importante, citamos a Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia (FMVZ/USP) e a Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos (FZEA/USP), instituições nas quais nossa carreira de docência e de pesquisa foram estabelecidas em definitivo. São 29 anos nessas duas instituições, incluindo um período de Pós-Doutorado na Universidade do Nebraska - Lincoln, EUA.

Dedicamos este livro a todos os profissionais que, como nós, são verdadeiramente apaixonados pelo Melhoramento Genético Animal.

*Joanir Pereira Eler*

Professor Titular / Departamento de Medicina Veterinária / Pesquisador 1C do CNPq  
Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos  
Universidade de São Paulo

# Sumário

## Prefácio

### Sistemas de Acasalamento

1

<i>Sistemas Relacionados Com o Desempenho dos Animais</i>	1
Acasalamentos Aleatórios	1
Acasalamentos Entre Semelhantes	5
Acasalamento Entre Dessemelhantes	9
<i>Sistema Relacionados Com o Pedigree dos Animais</i>	13
Acasalamentos Endogâmicos	13
Depressão Pela Endogamia	13
Equação da Depressão Pela Endogamia	15
Efeitos da Endogamia	17
Efeito do Aumento da Homozigose no Valor da Combinação Gênica	18
Cálculo da Depressão Pela Endogamia Usando a Equação $-2F\Sigma pqd$	19
Alteração da Variância da População	21
Acasalamentos Exogâmicos	22
Cruzamentos	22
Aumento da Heterozigose nos Acasalamentos Exogâmicos	24
Efeito do Aumento da Heterozigose no Valor da Combinação Gênica	27
Consequências Genéticas dos Cruzamentos	28
Capacidade de Combinação	29
Seleção Para Capacidade de Combinação	29
Cruzamentos Entre Raças	31
Heterose	31
Base Genética da Heterose	32
Heterose nas Gerações Subsequentes	34
Impacto do Aumento da Heterozigose - Exemplo	35

### Parâmetros Genéticos Relacionados Com os Cruzamentos

47

<i>Conceituação</i>	47
<i>Heterozigose</i>	47
<i>Cálculo da Heterozigose</i>	48

<i>Heterose</i>	52	
<i>Cálculo da Heterose Esperada</i>	53	
<i>Cálculo da Heterose Esperada Usando a Equação Completa</i>		55
<i>Estimação dos Parâmetros Genéticos dos Cruzamentos</i>	58	
Cruzamento em Dialelo	58	
Modelo Genético nos Cruzamentos	58	
Estimação do Efeito Genético Direto da Raça		59
Estimação do Efeito Materno da Raça		61
Estimação da Heterose Direta		63
Porcentagem de Heterose		66
Heterose Materna		68
Delineamento Para o Cálculo da Heterose Materna		68
Heterose na Geração F <sub>2</sub>		72
<i>Recombinação Gênica</i>	73	
Efeito da Recombinação Nos Cruzamentos	73	
Efeito no F <sub>1</sub> de Ax B		
Efeito no Retrocruzamento		74
Efeito no F <sub>2</sub>		75
Expressão Geral Para a Recombinação		76
Porcentagem de Recombinação		76
Efeito no Cruzamento Rotacionado		76
Efeito nos Compostos		78

## *Estratégias de Cruzamento*

80

<i>Crêterios Para Avaliação dos Cruzamentos</i>	80	
Mêrito Genético das Raças Envolvidas no Cruzamento		80
Nível de Heterose Produzida e Retida na População		81
Complementaridade Entre Raças		81
Uniformidade no Desempenho		82
Fêmeas de Reposição		82
Simplicidade no Manejo		82
Acurácia da Predição Genética		82
<i>Considerações sobre as Diferentes Estratégias</i>		83
<i>Tipos ou Estratégias de Cruzamentos</i>	83	
Cruzamento Contínuo ou Absorvente		83

Cruzamento Rotacionado	84	
Cruzamento Rotacionado Espacial	85	
Atributos do Cruzamento Rotacionado Espacial	47	
Cruzamento Rotacionado Espacial Usando Reprodutores Cruzados		90
Atributos do Rotacionado Espacial Usando Reprodutores Cruzados		91
Cruzamento Rotacionado “No Tempo”	95	
Atributos do Cruzamento Rotacionado “No Tempo”		96
Atributos do Cruzamento Rotacionado - Resumo		103
Cruzamento Terminal	104	
Cruzamento Terminal Estático	104	
Atributos do Cruzamento Terminal estático		104
Cruzamentos Rota-Terminais	109	
Atributos dos Cruzamentos Rota-Terminais		110
Bovinos Compostos	111	
Compostos Simples	111	
Atributos dos Compostos Simples		111
Cálculo da Heterose nos Compostos Usando a Equação Completa		113
Democratização dos Cruzamentos Usando Compostos		118
Esquema de Formação dos Compostos		118
Atributos de Alguns Sistemas de Cruzamento - Resumo		119
Composto Montana	120	

*Literatura Citada e Literatura Adicional*

126

# *Prefácio*

Este livro, de autoria do Prof. Dr. Joanir Pereira Eler, publicado em três volumes, preenche uma lacuna de livros dedicados ao ensino dos conceitos de melhoramento animal, de maneira simples, objetiva e muito didática e será certamente muito utilizado nos cursos de formação na área de melhoramento genético em ciência animal.

No seu conjunto contempla todo um curso de Melhoramento Animal, trabalhado com muita dedicação e carinho pelo Professor Titular ao longo dos seus 29 anos de docência pesquisa e extensão na Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da USP.

Trata-se de uma obra desenvolvida para que o leitor compreenda a aplicação do melhoramento, desde seu conceito genético mais básico, evoluindo para suas aplicações, as mais distintas. Esta estratégia, desmistifica o uso das fórmulas matemáticas e que muitas vezes não são bem assimiladas pelos mais afeitos a biologia e menos afeitos as ciências exatas.

Digno de nota, para quem conhece o prof. Joanir e sua carreira brilhante na área de pesquisa e extensão, que ao longo da leitura, observa-se uma contribuição importante da pesquisa desenvolvida no seu grupo. O GMA - Grupo de Melhoramento Animal, que criou junto com o prof. José Bento S. Ferraz, é um dos centros de estudos mais conceituados no melhoramento genético em bovinos no Brasil.

Estas contribuições da pesquisa são claramente notadas em alguns exemplos utilizados, que envolvem a formação de sistemas de criação de compostos raciais, estudo desenvolvido ao longo de sua carreira que resultou no trabalho da criação e seleção da conceituada seleção de compostos raciais “Montana – Composto Tropical”.

Outro exemplo advindo da pesquisa presente neste livro é a seleção para características reprodutivas com ênfase na característica de probabilidade de prenhez, proposta originalmente pelo autor desta obra, e que permitiu um grande avanço no rebanho zebu de corte no Brasil. Na raça Nelore, desenvolveu em parceria com a agropecuária CFM, um sistema de seleção a partir de uma característica binária que é a prenhez de novilha jovem, de alta herdabilidade, e que sem dúvida contribuiu para melhorar as características de precocidade sexual nessa raça e por consequência a viabilidade da produção de carne nos trópicos.

Finalmente, não poderia deixar de expressar minha alegria em ver um trabalho deste nível e desta qualidade concluído, que deixa um legado para o ensino do melhoramento genético no nível da graduação e pós graduação.

A conclusão desta obra, juntamente com a excelente contribuição do prof. Joanir no ensino da graduação, pesquisa, extensão universitária mostram um exemplo a ser seguido por nós que estamos na carreira universitária.

Pirassununga, agosto de 2017

*Flávio V. Meirelles*  
Professor Titular da FZEA/USP

# *Sistemas de Acasalamento*

São estratégias de acasalamento dos animais selecionados para serem pais da próxima geração. Os sistemas de acasalamento podem ser classificados de duas formas:

1. Sistemas relacionados com o desempenho dos animais (genético ou fenotípico).
2. Sistemas relacionados com o pedigree dos animais

## **Sistemas de Acasalamento Relacionados com o Desempenho dos Animais**

Neste grupo são classificados os seguintes sistemas:

1. Acasalamentos aleatórios
2. Acasalamentos entre semelhantes
3. Acasalamentos entre dessemelhantes

### **Acasalamentos Aleatórios**

A definição clássica é que são sistemas nos quais qualquer indivíduo de uma população tem as mesmas chances de se acasalar, deixando descendentes. Os acasalamentos seriam ao acaso. É um sistema simples e barato. Em rebanhos comerciais não demandaria controles especiais nem identificação dos animais. Resalta-se, entretanto, que nos programas de melhoramento genético, os machos e fêmeas são selecionados e, a cada estação reprodutiva, esses machos e essas fêmeas podem, então, ser acasalados de forma aleatória, mas eles já foram previamente selecionados.

Na prática, entretanto, o fato de se manterem machos e fêmeas na mesma área, sem controle dos acasalamentos, como pode ocorrer na pecuária comercial extensiva, não caracteriza o sistema de acasalamentos ao acaso, pois o número de acasalamentos por macho é, em geral, diferente.

Assim, nos programas de seleção, utiliza-se, na verdade, uma aproximação do sistema aleatório clássico. Nesses programas faz-se o sorteio de igual número de fêmeas por macho e as fêmeas são acasaladas por monta natural ou são inseminadas. Os acasalamentos ao acaso são de grande interesse na realização de testes de progênie, pois ao fazer o acasalamento dos machos com fêmeas designadas por sorteio, cada macho será acasalado com fêmeas acima da média, na média e abaixo da média, ou seja, a média das fêmeas acasaladas com cada macho corresponde à média da característica e, portanto, o efeito da fêmea na progênie será estatisticamente zero. O efeito na média da progênie será exclusivamente do macho a ser testado. Apresenta-se, a seguir (Tabela 1), um exemplo de sistemas de acasalamento. O mérito genético é expresso pela Diferença Esperada de Progênie (DEP) em quilogramas (kg).



**Tabela 1 - 30 vacas a serem acasaladas com três touros (delineamento dos acasalamentos)**

Vaca		Vaca		Vaca	
Identificação	Mérito	Identificação	Mérito	Identificação	Mérito
1	13,0	11	7,0	21	-4,0
2	13,0	12	7,0	22	-4,0
3	12,0	13	7,0	23	-4,0
4	12,0	14	7,0	24	-4,0
5	12,0	15	7,0	25	-4,0
6	12,0	16	7,0	26	-4,0
7	11,0	17	7,0	27	-4,0
8	11,0	18	7,0	28	-4,0
9	11,0	19	7,0	29	-4,0
10	11,0	20	7,0	30	-4,0

**Tabela 2 -Touros Selecionados Para a Póxima Safra**

Touro	
Identificação	Mérito Genético
<b>A</b>	15,0
<b>B</b>	5,0
<b>C</b>	0,0

Acasalar cada touro com 10 vacasa

***Estatística dos Acasalamentos Aleatórios -Tabela 3***

***Mérito Genético das Vacas (DEP)***

$\bar{X}$  (Vacas Acasaladas com Touro A) = 4,50

$\bar{X}$  (Vacas Acasaladas com Touro B) = 5,10

$\bar{X}$  (Vacas Acasaladas com Touro C) = 5,00

***Mérito Genético dos Touros (DEP)***

**A = 15,0 ; B = 5,0 ; C = 0,0**

**Tabela 3 - Acasalamentos Aleatórios (Sorteio de 10 vacas para cada touro)**

Vaca		Touro		Produto
Identificação	Mérito	Identificação	Mérito	Mérito
1	13,0	A	15,0	14,0
2	13,0	B	5,0	9,0
3	12,0	A	15,0	13,5
4	12,0	B	5,0	8,5
5	12,0	A	15,0	13,5
6	12,0	C	0,0	6,0
7	11,0	A	15,0	13,0
8	11,0	C	0,0	5,5
9	11,0	B	5,0	8,0
10	11,0	C	0,0	5,5
11	7,0	B	5,0	6,0
12	7,0	C	0,0	3,5
13	7,0	B	5,0	6,0
14	7,0	C	0,0	3,5
15	7,0	A	15,0	11,0
16	7,0	C	0,0	3,5
17	7,0	B	5,0	6,0
18	7,0	C	0,0	3,5
19	7,0	B	5,0	6,0
20	7,0	A	15,0	11,0
21	-5,0	B	5,0	0,0
22	-5,0	A	15,0	5,0
23	-4	B	5,0	0,5
24	-4,0	C	0,0	-2,0
25	-4,0	C	0,0	-2,0
26	-4,0	A	15,0	5,5
27	-4,0	A	15,0	5,5
28	-4,0	A	15,0	5,5
29	-4,0	B	5,0	0,5
30	-4,0	C	0,0	-2,0

**Estatística dos Acasalamentos**

**Mérito Genético Médio da Progênie**

$\bar{X} = 5,8$  ;  $\sigma^2 = 20,3$  ;  $\sigma = 4,5$

Mínimo = -2 e Máximo = 14,0

**Mérito Médio da Progênie de Cada Touro**

Touro A = 9,75 ; B = 5,05 ; C = 2,50

**Mérito Genético dos Touros com Base na Progênie**

Como se sabe, o valor genético dos touros é igual a duas vezes o desempenho médio da progênie, ou seja, a DEP do touro é igual à DEP média da progênie. O mérito é expresso pelas DEPs.

Portanto, os méritos dos touros são: Touro A = 9,75 ; Touro B = 5,05 e Touro C = 2,50

*Variação da Progênie dos Acasalamentos Aleatórios*

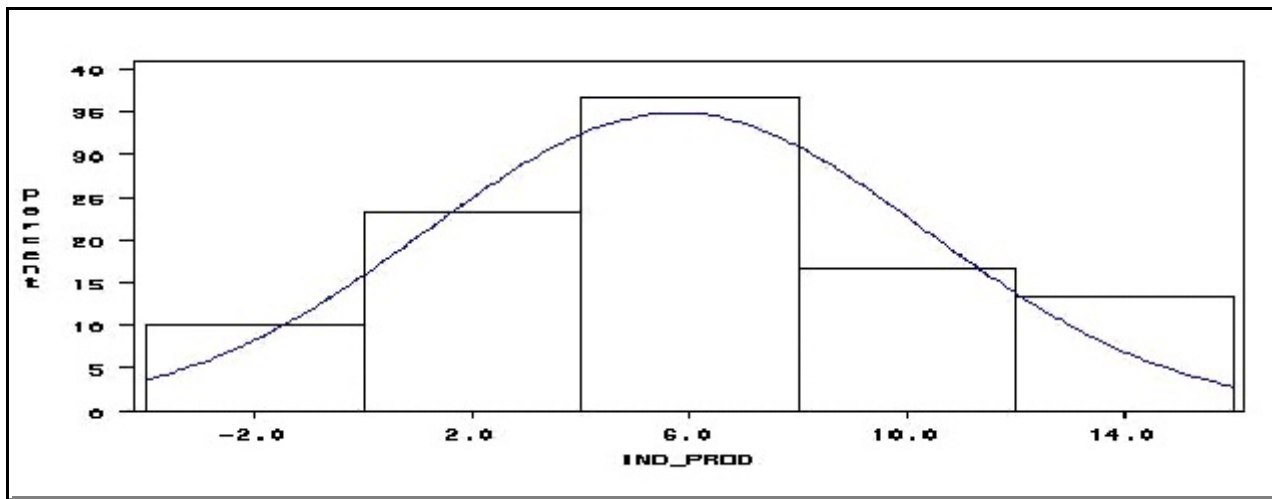


Figura 1 - Distribuição das DEPs da progênie no acasalamento aleatório (Dados da população da página 2)

### *Observações Finais Sobre os Acasalamentos Aleatórios*

O sorteio das vacas para o acasalamento permitiu que cada touro fosse acasalado com um grupo de vacas de mesmo mesmo mérito genético médio (índice médio). O touro **A** foi acasalado com vacas de índice médio igual a 4,5, o touro **B** com vacas de índice 5,10 e o **C** com vacas de índice 5,0. Houve uma certa variação na média dos grupos, apesar da aleatorização, mas isto foi devido aos erros amostrais decorrentes da pequena amostra de vacas do exemplo (apenas 30 vacas). Se o rebanho proposto tivesse sido grande, as médias dos grupos de vacas teriam sido estatisticamente iguais.

Esse sistema de acasalamento se torna importante na realização de teste de progênie dos reprodutores, pois a média da progênie de cada um irá refletir apenas o mérito do reprodutor, pois o efeito de vaca é estatisticamente zero.

Para efeito de comparação posterior, observar que a média da progênie dos acasalamentos aleatórios foi igual a 5,8 kg e a variância foi igual a 20,3 kg<sup>2</sup> o que corresponde a um desvio-padrão de 4,5 kg.

Na figura 1, unindo-se os pontos médios do histograma, obtém-se uma curva que se aproxima da distribuição normal. Mais uma vez, se a população fosse grande, a curva representaria mais adequadamente a distribuição normal. No exemplo, o rebanho é composto de apenas 30 vacas, o que leva a erros amostrais na distribuição dos índices (mérito genético) da progênie.

#### *Resumo dos Acasalamentos Aleatórios*

1. Sorteio das vacas para acasalamento
2. Sistema simples, porém pouco usado como sistema único
3. Importante para ser usado nos testes de progênie de reprodutores
4. Variabilidade genética: variabilidade básica da população

### **Acasalamentos entre Semelhantes**

Acasalamentos feitos entre animais genética ou fenotipicamente semelhantes, ou seja, os melhores machos com as melhores fêmeas e o restante com as fêmeas também restantes. Sua ocorrência é muito comum nos rebanhos bovinos.

#### ***Estatística dos Acasalamentos Entre Semelhantes - Tabela 4***

---

##### ***Mérito Genético das Vacas (DEP)***

$$\bar{X} \text{ (Vacas Acasaladas com Touro A)} = 11,8$$

$$\bar{X} \text{ (Vacas Acasaladas com Touro B)} = 7,0$$

$$\bar{X} \text{ (Vacas Acasaladas com Touro C)} = -4,2$$

##### ***Mérito Genético dos Touros (DEP)***

$$A = 15,0 ; \quad B = 5,0 ; \quad C = 0,0$$

**Tabela 4 - Delineamento dos Acasalamentos Entre Semelhantes**

Vaca		Touro		Produto
Identificação	DEP	Identificação	DEP	DEP
1	13,0	A	15,0	14,0
2	13,0	A	15,0	14,0
3	12,0	A	15,0	13,5
4	12,0	A	15,0	13,5
5	12,0	A	15,0	13,5
6	12,0	A	15,0	13,5
7	11,0	A	15,0	13,0
8	11,0	A	15,0	13,0
9	11,0	A	15,0	13,0
10	11,0	A	15,0	13,0
11	7,0	B	5,0	6,0
12	7,0	B	5,0	6,0
13	7,0	B	5,0	6,0
14	7,0	B	5,0	6,0
15	7,0	B	5,0	6,0
16	7,0	B	5,0	6,0
17	7,0	B	5,0	6,0
18	7,0	B	5,0	6,0
19	7,0	B	5,0	6,0
20	7,0	B	5,0	6,0
21	-5,0	C	0,0	-2,5
22	-5,0	C	0,0	-2,5
23	-4,0	C	0,0	-2,0
24	-4,0	C	0,0	-2,0
25	-4,0	C	0,0	-2,0
26	-4,0	C	0,0	-2,0
27	-4,0	C	0,0	-2,0
28	-4,0	C	0,0	-2,0
29	-4,0	C	0,0	-2,0
30	-4,0	C	0,0	-2,0

**Estatística dos Acasalamentos**

---

**Mérito Genético Médio da Progênie**

$\bar{X} = 5,8$  ;  $\sigma^2 = 40,1$  ;  $\sigma = 6,3$   
Mínimo = -2,5 e Máximo = 14,0

**Mérito Genético Médio da Progênie de Cada Touro**

Touro A = 13,40 ; B = 6,00 ; C = -2,10

**Mérito Genético dos Touros com Base na Progênie**

Como se sabe, o valor genético dos touros é igual a duas vezes o desempenho médio da progênie, ou seja, a DEP do touro é igual à DEP média da progênie. O mérito é expresso pelas DEPs.

Portanto, os méritos dos touros são: Touro A = 13,40 ; Touro B = 6,00 e Touro C = -2,10

Variação Genética da Progênie dos Acasalamentos Entre Semelhantes

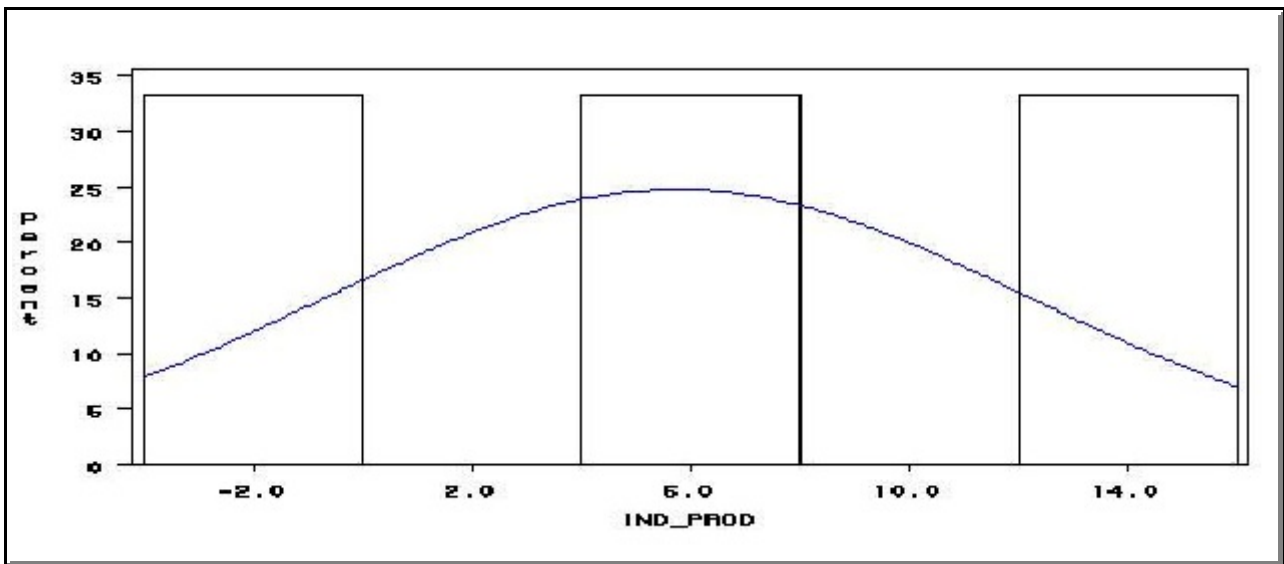


Figura 2 - Distribuição das DEPs da progênie do acasalamento entre semelhantes (dados da população da página 2)

### Observações sobre os Acasalamentos entre Animais Semelhantes

A média das DEPs da progênie foi a mesma obtida nos acasalamentos aleatórios (5,8 kg). A variância (40,1), praticamente dobrou, o que é muito importante no processo seletivo. A variabilidade genética é necessária para o processo seletivo.

Quando comparado com a distribuição dos valores genéticos no acasalamento aleatório (Figura 1, página 4), o acasalamento entre semelhantes (Figura 2) apresenta maior percentual de valores genéticos extremos ( $\pm 8\%$  contra  $\pm 4\%$ ). Em termos de programa de seleção, há mais chance de se selecionarem animais superiores (no caso, 14 kg, em média). O gráfico abaixo (Figura 3) é baseado em uma grande amostra populacional, o que permite a obtenção da distribuição normal sem os erros amostrais decorrentes de pequena amostra.

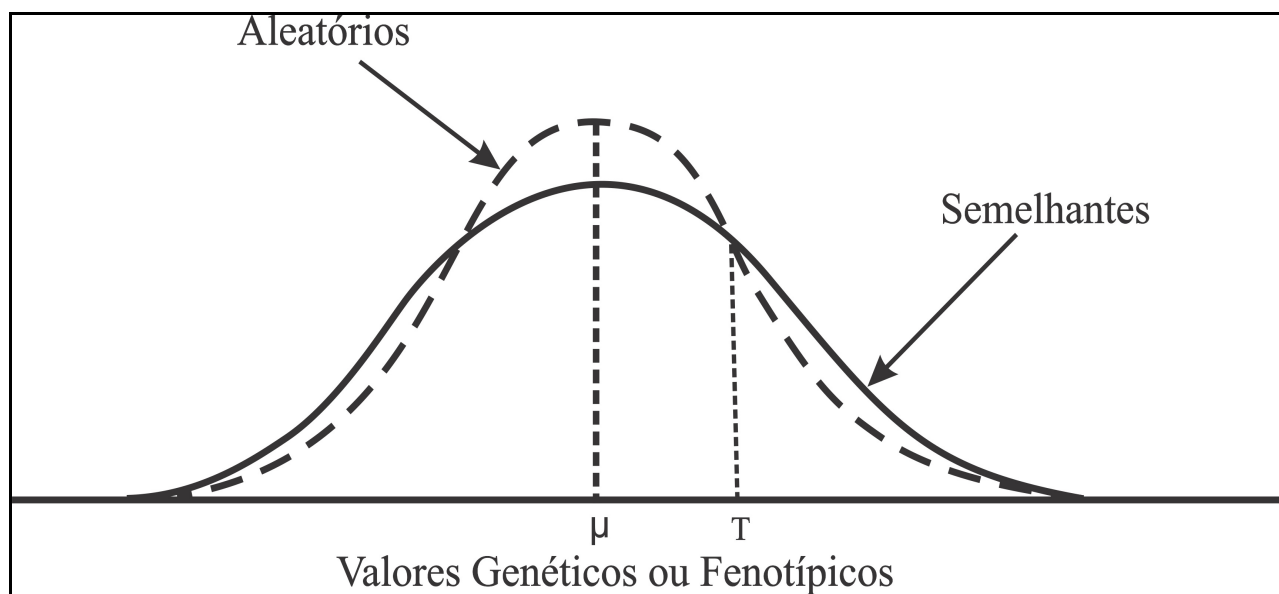


Figura 3 - Variação fenotípica e genética no acasalamento entre animais semelhantes (Adapado de Bourdon, 1997)

Considerando-se o ponto de truncamento da seleção ( $T$ ) na interseção entre as duas distribuições, fica claro a maior porcentagem de indivíduos superiores nos acasalamentos entre semelhantes em relação aos acasalamentos aleatórios. Portanto, esse sistema de acasalamento é importante na obtenção de animais “top” e sua seleção.

#### Resumo dos Acasalamentos entre Animais Semelhantes

1. Aumenta a amplitude de variação
2. Aumenta a variância genética (veja Van Vleck et al., 1987).
3. Aumenta as chances de obtenção de animais com alto mérito genético, ou seja, aumentar as chances de obtenção de animais superiores.

## Acasalamentos Entre Dessemelhantes

São os acasalamentos entre animais genética ou fenotipicamente diferentes, os melhores machos com as piores fêmeas e vice-versa.

**Tabela 5 - Delineamento dos Acasalamentos entre Dessemelhantes**

Vaca		Touro		Produto
Identificação	DEP	Identificação	DEP	DEP
1	13	C	0	6,5
2	13	C	0	6,5
3	12	C	0	6,0
4	12	C	0	6,0
5	12	C	0	6,0
6	12	C	0	6,0
7	11	C	0	5,5
8	11	C	0	5,5
9	11	C	0	5,5
10	11	C	0	5,5
11	7	B	5	6,0
12	7	B	5	6,0
13	7	B	5	6,0
14	7	B	5	6,0
15	7	B	5	6,0
16	7	B	5	6,0
17	7	B	5	6,0
18	7	B	5	6,0
19	7	B	5	6,0
20	7	B	5	6,0
21	-5	A	15	5,0
22	-5	A	15	5,0
23	-4	A	15	5,5
24	-4	A	15	5,5
25	-4	A	15	5,5
26	-4	A	15	5,5
27	-4	A	15	5,5
28	-4	A	15	5,5
29	-4	A	15	5,5
30	-4	A	15	5,5



## Acasalamentos entre Animais Dessemelhantes

*Estatística dos Acasalamentos Entre Dessemelhantes - Tabela 5*

***Mérito Genético das Vacas (DEP)***

$$\bar{X} \text{ (Vacac Acasaladas com Touro A)} = -4,2$$

$$\bar{X} \text{ (Vacac Acasaladas com Touro B)} = 7,0$$

$$\bar{X} \text{ (Vacac Acasaladas com Touro C)} = 11,8$$

***Mérito Genético dos Touros (DEP)***

$$A = 15,0 ; \quad B = 5,0 ; \quad C = 0,0$$

***Mérito Genético Médio da Progênie***

$$\bar{X} = 5,8 ; \quad \sigma^2 = 0,13 ; \quad \sigma = 0,36$$

$$\text{Mínimo} = 5,0 \quad e \quad \text{Máximo} = 6,5$$

***Mérito Genético Médio da Progênie de Cada Touro***

$$\text{Touro A} = 5,4 ; \quad B = 6,0 ; \quad C = 5,9$$

***Mérito Genético dos Touros com Base na Progênie***

*Como se sabe, o valor genético dos touros é igual a duas vezes o desempenho médio da progênie, ou seja, a DEP do touro é igual à DEP média da progênie. O mérito é expresso pelas DEPs.*

$$\text{Touro A} = 5,4 ; \quad \text{Touro B} = 6,0 \quad e \quad \text{Touro C} = 5,9$$

## Média e Variância nos Acasalamentos entre Animais Dessemelhantes

Observar que a média de DEP da progênie (5,8 kg) foi a mesma obtida nos acasalamentos aleatórios e nos acasalamentos entre animais semelhantes, ou seja, o sistema de acasalamento não alterou a média da progênie. O mesmo não aconteceu com a variância, que foi reduzida a 0,13 kg<sup>2</sup> (desvio-padrão = 0,36). Isto não torna este sistema de acasalamento atrativo para o programa de seleção. A pouca variabilidade leva, entretanto, à uniformidade dos produtos. Essa uniformidade pode ser interessante nos rebanhos comerciais tanto para o manejo no pasto ou em confinamento quanto para o frigorífico que necessita de uma carcaça padronizada.

É um sistema importante também em acasalamentos corretivos. Por exemplo, em bovinos leiteiros, touros com alto mérito genético para implantação de úbere em vacas com baixo mérito genético para essa característica. Logicamente, o mérito para produção de leite não pode ser negligenciado. Em gado de corte, touros com alto mérito para caracterização racial em vacas que produzem filhos com bom desempenho para as características de interesse econômico, mas que se tornam touros muito ruins em caracterização racial.

## Variação Genética da Progênie dos Acasalamentos entre Animais Dessemelhantes

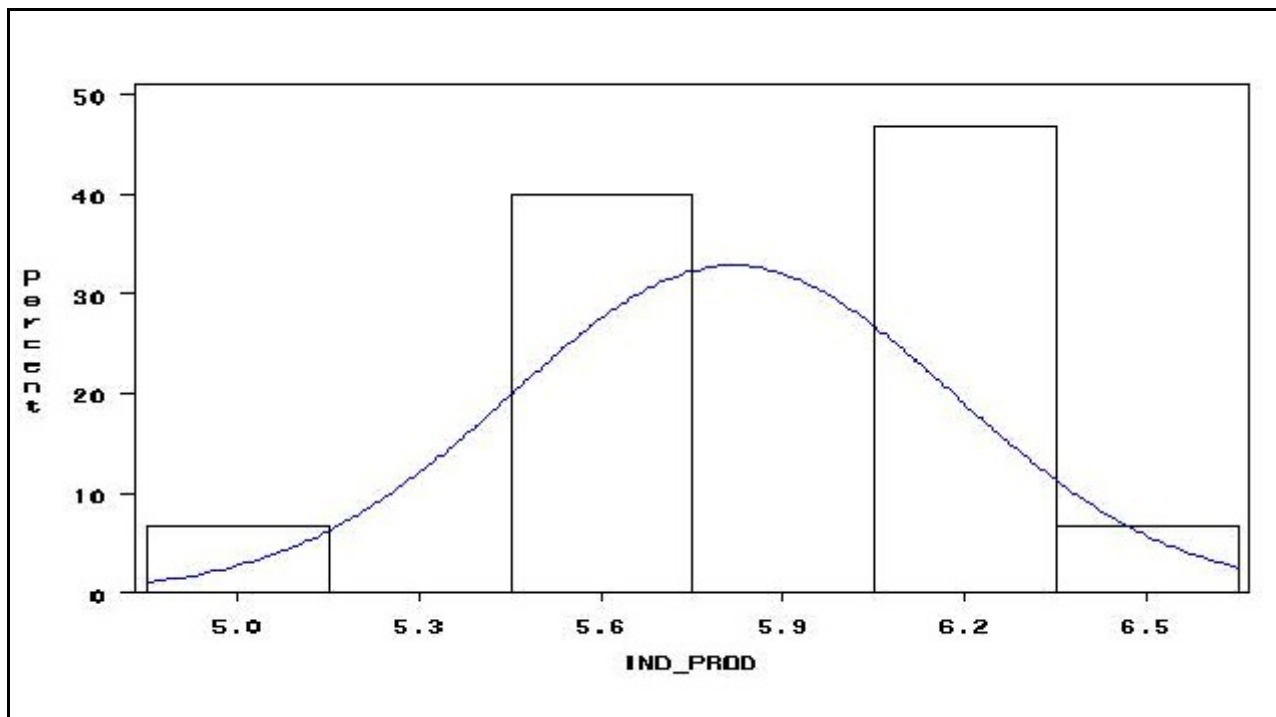


Figura 4 - Distribuição das DEPs da progênie do acasalamento entre animais dessemelhantes (população da página 2)

Notar que, comparado com a distribuição dos valores genéticos no acasalamento aleatório (Figura 1, página 2), o acasalamento entre dessemelhantes (Figura 4, acima) apresenta menor percentual de valores genéticos extremos ( $\pm 1\%$  contra  $\pm 4\%$ ). Em termos de programa de seleção, há menos chance de se selecionarem animais superiores. Não é, portanto, uma boa estratégia se o objetivo é aumentar as chances de identificação de animais para a seleção.

Por outro lado, o percentual de animais com valores genéticos em torno da média é muito maior (cerca de 39% para animais na média da população). Isto pode ser muito importante em rebanhos comerciais, pois a obtenção de animais uniformes é valorizada para o processamento nos frigoríficos ou mesmo para o manejo em pastagem ou em confinamento.

É, também, um sistema importante para ser usado em acasalamentos corretivos. Por exemplo, em gado de leite, fêmeas com boa produção leiteira, mas inferior em implantação de úbere, são acasaladas com touros superiores para esta característica, produzindo uma progênie melhorada. Pode ser utilizado também para correção de características raciais no rebanho.

É importante ressaltar que o valor genético médio da progênie foi o mesmo (5,8 kg) nos três sistemas de acasalamento. Portanto, o sistema de acasalamento não interfere na média de produção da progênie e, assim, a decisão por um ou por outro sistema vai depender do objetivo do criador (teste de progênie de reprodutores, seleção, produção de animais comerciais uniformes ou correção de problemas em alguma característica).

Apresenta-se abaixo (Figura5) um gráfico da distribuição normal de uma população grande, o que permite a minimização dos erros amostrais decorrentes de pequena amostra como a da Figura 4.

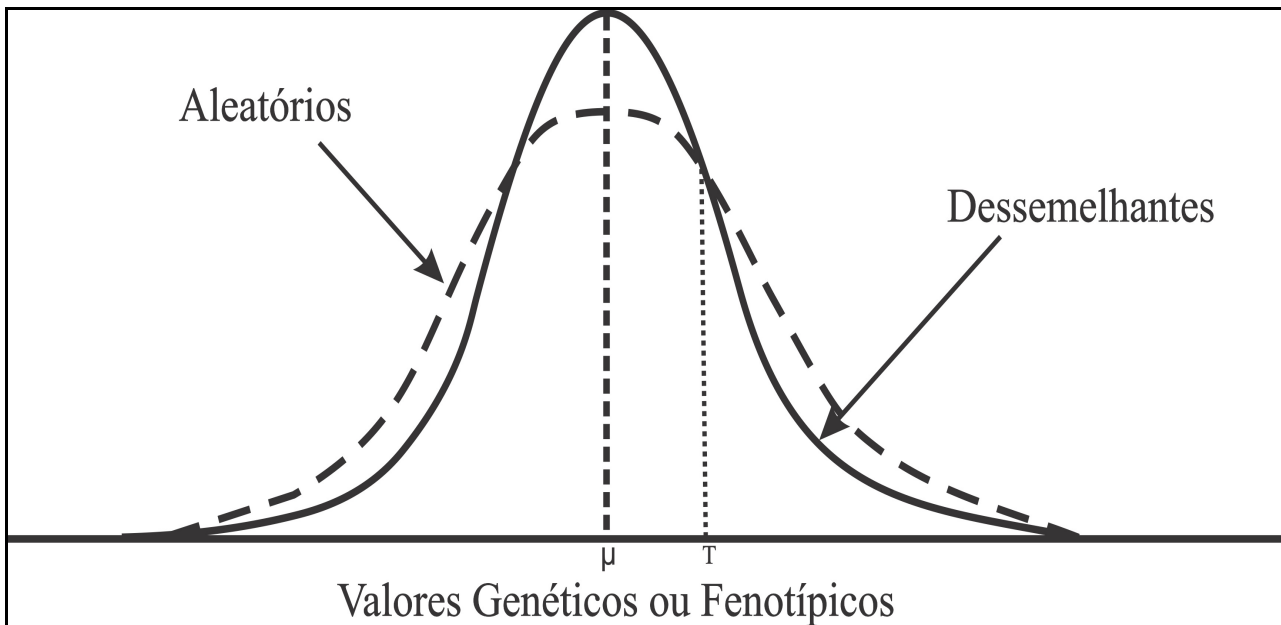


Figura 5 - Distribuição normal em uma grande amostra populacional (Adaptado de Bourdon , 1997)

Considerando-se o ponto de truncamento da seleção (T) na interseção entre as duas distribuições, fica claro agora, a menor porcentagem de indivíduos superiores nos acasalamentos entre dessemelhantes em relação aos acasalamentos aleatórios. Portanto, a chance de se obter um animal “top” é muito menor.

#### *Resumo dos Acasalamentos entre Animais Dessemelhantes*

1. Diminui a amplitude de variação
2. Diminui a variância genética da população (veja Van Vleck et al., 1987).
3. Usado nos sistemas de produção comerciais, produz indivíduos mais uniformes (valores médios)
3. Pode ser usado também para acasalamentos corretivos, em que bons reprodutores para determinadas características em que as fêmeas são de baixo mérito genético, como por exemplo, a implantação de úbere em vacas leiteiras ou características racias em bovinos de corte.

## Sistemas de Acasalamento Relacionados com o Pedigree

São sistemas relacionados com o parentesco dos animais. Podem ser: Acasalamentos endogâmicos ou Acasalamentos exogâmicos ou cruzamentos.

### *Acasalamentos Endogâmicos*

É o sistema no qual os acasalamentos ocorrem entre indivíduos geneticamente relacionados (indivíduos aparentados).

A endogamia aumenta a proporção de pares de genes homozigotos e diminui a proporção de heterozigotos, no entanto, não altera a frequência gênica.

Os métodos de determinação do coeficiente de endogamia já foram discutidos no capítulo de Endogamia e Parentesco (páginas 116 a 169, Livro I). Pretende-se aqui, abordar os efeitos da endogamia sobre a média e a variância da população.

### *Depressão Pela Endogamia*

É a redução na média da população decorrente do acasalamento entre indivíduos aparentados. Como a endogamia não altera as frequências gênicas da população, qualquer mudança na média deve ser atribuída a uma alteração das frequências genotípicas, alteração esta que ocorre de acordo com o chamado "equilíbrio genético de Wright". A endogamia aumenta a proporção de homozigotos e reduz a proporção de heterozigotos. As frequências genotípicas no equilíbrio de Wright podem ser obtidas da seguinte forma:

Acasalamentos		Fêmeas (Y)		
		A <sub>1</sub> (p) 1	A <sub>2</sub> (q) 0	Total
Machos (X)	A <sub>1</sub> (p) 1	$p^2 + E$	$pq - E$	p
	A <sub>2</sub> (q) 0	$pq - E$	$q^2 + E$	q
	Total	p	q	1

em que **E** é o desvio da panmixia.

As frequências genotípicas nos acasalamentos endogâmicos são dadas por:

Genótipo	Frequência genotípica
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	$p^2 + E$
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	$2pq - 2E = 2(pq - E)$
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	$q^2 + E$
Total	1

**Cálculo do valor de E**

Da definição de coeficiente de endogamia (Wright,1952) tem-se:  $F = \frac{Cov(xy)}{\sigma_x \cdot \sigma_y}$

$$Cov(xy) = \sum (x_i y_i) f_i - (\sum x_i f_i)(\sum y_i f_i) \rightarrow$$

$$Cov(xy) = 1 \times 1 \times (p^2 + E) + 1 \times 0 \times (pq - E) + 0 \times 1 \times (pq - E) + 0 \times 0 \times (q^2 + E) - (p^2 + pq)(p^2 + pq)$$

$$Cov(xy) = p^2 + E - p \times p = p^2 + E - p^2 = E$$

$$Var(x) = \sum x_i^2 f_i - (\sum x_i f_i)^2$$

$$Var(x) = 1^2 \times (p^2 + E) + 1^2 \times (pq - E) + 0^2 \times (pq - E) + 0^2 \times (q^2 + E) - (p^2 + pq)^2$$

$$Var(x) = p - p^2 = p(1 - p) = pq$$

$$Var(y) = \sum y_i^2 f_i - (\sum y_i f_i)^2 \rightarrow Var(y) = p - p^2 = p(1 - p) = pq$$

E, assim,

$$F = \frac{E}{\sqrt{(pq)} \times \sqrt{(pq)}} = \frac{E}{pq} \rightarrow E = Fpq$$

*Frequências genótípicas em uma população endogâmica (equilíbrio de Wright)*

Considerando-se a demonstração acima em que  $E = Fpq$ , as frequências genótípicas na primeira geração após os acasalamentos endogâmicos são:

Genótipo	Frequência genotípica
$A_1A_1$	$p^2 + Fpq$
$A_1A_2$	$2pq - 2Fpq = 2pq(1-F)$
$A_2A_2$	$q^2 + Fpq$
Total	1

Conclui-se, assim, que a frequência de cada um dos homozigotos ( $A_1A_1$  e  $A_2A_2$ ) aumenta na ordem de  $Fpq$ , enquanto que a frequência dos heterozigostos é reduzida na ordem de  $2Fpq$ , ou seja, há um aumento da homozigose. A mudança média na população será, então, relacionada com a diferença entre as frequências genótípicas dos genótipos homozigotos e dos heterozigostos nas populações endogâmicas e panmítica ou população base.

## Média da População Endogâmica ( $M_F$ )

A média da população endogâmica pode ser, assim, calculada:

Genótipo	Freq. Genotípica	Valor Genotípico	Freq. x Valor
$A_1A_1$	$p^2 + Fpq$	a	$p^2a + Fpqa$
$A_1A_2$	$2pq(1-f)$	d	$2pqd(1-F)$
$A_2A_2$	$q^2 + Fpq$	-a	$-q^2a - Fpqa$
Total	1	-	$a(p-q) + 2pqd(1-F)$

A média da população endogâmica é dada, então, por:  $M_F = a(p-q) + 2pqd(1-F)$ , ou seja,  
 $M_F = a(p-q) + 2pqd - 2Fpqd$

## Média da População Panmítica ( $M_0$ )

A média da população panmítica (antes dos acasalamentos endogâmicos) é:  
 $M_0 = a(p-q) + 2pqd$  (Livro I, Páginas 100-101)

## Diferença entre as duas médias ( $M_F - M_0$ )

$M_F - M_0 = [a(p-q) + 2pqd - 2Fpqd] - [a(p-q) + 2pqd]$ , ou seja,  
 $M_F - M_0 = -2Fpqd$

## Equação Final da Depressão pela Endogamia

Considerando-se  $n$  loci,

$$DPE = M_F - M_0 = -2F \sum pqd$$

Em que,

$M_F$  = Média da população após os acasalamentos endogâmicos

$M_0$  = média da população antes da endogamia

$M_F - M_0$  = Depressão pela endogamia (DPE)

F = coeficiente de endogamia na população

pq = produto das frequências dos genes  $A_1$  e  $A_2$

$\Sigma$  = Soma dos produtos (pq) para todos os locos

d = efeito da dominância (grau de dominância)

O sinal negativo da equação mostra que há uma redução da média da população endogâmica em relação à média da população base. Essa redução na média (diferença entre a média da população endogâmica e a média da população base) é a *depressão pela endogamia (DPE)*. A DPE é maior em características relacionados com capacidade reprodutiva ou eficiência fisiológica.

Pela expressão acima, pode-se concluir que:

1. A depressão pela endogamia, além de ser proporcional ao grau de endogamia (**d**), depende também da direção da dominância, ou seja, do sinal de “d”, mais precisamente do sinal da “ **$\Sigma pqd$** ”. Devido ao processo evolutivo, para a maioria dos locos os genes que aumentam o valor da característica são genes dominantes sobre seus alelos e em apenas uma parte dos locos esses genes são recessivos. Na somatória, portanto, o sinal é positivo ( **$\Sigma pqd > 0$** ). Então a endogamia sempre produz redução na média da população.

2. A contribuição de cada locus para a mudança na média, depende das frequências gênicas. A maior depressão ocorrerá com frequências intermediárias ( $p = q = r = s = \dots$ ).

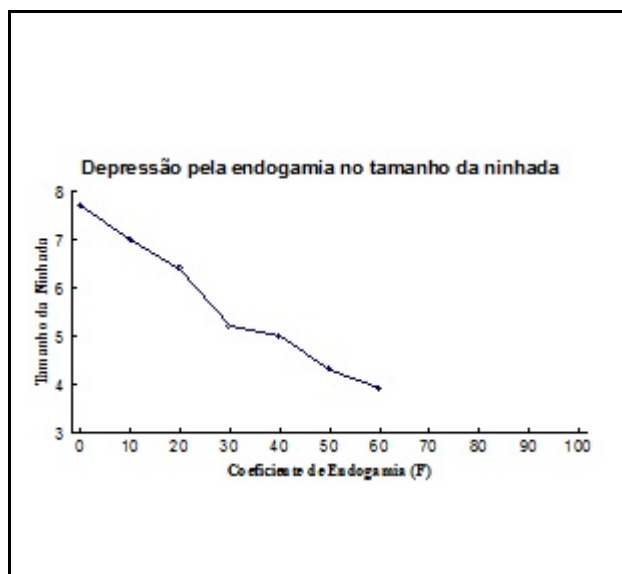
3. A depressão pela endogamia é diretamente proporcional ao valor F (desconsiderando a epistasia). Evidências experimentais indicam que os efeitos da interação epistática não são de grande importância na DPE (Falconer, 1981).

### Dificuldades Práticas em Relação à Depressão Pela Endogamia

Ainda segundo Falconer (1981), existem dificuldades práticas que diminuem a precisão das conclusões tiradas da observação da taxa de depressão pela endogamia. Entre elas citam-se:

1. Seleção → Com o aumento da endogamia e conseqüente diminuição da capacidade reprodutiva, torna-se impossível evitar a perda de alguns indivíduos ou mesmo de linhas endogâmicas completas. Os indivíduos sobreviventes representam um grupo selecionado, para o qual as esperanças teóricas não mais se aplicam. Assim, a medição precisa da taxa de depressão, de uma forma geral, só pode ser feita nos primeiros estádios, antes que o coeficiente de endogamia atinja níveis elevados.

2. Efeito Materno → A habilidade materna está entre as características mais sensíveis à depressão pela endogamia. O efeito da endogamia em um caráter influenciado pelo ambiente materno pode ser desdobrado em duas partes: uma atribuível à endogamia do indivíduo e outra à endogamia da mãe. Quando a endogamia é praticada de forma contínua, as mães e os filhos têm coeficientes diferentes nas primeiras gerações e, assim, a relação entre o caráter medido e o coeficiente de endogamia não pode ser expressa de uma forma simples. Na figura abaixo tem-se um exemplo da depressão pela endogamia no tamanho da ninhada em camundongos (segundo Bowman & Falconer, 1960).



## ***Efeitos da Endogamia***

Os efeitos da endogamia podem ser mostrados pela simulação de uma característica determinada por seis locos: A, B, C, D, E e F. Nessa simulação algumas suposições devem ser consideradas:

1. Os efeitos aditivos dos genes são assumidos como:

A = 4	a = -2
B = 4	b = -2
C = 4	c = -2
D = 4	d = -2
E = 4	e = -2
F = 4	f = -2

De acordo com os valores acima, os valores genotípicos são: AA = 8, aa = - 4 e, assim, sucessivamente para todos os outros cinco locos. A média dos dois homozigotos é:  $[8 + (-4)]/2 = 2$

2. Os valores genotípicos e o grau de dominância assumidos para o heterozigoto são:

Tipo de Dominância	Genótipo		d
	Aa	Bb etc	
Completa	8	8	6
Parcial	5	5	3
Sobredominância	11	11	9
Ausência de dominância (ação aditiva)	2	2	0



*Efeito do Aumento da Homozigose no Valor da Combinação Gênica e no Valor Genotípico*

**1. Dominância Completa**

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(8) = 48$	36
AABbCcddEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	6	24
AAbbCcDDeeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(8) + 2(-4) = 24$	12
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0

VG = Valor genético; G = valor genotípico; VCG = valor da combinação gênica

**2. Dominância Parcial (de acordo com o valor assumido, Aa = 5, Bb=5, Cc=5, Dd=5, Ee=5 e Ff=5)**

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	24
AABbCcddEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	6	12
AAbbCcDDeeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(5) + 2(-4) = 18$	6
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0

VG = Valor genético; G = valor genotípico; VCG = valor da combinação gênica

**3. Sobredominância (de acordo com o valor assumido, Aa = 11, Bb=11, Cc=11, Dd=11, Ee=11 e Ff=11)**

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(11) = 66$	54
AABbCcddEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	6	36
AAbbCcDDeeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(11) + 2(-4) = 30$	18
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0

VG = Valor genético; G = valor genotípico; VCG = valor da combinação gênica

**4. Ausência de Dominância (Ação Aditiva)**

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(2) = 12$	0
AABbCcddEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	6	0
AAbbCcDDeeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(2) + 2(-4) = 12$	0
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0

VG = Valor genético; G = valor genotípico; VCG = valor da combinação gênica

*Alteração da Média da População pelo Acasalamento entre Animais Aparentados*

*Dominância Parcial (Aa = 5, Bb =5 etc, d = 3)*

Genótipo	VG	G	VCG
Pais			
AAbbCCddEEff	18 x 1,00 = 18,00	21 x 1,00 = 21,00	300
AAbbCCddEEff	18 x 1,00 = 18,00	21	300
Média	1800	2100	300
Progênie			
AbbCCddEEFF	24 x 0,25 = 6,00	24 x 0,25 = 6,00	0
AbbCCddEEFf	18 x 0,50 = 9,00	21 x 0,50 = 10,50	150
AbbCCddEEff	12 x 0,25 = 3,00	12 x 0,25 = 3,00	0
Média	18	1950	150
Diferença			
Diferença entre média da progênie e média dos pais = 19,50 - 21,00 = 1,50 = DPE			

*Cálculo da Depressão Pela Endogamia Usando a Equação  $DPE = -2F\Sigma pqd$*

Exemplo 1: F=1,0

Alelo	Frequência dos Alelos		Alelo	Freqq	Dominância
	Freq				d
A	10		a	0	30
B	10		b	0	30
C	0		c	10	30
D	0		d	10	30
E	10		e	0	30
F	5		f	5	30

$$DPE = - 2F \Sigma pqd$$

$$DPE = - 2 (1,0) [(1 \times 0 \times 3) + (1 \times 0 \times 3) + (0 \times 1 \times 3) + (0 \times 1 \times 3) + (1 \times 0 \times 3) + (0,5 \times 0,5 \times 3)]$$

$$DPE = -2 [0,75] = - 1,5$$

Exemplo 2:  $F = 0,5$

Alelo	Frequência dos Alelos		Dominância	
	Freq	Alelo	Freq	d
A	10	a	0	90
B	10	b	0	60
C	0	c	10	30
D	0	d	10	0
E	10	e	0	0
F	5	f	5	0

$$DPE = -2 (0,5) [(1 \times 0 \times 9) + (1 \times 0 \times 6) + (0 \times 1 \times 3) + 0 \times 1 \times 0) + (1 \times 0 \times 0) + (0,5 \times 0,5 \times 0)]$$

$$DPE = -1 [0,0] = 0,0$$

Exemplo 3:  $F = 0,5$

Alelo	Frequência dos Alelos		Dominância	
	Freq	Alelo	Freq	d
A	8	a	2	90
B	5	b	5	60
C	4	c	6	60
D	10	d	0	30
E	1	e	9	-30
F	5	f	5	0

$$DPE = -2 (0,5) [(0,8 \times 0,2 \times 9) + (0,5 \times 0,5 \times 6) + (0,4 \times 0,6 \times 6) + (1,0 \times 0,0 \times 3) + (0,1 \times 0,9 \times -3) + (0,5 \times 0,5 \times 0)]$$

$$DPE = -1 [8,7] = -8,7$$

Exemplo 4:  $F = 0,9$

Alelo	Frequência dos Alelos		Dominância	
	Freq	Alelo	Freq	d
A	8	a	2	90
B	5	b	5	60
C	4	c	6	60
D	10	d	0	30
E	1	e	9	-30
F	5	f	5	0

$$DPE = -2 (0,9) [(0,8 \times 0,2 \times 9) + (0,5 \times 0,5 \times 6) + (0,4 \times 0,6 \times 6) + (1,0 \times 0,0 \times 3) + (0,1 \times 0,9 \times -3) + (0,5 \times 0,5 \times 0)]$$

$$DPE = -1,8 [8,7] = -15,66$$

## Alteração da Variância da População

Será considerado na dedução apenas o caso de ausência de dominância. O resultado serve como indicativo do efeito geral da endogamia sobre a variância.

### Variância Dentro das Linhas

Com um locus e ausência de dominância, a variância genotípica da população base é dada por:

$$V_G = V_A = 2p_0q_0a^2 \quad (\text{Bases do Melhoramento Genético Animal, página 108})$$

A variância dentro de uma linha endogâmica é  $V_G = 2pqa^2$  sendo p e q as frequências gênicas na linha. A variância média dentro de linhas é  $V_{G_w} = 2pqa^2$  sendo  $pq$  o valor médio de  $pq$  para todas as linhas. Mas  $2pq$  é a frequência de heterozigotos na população como um todo. Entretanto, a frequência de heterozigotos na população como um todo é igual a  $2p_0q_0(1-F)$ . E, assim,  $V_{G_w} = V_G(1-F)$ , em que  $V_G$  = variância genética na população base. O resultado é válido também quando se consideram n loci. A variância dentro de linhas é (1-F) vezes a variância da população original (não endogâmica) e tende a 0 (zero) quando F tende a 1.

### Variância Entre Linhas

A variância entre linhas é igual à variância das médias das linhas. Para um locus, ausência de dominância e frequências gênicas p e q, a média é dada por:

$$M = a(p-q) = a(1-2q) = a-2aq$$

$$Var(M) = Var(a-2aq). \text{ Ignorando-se os efeitos de epistasia, } Var(M) = Var(2aq) = 4a^2Var(q) = 4a^2\sigma_q^2$$

$$\sigma_q^2 = Fp_0q_0 \quad (\text{Falconer, 1981}) \rightarrow Var(M) = 4Fp_0q_0a^2 = 2F(2p_0q_0a^2) \rightarrow$$

$$V_{G_B} = 2FV_G$$

### Variância Genética Total

$$V_{G_T} = V_{G_w} + V_{G_B} = (1-F)V_G + 2FV_G = (1 + F)V_G$$

Ou seja, a endogamia aumenta a variância genética da população. Há um aumento da variância genética entre linhas endogâmicas e diminuição da variância genética dentro de linhas.

O sucesso ou fracasso dos acasalamentos endogâmicos dependem basicamente de três fatores:

1. mérito genético dos indivíduos com os quais se inicia o programa
2. intensidade da seleção aplicada
3. intensidade da própria endogamia.

### Consequências Genéticas e Fenotípicas da Endogamia - Resumo

Diminuição da frequência dos heterozigotos → Diminuição do valor da combinação gênica (VCG) → Diminuição do valor genotípico → Diminuição da média dos valores fenotípicos (P) da população (DPE) → Aumento da variância genética da população

Pelo que foi exposto acima, embora a endogamia leve à diminuição da frequência dos heterozigotos na população, a verdadeira causa da depressão pela endogamia (DPE) é a redução do valor da combinação gênica que leva à redução do valor genotípico e, conseqüentemente, redução da média da população endogâmica.

### *Acasalamentos Exogâmicos*

São os acasalamentos entre indivíduos não aparentados. O tipo mais importante são os cruzamentos.

#### *Cruzamentos*

Sistema de acasalamentos muito usado na indústria pecuária. É feito com a finalidade de se tirar vantagem da heterose e de utilizar de forma eficiente as diferenças genéticas entre linhas endogâmicas ou entre raças. Dois tipos de cruzamentos devem ser considerados:

- a. cruzamentos entre linhas endogâmicas
- b. cruzamentos entre raças ou cruzamentos propriamente dit.

#### Cruzamentos Entre Linhas Endogâmicas

As linhas são formadas a partir de acasalamentos endogâmicos por várias (n) gerações. Este tipo de cruzamentos tem as seguintes características:

- a. Aproveita a homozigose dentro das linhas endogâmicas → o que faz com que os genótipos tenham pouca variação e por isso produzam gametas mais similares. O resultado do cruzamento são animais muito mais uniformes em genótipos e conseqüentemente mais uniformes em desempenho do que os originados de acasalamentos aleatórios. Na produção de frangos de corte, a uniformidade é desejável. Tamanho próprio para o mercado ao mesmo tempo, de modo que o grupo possa ser processado como uma unidade.
- b. Aproveita a variação entre linhas → essas diferenças se devem a diferentes alelos sendo "fixados" dentro de cada linha. O cruzamento leva ao aumento de heterozigosidade e conseqüentemente à heterose.

#### Distribuição da variância nos cruzamentos

##### *Variância Entre Cruzamentos.*

Os gametas produzidos pelas linhas endogâmicas não são diferentes dos que são produzidos por uma população não endogâmica, na ausência de seleção. Isto quer dizer que qualquer genótipo da população original, de acasalamentos ao acaso, pode ser encontrado também nos cruzamentos. Conseqüentemente a variância genética total após os cruzamentos é a mesma da população base. Os indivíduos da geração  $F_1$  de um mesmo cruzamento podem ser considerados como uma "família", cujo grau de parentesco depende do coeficiente de endogamia das linhas parentais. A covariância dessas "famílias" é a variância entre cruzamentos.

Considere um grande número de linhas endogâmicas, com um mesmo coeficiente de endogamia, provenientes de uma mesma população base. Os cruzamentos entre linhas são aleatórios. Assuma ainda que cada cruzamento envolva muitos indivíduos das linhas parentais, os indivíduos dentro de cada linha parental não sendo aparentados. Isto significa que a variância genética dentro das linhas é completamente representada nos cruzamentos. Cada cruzamento pode então ser considerado uma "família" com certo grau de parentesco entre seus membros. O componente de variância entre cruzamentos é a covariância desses indivíduos aparentados.

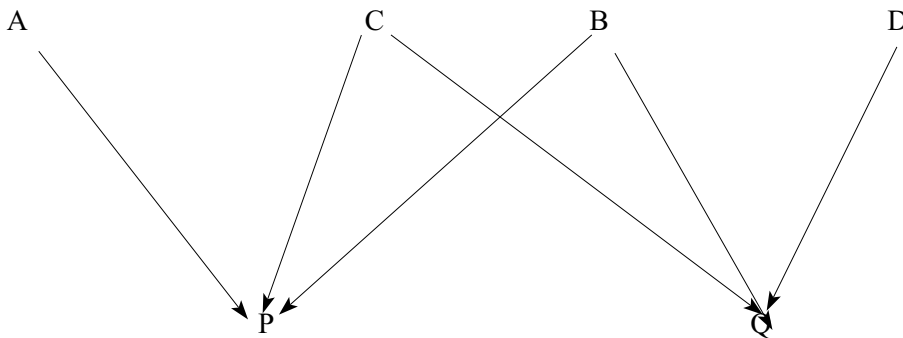
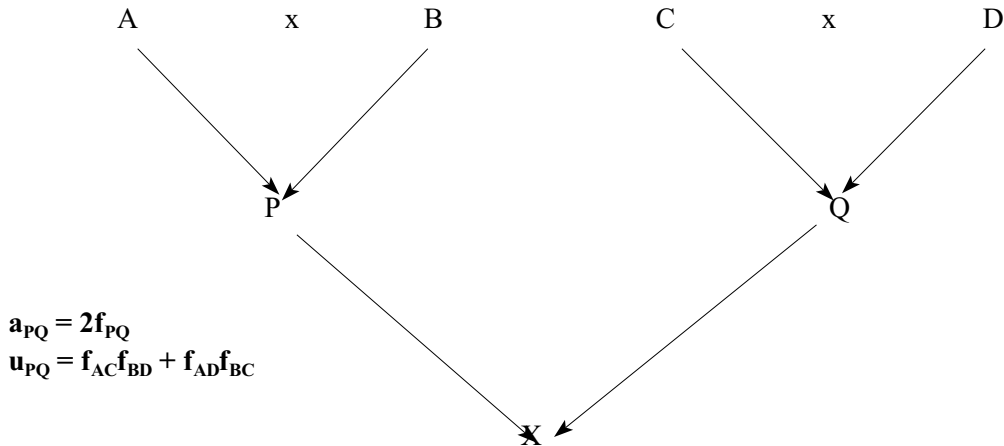
A composição da covariância é dada por:

$$Cov_{\text{Família}} = a_{PQ}V_A + u_{PQ}V_D + a_{PQ}^2V_{AA} + a_{PQ}u_{PQ}V_{AD} + u_{PQ}^2V_{DD} + \dots$$

$a_{PQ}$  = covariância genética (parentesco de Wright).

$u_{PQ}$  = probabilidade de que os dois indivíduos aparentados tenham genótipos idênticos por descendência.

No "pedigree" abaixo,



**P** e **Q** são indivíduos da geração  $F_1$  do cruzamento de **A** com **B** e de **C** com **D**, respectivamente.

Muitos outros cruzamentos são realizados produzindo  $F_1$  com parentesco igual a **P** e **Q**. Há necessidade de estabelecer a covariância apropriada para o parentesco de **P** e **Q**. Sabe-se entretanto que:

*Covariância Genética*

---

$$a_{PQ} = 2f_{PQ}$$

$$f_{PQ} = \frac{1}{4}(f_{AC} + f_{AD} + f_{BC} + f_{BD})$$

*As duas linhas parentais não são relacionadas e, portanto,*

$$f_{AD} = f_{BC} = 0$$

### Variância Entre Cruzamentos

As duas linhas tem o mesmo coeficiente de endogamia, então:  $f_{AC} = f_{BD} = F$

Em que  $F$  é o coeficiente de endogamia do  $F_1$  de  $A \times C$  (ou de  $B \times D$ )

$$f_{PQ} = \frac{1}{4}(F + 0 + 0 + F) = \frac{1}{2}F \rightarrow a_{PQ} = 2f_{PQ} \rightarrow a_{PQ} = F$$

$$u_{PQ} = f_{AC}f_{BD} + f_{AD}f_{BC} \rightarrow u_{PQ} = F \times F + 0 \times 0 \rightarrow u_{PQ} = F^2$$

$$\sigma_X^2 = Cov_{Família} = a_{PQ}V_A + u_{PQ}V_D + a_{PQ}^2V_{AA} + a_{PQ}u_{PQ}V_{AD} + u_{PQ}^2V_{DD} + \dots \rightarrow$$

$$\sigma_X^2 = FV_A + F^2V_D + F^2V_{AA} + F^3V_{AD} + F^4V_{DD} + \dots$$

$F$  = coeficiente de endogamia da próxima geração das linhas, isto é, da geração contemporânea ao  $F_1$

$\sigma_X^2$  = Variância entre cruzamentos  $V_A$  e  $V_D$  são as variâncias genéticas aditiva e de dominância na população base

$V_{AA}$ ,  $V_{AD}$  e  $V_{DD}$  são as interações.

### Variância Dentro dos Cruzamentos.

É o restante da variância genética, e é dada por:

$$\sigma_W^2 = (1-F)V_A + (1-F^2)V_D + (1-F^2)V_{AA} + (1-F^3)V_{AD} + (1-F^4)V_{DD} + \dots$$

A consequência dos cruzamentos pode ser observada nos exemplos mostrados a seguir

### Acasalamentos entre Indivíduos Não Aparentados em Uma População com Endogamia

Genótipos Parentais	VG	G	VCG
AABbccDDEeff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(5) + 2(-4) = 18$	6
AabbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(5) + 2(-4) = 18$	6
Média	12	18	6

VG = Valor genético; G = Valor genotípico; VCG = Valor da combinação gênica

A endogamia na população parental é identificada pela presença de pares homocigotos (AA/bb/cc/CC/DD/dd/EE/ff)

Os pais não são aparentados porque apresentam locos diferentes entre si, inclusive fixados (cc/CC, DD/dd)

Os gametas produzidos pelos parentais acima são:

Genótipo do Pai	Genótipo da mãe
AABbccDDEeff	AabbCCddEEFf
Gametas	
ABcDEF	AbCdEF
ABcDef	AbCdEf
AbcDEF	abCdEF
AbcDef	abCdEf

*Acasalamentos*

**Genótipos Parentais**  
(cada um heterozigoto para dois loci):

♂ *AABbccDDEeff*  
♀ *AabbCCddEEFf*

♂ \ ♀	<i>AbCdEF</i>	<i>AbCdEf</i>	<i>abCdEF</i>	<i>abCdEf</i>
<i>ABcDEf</i>	4 <i>AABbCc</i> <i>DdEEFf</i>	3 <i>AABbCc</i> <i>DdEEff</i>	5 <i>AaBbCc</i> <i>DdEEFf</i>	4 <i>AaBbCc</i> <i>DdEEff</i>
<i>ABcDef</i>	5 <i>AABbCc</i> <i>DdEeFf</i>	4 <i>AABbCc</i> <i>DdEeff</i>	6 <i>AaBbCc</i> <i>DdEeFf</i>	5 <i>AaBbCc</i> <i>DdEeff</i>
<i>AbcDEf</i>	3 <i>AAbbCc</i> <i>DdEEFf</i>	2 <i>AAbbCc</i> <i>DdEEff</i>	4 <i>AabbCc</i> <i>DdEEFf</i>	3 <i>AabbCc</i> <i>DdEEff</i>
<i>AbcDef</i>	4 <i>AAbbCc</i> <i>DdEeFf</i>	3 <i>AAbbCc</i> <i>DdEeff</i>	5 <i>AabbCc</i> <i>DdEeFf</i>	4 <i>AabbCc</i> <i>DdEeff</i>

Os números no canto correspondem ao número de locos heterozigotos em cada genótipo (média = 4).



*Valores na Progenie*

<b>Genótipo</b>	<b>VG</b>	<b>G</b>	<b>VCG</b>
AABbCcDdEEFf	$8(4) + 4(-2) = 24$	$2(8) + 4(5) = 36$	12
AABbCcDdEeFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$2(8) + 3(5) + (-4) = 27$	9
AAbbCcDdEEFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$8 + 5(5) = 33$	15
AAbbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$8 + 4(5) + (-4) = 34$	12
AABbCcDdEEff	$7(4) + 5(-2) = 18$	$8 + 5(5) = 33$	15
AABbCcDdEeff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$8 + 4(5) + (-4) = 24$	12
AAbbCcDdEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	18
AAbbCcDdEeff	$5(4) + 7(-2) = 06$	$5(5) + (-4) = 21$	15
AaBbCcDdEEFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$2(8) + 3(5) + (-4) = 27$	9
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(5) + 2(-4) = 18$	6
AabbCcDdEEFf	$6(4)+6(-2) = 12$	$8+ 4(5) + (-4) = 24$	12
AabbCcDdEeFf	$5(4)+7(-2) = 06$	$8+ 3(5) + 2(-4) = 15$	9
AaBbCcDdEEff	$6(4)+ 6(-2) = 12$	$8 + 4(5) +(-4) = 24$	12
AaBbCcDdEeff	$5(4) + 7(-2) = 06$	$8 + 3(5) + 2(-4) = 15$	9
AabbCcDdEEff	$5(4) + 7(-2) = 06$	$5(5) + (-4) = 21$	15
AabbCcDdEeff	$4(4) + 8(-2) = 00$	$4(5) + 2(-4) = 12$	12
Média	12	24	12

Notar que as progênies têm valores genéticos diferentes entre si, mas o seu valor genético médio é igual ao valor genético médio dos pais.

Como resultado dos cruzamentos tem-se um aumento da frequência de heterozigotos com consequente aumento do valor da combinação gênica (VCG) que vai causar aumento no valor genotípico (G). O aumento do valor genotípico terá também como consequência o aumento da média fenotípica da população cruzada.

O valor da combinação gênica aumentou de 6 pontos na média dos pais para 12 pontos na média da progênie. Da mesma forma, o valor genotípico médio passou de 18 pontos nos pais para 24 pontos na progênie.

*Efeito do Aumento da Heterozigose no Valor da Combinação Gênica e no Valor Genotípico*

Assumindo Dominância Parcial

**1. Pais Diferindo em Apenas Dois Locos - Muito Aparentados**

Pais			
Genótipo	VG	G	VCG
AAAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
AAAbbccddEEFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
Média	12	12	0
Progênie			
Genótipo	VG	G	VCG
AAAbbCcddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$2(8) + 2(5) + 2(-4) = 18$	6

VG = valor genético; G = Valor genotípico; VCG = Valor da combinação gênica

**2. Pais Diferindo em Quatro Locos - Pouco Aparentados**

Pais			
Genótipo	VG	G	VCG
AAAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
aabbccDDEEFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
Média	12	12	0
Progênie			
Genótipo	VG	G	VCG
AabbCcDdEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$8 + 4(5) + (-4) = 24$	12

VG = valor genético; G = Valor genotípico; VCG = Valor da combinação gênica

**3. Pais Diferindo em Seis Locos - Não Aparentados**

Pais			
Genótipo	VG	G	VCG
AAAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
aaBBccDDeeFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0
<b>Média</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>0</b>
Progênie			
Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	18

VG = valor genético; G = Valor genotípico; VCG = Valor da combinação gênica

Observar que quanto menos aparentados entre si são os pais, maior a mudança ocorrida no valor genotípico da progênie. Logicamente, a média fenotípica acompanha o aumento no valor genotípico. Assim, quanto mais distante geneticamente são as raças, maior a diferença entre a média do F<sub>1</sub> e a média das raças parentais.

### *Consequências Genéticas dos Cruzamentos - Resumo*

As consequências genéticas dos cruzamentos são: aumento da heterosigose  $\Rightarrow$  aumento do valor da combinação gênica  $\Rightarrow$  Aumento do valor genotípico  $\Rightarrow$  Aumento da média da população.

Embora os cruzamentos levem ao aumento da frequência dos heterozigotos na população, a verdadeira causa do aumento do valor genotípico médio e, conseqüentemente, aumento da média fenotípica dos indivíduos cruzados em relação à média dos produtos das raças parentais, é o aumento do valor da combinação gênica. Portanto, a verdadeira causa da heterose é o aumento do valor da combinação gênica.

### *Capacidade de Combinação*

Para o estudo sistemático dos cruzamentos entre linhas endogâmicas ou entre raças utiliza-se um delineamento experimental chamado de **Cruzamento em Dialelo** (Tabela abaixo).

No cruzamento em dialelo, machos de cada linha endogâmica (ou de cada raça) são acasalados com fêmeas de todas as outras linhas (ou raças) e vice-versa, ou seja, fêmeas de cada linha (ou raça) são acasaladas com machos de todas as outras linhas (ou raças).

Cruzamentos em Dialelo com Nove Linhas Endogâmicas

LM*	LF*					Média da LM
	1	2	3	...	9	
1	-	X <sub>1,2</sub>	X <sub>1,3</sub>	...	X <sub>1,9</sub>	X <sub>1.</sub>
2	X <sub>2,1</sub>	X <sub>2,2</sub>	X <sub>2,3</sub>	...	X <sub>2,9</sub>	X <sub>2.</sub>
3	X <sub>3,1</sub>	X <sub>3,2</sub>	X <sub>3,3</sub>	...	X <sub>3,9</sub>	X <sub>3.</sub>
...	...	...	...	...	...	...
9	X <sub>9,1</sub>	X <sub>9,2</sub>	X <sub>9,3</sub>	...	X <sub>9,9</sub>	X <sub>9.</sub>
Média da LF	X <sub>.1</sub>	X <sub>.2</sub>	X <sub>.3</sub>	...	X <sub>.9</sub>	X <sub>..</sub>

LM = Linha do Macho(ou Raça Paterna); LF = Linha de Fêmea (ou Raça Materna)

### *Capacidade Geral de Combinação*

Cruzando-se cada linha com várias outras, obtém-se uma medida adicional do seu desempenho médio. Esse desempenho médio, expresso como desvio da média geral de todos os cruzamentos (X<sub>..</sub>) determina a capacidade geral de combinação (CGC) da linha. A CGC representa o valor médio de todos os F<sub>1</sub> tendo aquela linha como um dos pais, o valor sendo expresso como desvio em relação à média geral e é função dos efeitos genéticos aditivos dos genes.

## Capacidade Geral de Combinação

*Capacidade Geral de Combinação*

---

*Linha 1* =  $\frac{\bar{X}_{1.} + \bar{X}_{.1}}{2} - \bar{X}_{..}$

*Linha 2* =  $\frac{\bar{X}_{2.} + \bar{X}_{.2}}{2} - \bar{X}_{..}$

...

*Linha 9* =  $\frac{\bar{X}_{9.} + \bar{X}_{.9}}{2} - \bar{X}_{..}$

## Capacidade Específica de Combinação

O melhor cruzamento para produzir o híbrido para uso comercial pode ser determinado pela comparação de médias para cada cruzamento específico. O desempenho da progênie para cruzamentos específicos determina a capacidade específica de combinação (CEC), que é função dos efeitos genéticos aditivos e de dominância e é dada por:

$$CEC = \frac{\bar{X}_{ij} + \bar{X}_{ji}}{2} - \bar{X}_{..}$$

Em termos estatísticos, a capacidade geral de combinação representa os efeitos principais e a capacidade específica representa a interação. Desta forma, a média de um cruzamento entre as linhas *i* e *j* pode ser assim representada:

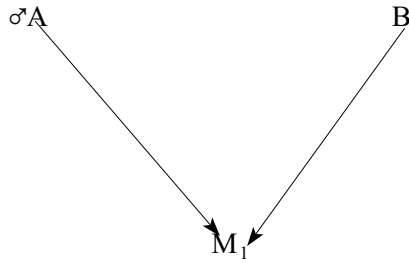
$$\bar{X}_{ij} - \bar{X}_{..} = CGC_i + CGC_j + CEC_{ij}$$

O sucesso no desenvolvimento de linhas endogâmicas depende da capacidade reprodutiva e do intervalo de gerações da espécie. A formação de linhas altamente endogâmicas em grandes espécies domésticas, tal como em bovinos, demanda vários anos devido ao longo intervalo de gerações. Além disto, algumas linhas podem ser perdidas devido à depressão pela endogamia, o que eleva o custo.

## Seleção Para Capacidade de Seleção

### 1. Seleção Recorrente Simples

São utilizadas uma linhagem endogâmica (A) e uma não endogâmica (B). Na linhagem não endogâmica (B), escolhem-se as melhores fêmeas, pelo teste de progênie. As fêmeas selecionadas são acasaladas com os melhores machos da linhagem endogâmica (A), de acordo com o esquema abaixo:

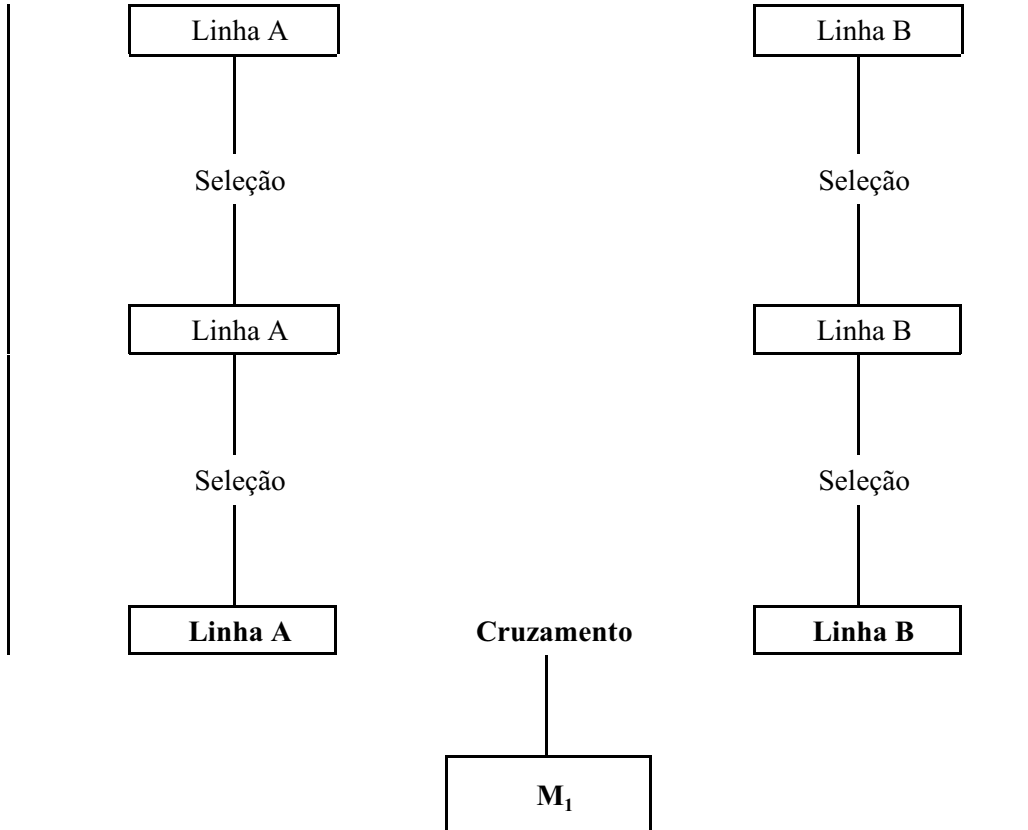


Testam-se as progênes M<sub>1</sub>. As mães dos indivíduos superiores retornam para serem acasaladas com os melhores machos da sua própria linhagem. Após acasalamentos ao acaso dos melhores machos com as melhores fêmeas, o processo de cruzamento com a linhagem endogâmica se repete, melhorando-se a linhagem não endogâmica. Nestas condições, a linhagem endogâmica (A) serve apenas como testadora da população B.

## 2. Seleção Recorrente Recíproca

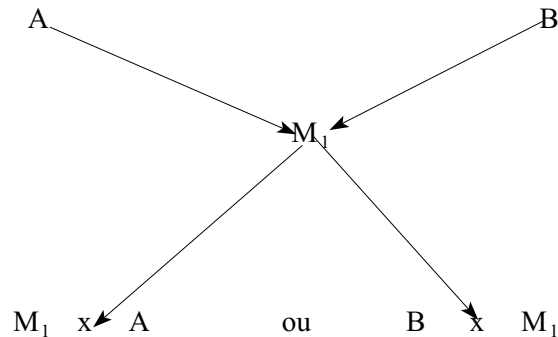
Neste caso, são utilizadas duas linhagens A e B, não endogâmicas. Após cruzá-las testam-se as progênes mestiças (M<sub>1</sub>). Os pais (A e B) que produzem as melhores progênes (que apresentam melhor capacidade de combinação) retornam as suas populações de origem. Após algumas gerações de acasalamentos ao acaso, repete-se o processo de cruzamento. Desta forma, as linhagens A e B são melhoradas (esquema abaixo). A desvantagem do processo é o aumento do intervalo de gerações.

### Seleção Recorrente Recíproca



### 3. Seleção Convergente

Utilizam-se duas linhagens (A e B). Faz-se o cruzamento entre as duas, e o mestiço  $M_1$  é retrocruzado com uma das linhagens originais (A ou B) de acordo com o esquema abaixo:



Desta forma, há o retorno a uma das linhagens de origem, mantendo-se entretanto, parte do patrimônio genético da outra linhagem, logicamente procurando manter-se a parte desejável. Após algumas gerações têm-se as linhagens originais melhoradas. A seleção convergente é utilizada, por exemplo, para formação de linhagens autosexáveis em galinhas.

#### ***Cruzamentos Entre Raças***

As raças representam uma enorme fonte de variação genética e, para características quantitativas, podem ser combinadas para aumentar a produtividade. Muitas vezes o progresso genético que se pode obter em uma geração de cruzamentos só seria alcançado em várias gerações de seleção. Dois aspectos importantes a serem considerados nos cruzamentos entre raças são: heterose e complementariedade.

A heterose é a superioridade da média do  $F_1$ , ou seja, da média da progênie cruzada, em relação à média das progênies das raças parentais. A complementariedade é a combinação de vantagens que uma raça apresenta sobre a outra em características distintas. Por exemplo, a combinação da qualidade de carcaça do Angus com a rusticidade do Nelore ou a combinação da precocidade do Charolês com a rusticidade do Zebu, na formação da raça Canchim.

#### *Heterose*

Em um determinado cruzamento, a heterose é a superioridade da média do  $F_1$  ( $\bar{X}_{F_1}$ ) em relação à média da progênie das raças parentais ( $\bar{X}_P$ ) envolvidas, ou seja:  $H = \bar{X}_{F_1} - \bar{X}_P$

A heterose é expressa em unidades da característica (kg, cm etc).

#### *Porcentagem de Heterose*

A porcentagem de heterose é dada por:  $H(\%) = \frac{\bar{X}_{F_1} - \bar{X}_P}{\bar{X}_P} * 100$

Esse valor representa o percentual em que a média do  $F_1$  é superior à média das progênies das raças parentais. Este assunto será melhor detalhado em capítulo posterior.

*Base Genética da Heterose*

Considerem-se duas populações, A e B (populações parentais) que se cruzam para produzir o F<sub>1</sub> (primeira geração). Considere-se o efeito de um único locus com dois alelos. As frequências gênicas em uma população sendo iguais a p e q e na outra, iguais a p' e q'. As diferenças entre as frequências gênicas nas duas populações são dadas por:  $Y = p - p' = q' - q \rightarrow p' = (p - Y) \text{ e } q' = (q + Y)$

Isto equivale a dizer que as frequências gênicas nas duas populações são: p e q em uma e (p-Y) e (q+Y) na outra. Os valores genotípicos nas duas populações são:

Genótipo	Valor Genotípico
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	+ a
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	d
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	- a

**Médias**

---

*As médias das duas populações parentais (P<sub>1</sub> e P<sub>2</sub>) são:*

$$M_{P_1} = a(p-q) + 2pqd \quad \text{e} \quad M_{P_2} = a(p'-q') + 2p'q'd$$

*Mas,*

$$p' = (p - Y) \quad \text{e} \quad q' = (q + Y)$$

*Então,*

$$M_{P_2} = a(p - Y - q - Y) + 2d(p - Y)(q - Y) \Rightarrow M_{P_2} = a(p - q - 2Y) + 2d[pq + Y(p - q) - Y^2]$$

*A média das médias das duas populações parentais será:*

$$M_P = \frac{1}{2}(M_{P_1} + M_{P_2}) = a(p - q - Y) + d[2pq + Y(p - q)] - dY^2$$

As frequências genotípicas na geração F<sub>1</sub> são calculadas da seguinte forma:

População A	População B	
	A <sub>1</sub> (p-Y)	A <sub>2</sub> (q+Y)
A <sub>1</sub> (p)	p(p-Y) A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	p(q+Y)A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>
A <sub>2</sub> (q)	q(p-Y) A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	q(q+Y) A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>

A média da geração  $F_1$  é então calculada da seguinte forma:

Genótipo	Freq. Genotípica	Valor Genotípico
$A_1A_1$	$p(p-Y)$	a
$A_1A_2$	$2pq + Y(p-q)$	d
$A_2A_2$	$q(q+Y)$	-a

### Heterose em Função da Dominância e da Diferença Entre Frequências Gênicas

#### Equação da Heterose (Base Genética da Heterose)

Considerando-se as frequências e os valores dos genótipos (quadro acima), tem-se:

$$M_{F_1} = a(p^2 - pY) + 2pqd + Y(p-q)d - a(q^2 + qY) = a(p^2 - pY - q^2 - qY) + d[2pq + Y(p-q)]$$

$$M_{F_1} = a(p-q-Y) + d[2pq + Y(p-q)]$$

A heterose é, então, dada por:

$$H_{F_1} = M_{F_1} - M_P = dY^2 = d(p-p')^2$$

Para  $n$  locos, assumindo-se que os efeitos epistáticos são negligenciáveis,

$$H_{F_1} = \sum d(p-p')^2 \quad [\text{Base Genética da Heterose}]$$

$d$  = grau de dominância

$p$  = frequência de  $A_1$  na raça paterna

$p'$  = frequência de  $A_1$  na raça materna

### Conclusões

1. A heterose é proporcional ao grau de dominância ( $d$ )  $\Rightarrow$  se não há dominância não haverá heterose. Se alguns locos são dominantes em uma direção e outros em outra direção, os efeitos tendem a se cancelarem diminuindo o valor da heterose.
2. A heterose é proporcional ao quadrado da diferença entre as frequências gênicas das duas populações parentais  $\Rightarrow$  Portanto, para haver heterose as frequências gênicas devem ser diferentes nas duas populações. Será máxima quando um alelo for fixado em uma população ( $p = 1$  e  $q = 0$ ) e o outro alelo for fixado na outra população ( $p' = 0$  e  $q' = 1$ ). Neste caso,  $H_{F_1} = \sum d$ .
3. A quantidade de heterose é específica para cada cruzamento.

Notar, mais uma vez, que o aumento do valor genotípico devido ao cruzamento, mostrado na página 27, foi totalmente devido ao aumento no valor da combinação gênica como resultado do aumento da heterozigose. Esse aumento no valor genotípico médio da progênie corresponde à heterose.



Geração  $F_2$

**Heterose na Geração  $F_2$**

Como a geração  $F_2$  é proveniente do acasalamento ao acaso dos indivíduos da geração  $F_1$ , as frequências genótípicas são as do equilíbrio de Hardy-Wenberg, ou seja,

$$(p^*)^2 (A_1A_1) + 2p^*q^*(A_1A_2) + (q^*)^2 (A_2A_2)$$

Considerando-se  $p^*$  e  $q^*$  as frequências gênicas na geração  $F_1$

$$p^* = (p - \frac{1}{2}Y) \quad e \quad q^* = (q + \frac{1}{2}Y)$$

$$M_{F_2} = a(p^* - q^*) + 2p^*q^*d = a(p - \frac{1}{2}Y - q - \frac{1}{2}Y) + 2d(p - \frac{1}{2}Y)(q + \frac{1}{2}Y) \rightarrow$$

$$M_{F_2} = a(p - q - Y) + d[2pq + Y(p - q)] - \frac{1}{2}dY^2$$

$$H_{F_2} = M_{F_2} - M_p = | a(p - q - Y) + d[2pq + Y(p - q)] - \frac{1}{2}dY^2 | - | a(p - q - Y) + d[2pq + Y(p - q)] - dY^2 | \rightarrow$$

$$H_{F_2} = \frac{1}{2}dY^2$$

Mas,

$$dY^2 = H_{F_1} \quad [demonstrado na página anterior] \rightarrow$$

$$H_{F_2} = \frac{1}{2}H_{F_1}$$

Gerações Subsequentes ao  $F_2$

Nas gerações subsequentes ao  $F_2$ , a heterose é a mesma da geração  $F_2$ , porque as frequências genótípicas não mais se alteram.

*Impacto do Aumento da Heterozigose no Valor da Combinação Gênica e no Valor Genotípico*

Exemplo B<sub>1</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Cinco Locos Fixados ( $p = 1; q = 0$ ) e ( $p' = 0; q' = 1$ ) e o Sexto Loco Com Frequências ( $p = 0,8; q = 0,2$ ) e ( $p' = 0,8; q' = 0,2$ )

**Assumindo Dominância Parcial ( $d = 3$ )**

Tabela do Exemplo B<sub>1</sub>

Pais			
Genótipo	VG	G	Freq
AAbbccddEEFF	$8(4) + 4(-2) = 24$	$4(8) + 2(-4) = 24$	0,64
AAbbccddEEFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$3(8) + 5 + 2(-4) = 21$	0,32
AAbbccddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,04
Mães			
Genótipo	VG	G	Freq
aaBBccDDeeFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,64
aaBBccDDeeFf	$5(4) + 7(-2) = 06$	$2(8) + 3(-4) = 09$	0,32
aaBBccDDeeff	$4(4) + 8(-2) = 00$	$2(8) + 4(-4) = 00$	0,04

Tabela do Exemplo B<sub>1</sub> com os Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípicas

Pai			
Genótipo	VG	G	VCG
AAbbccddEEFF	$24 \times 0,64 = 15,36$	$24 \times 0,64 = 15,36$	0,00
AAbbccddEEFf	$18 \times 0,32 = 5,76$	$21 \times 0,32 = 6,72$	0,96
AAbbccddEEff	$12 \times 0,04 = 0,48$	$12 \times 0,04 = 0,48$	0,00
Média	21,60	22,56	0,96
Mãe			
Genótipo	VG	G	VCG
aaBBccDDeeFF	$12 \times 0,64 = 7,68$	$12 \times 0,64 = 7,68$	0,00
aaBBccDDeeFf	$6 \times 0,32 = 1,92$	$9 \times 0,32 = 2,88$	0,96
aaBBccDDeeff	$0 \times 0,04 = 0,00$	$0 \times 0,04 = 0,00$	0,00
Média	9,60	10,56	0,96
Média Geral	15,60	16,56	0,96

Tipos e Frequência dos Acasalamentos

Machos	Fêmeas		
	aaBBccDDeeFF (0,64)	aaBBccDDeeFf (0,32)	aaBBccDDeeff (0,04)
AabbCCddEEFF (0,64)	0,4096	0,2048	0,0256
AabbCCddEEFf (0,32)	0,2048	0,1024	0,0128
AabbCCddEEff (0,04)	0,0256	0,0128	0,0016

Tipos de Acasalamento e Frequência dos Descendentes

Acasalamentos	Freq	Descendentes		
		AaBbCcDdEeFF	AaBbCcDdEeFf	AaBbCcDdEeff
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFF	0,4096	0,4096	-	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFf	0,4096	0,2048	0,2048	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeff	0,0512	-	0,0512	-
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeFf	0,1024	0,0256	0,0512	0,0256
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeff	0,0256	-	0,0128	0,0128
AAbbCCddEEff x aaBBccDDeeff	0,0016	-	-	0,0016
Total	1,0000	0,64	0,32	4

Ou, de outra forma,

Raça 2		
Raça 1	F (p' = 0,8)	f (q' = 0,2)
F (p = 0,8)	FF (0,64)	Ff (0,16)
f (q = 0,2)	Ff (0,16)	ff (0,04)

0,64 (AaBbCcDdEeFF) ; 0,32 (AaBbCcDdEeFf) ; 0,04 (AaBbCcDdEeff)

Valores Na Progenie

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$7(4) + 5(-2) = 18$	$8 + 5(5) = 33$	15
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	18
AaBbCcDdEeff	$5(4) + 7(-2) = 6$	$5(5) + (-4) = 21$	15

Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípicas

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$18 \times 0,64 = 11,52$	$33 \times 0,64 = 21,12$	9,60
AaBbCcDdEeFf	$12 \times 0,32 = 3,84$	$30 \times 0,32 = 9,60$	5,76
AaBbCcDdEeff	$6 \times 0,04 = 0,24$	$21 \times 0,04 = 0,84$	0,60
Média	15,60	31,56	15,96

Aumento do Valor da Combinação Gênica e do Valor Genotípico Resultante do Cruzamento

Categoria	VG	VCG	G
Média da Progenie	15,60	15,96	31,56
Média dos Pais	15,60	0,96	16,56
Aumento	0,00	15,00	15,00

Cálculo da Heterose Esperada Utilizando a Equação

Utilizando-se a equação que demonstra a base genética da heterose, para o exemplo acima, tem-se:

**Equação da Heterose Esperada**

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2 \rightarrow$$


---

**Cálculo**

$$H_{F_1} = 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0,8 - 0,8)^2 \rightarrow$$

$$H_{F_1} = 15,0$$

Notar que a heterose esperada obtida pela equação é exatamente igual ao aumento do valor da combinação gênica (tabela anterior).

Exemplo B<sub>2</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Cinco Locos Fixados ( $p = 1; q = 0$ ) e ( $p' = 0; q' = 1$ ) e o Sexto Loco Com Frequências ( $p = 0,8; q = 0,2$ ) e ( $p' = 0,4; q' = 0,6$ )  
**Assumindo Dominância Parcial ( $d = 3$ )**

Tabela do Exemplo B<sub>2</sub>

Pais			
Genótipo	VG	G	Frequência
AAbbCCddEEFF	$8(4) + 4(-2) = 24$	$4(8) + 2(-4) = 24$	0,64
AAbbCCddEEFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$3(8) + 5 + 2(-4) = 21$	0,32
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,04
Mães			
Genótipo	VG	G	VCG
aaBBccDDeeFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,16
aaBBccDDeeFf	$5(4) + 7(-2) = 6$	$2(8) + 3(-4) = 9$	0,48
aaBBccDDeeff	$4(4) + 8(-2) = 0$	$2(8) + 4(-4) = 0$	0,36

Tabela do Exemplo B<sub>2</sub> com os Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípicas

Pai			
Genótipo	VG	G	VCG
AAbbCCddEEFF	$24 \times 0,64 = 15,36$	$24 \times 0,64 = 15,36$	0,00
AAbbCCddEEFf	$18 \times 0,32 = 5,76$	$21 \times 0,32 = 6,72$	0,96
AAbbCCddEEff	$12 \times 0,04 = 0,48$	$12 \times 0,04 = 0,48$	0,00
Média	21,60	22,56	0,96
Mãe			
Genótipo	VG	G	VCG
aaBBccDDeeFF	$12 \times 0,16 = 1,92$	$12 \times 0,16 = 1,92$	0,00
aaBBccDDeeFf	$6 \times 0,48 = 2,88$	$9 \times 0,48 = 4,32$	1,44
aaBBccDDeeff	$0 \times 0,36 = 0,00$	$0 \times 0,36 = 0,00$	0,00
Média	4,80	6,24	1,44
Média Geral	13,20	14,40	1,20

Tipos e Frequência dos Acasalamentos

Machos	Fêmeas		
	aaBBccDDeeFF (0,16)	aaBBccDDeeFf (0,48)	aaBBccDDeeff (0,36)
AabbCCddEEFF (0,64)	0,1024	0,3072	0,2304
AabbCCddEEFf (0,32)	0,0512	0,1536	0,1152
AabbCCddEEff (0,04)	0,0064	0,0192	0,0144

Tipos de Acasalamento e Frequência dos Descendentes

Acasalamentos	Freq	Descendentes		
		AaBbCcDdEeFF	AaBbCcDdEeFf	AaBbCcDdEeff
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFF	0,1024	0,1024	-	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFf	0,3584	0,1792	1792	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeff	0,2368	-	2368	-
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeFf	0,1536	0,0384	0,0768	0,0384
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeff	0,1344	-	0,0672	0,0672
AAbbCCddEEff x aaBBccDDeeff	0,0144	-	-	0,0144
Total	1,00	0,32	0,56	0,12

Ou, de Outra Forma, Pela União ao Acaso dos Gametas das Raças Paterna e Materna

		Raça 2	
Raça 1		F (p' = 0,4)	f (q' = 0,6)
F (p = 0,8)		FF (0,32)	Ff (0,48)
f (q = 0,2)		Ff (0,08)	ff (0,12)

0,32 (AaBbCcDdEeFF) ; 0,56 (AaBbCcDdEeFf) ; 0,12 (AaBbCcDdEeff)

Valores Na Progenie

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$7(4) + 5(-2) = 18$	$8 + 5(5) = 33$	15
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	18
AaBbCcDdEeff	$5(4) + 7(-2) = 6$	$5(5) + (-4) = 21$	15

Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípicas

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$18 \times 0,32 = 5,76$	$33 \times 0,32 = 10,56$	4,80
AaBbCcDdEeFf	$12 \times 0,56 = 6,72$	$30 \times 0,56 = 16,80$	10,08
AaBbCcDdEeff	$6 \times 0,12 = 0,72$	$21 \times 0,12 = 2,52$	1,80
Média	13,2	29,88	16,68

Aumento do Valor da Combinação Gênica e do Valor Genotípico Resultante do Cruzamento

Categoria	VG	VCG	G
Média da Progenie	13,2	16,68	29,88
Média dos Pais	13,2	1,20	14,20
Aumento	0,0	15,48	15,48

Cálculo da Heterose Esperada, Por Meio da Equação

**Equação da Heterose Esperada**

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2$$


---

*Cálculo*

$$H_{F_1} = 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0,8 - 0,4)^2 \rightarrow$$

$$H_{F_1} = 15,48$$

A heterose esperada pela equação é exatamente igual ao aumento do valor da combinação gênica (Tabela anterior).

Exemplo B<sub>3</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Cinco Locus Fixados ( $p = 1; q = 0$ ) e ( $p' = 0; q' = 1$ ) e o Sexto Locus Com Frequências ( $p = 0,8; q = 0,2$ ) e ( $p' = 0,2; q' = 0,8$ )  
**Assumindo Dominância Parcial ( $d = 3$ )**

Tabela do Exemplo B<sub>3</sub>

Pais			
Genótipo	VG	G	Frequência
AAbbCCddEEFF	$8(4) + 4(-2) = 24$	$4(8) + 2(-4) = 24$	0,64
AAbbCCddEEFf	$7(4) + 5(-2) = 18$	$3(8) + 5 + 2(-4) = 21$	0,32
AAbbCCddEEff	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,04
Mães			
Genótipo	VG	G	VCG
aaBBccDDeeFF	$6(4) + 6(-2) = 12$	$3(8) + 3(-4) = 12$	0,04
aaBBccDDeeFf	$5(4) + 7(-2) = 6$	$2(8) + 3(-4) = 9$	0,32
aaBBccDDeeff	$4(4) + 8(-2) = 0$	$2(8) + 4(-4) = 0$	0,64

Tabela do Exemplo B<sub>3</sub> com os Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípicas

Pais			
Genótipo	VG	G	VCG
AAbbCCddEEFF	$24 \times 0,64 = 15,36$	$24 \times 0,64 = 15,36$	0,00
AAbbCCddEEFf	$18 \times 0,32 = 5,76$	$21 \times 0,32 = 6,72$	0,96
AAbbCCddEEff	$12 \times 0,04 = 0,48$	$12 \times 0,04 = 0,48$	0,00
Média	21,60	22,56	0,96
Mães			
Genótipo	VG	G	VCG
aaBBccDDeeFF	$12 \times 0,04 = 0,48$	$12 \times 0,04 = 0,48$	0,00
aaBBccDDeeFf	$6 \times 0,32 = 1,92$	$9 \times 0,32 = 2,88$	0,96
aaBBccDDeeff	$0 \times 0,64 = 0,00$	$0 \times 0,64 = 0,00$	0,00
Média	2,40	3,36	0,96
Média Geral	12,00	12,96	0,96



Tipos e Frequência dos Acasalamentos

MACHOS	FÊMEAS		
	aaBBccDDeeFF (0,04)	aaBBccDDeeFf (0,32)	aaBBccDDeeff (0,64)
AabbCCddEEFF (0,64)	0,0256	0,2048	0,4096
AabbCCddEEFf (0,32)	0,0128	0,1024	0,2048
AabbCCddEEff (0,04)	0,0016	0,0128	0,0256

Tipos de Acasalamento e Frequência dos Descendentes

Acasalamentos	Frequência	Descendentes		
		AaBbCcDdEeFF	AaBbCcDdEeFf	AaBbCcDdEeff
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFF	0,0256	0,0256	-	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeFf	0,2176	0,1088	0,1088	-
AAbbCCddEEFF x aaBBccDDeeff	0,4112	-	0,4112	-
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeFf	0,1024	0,0256	0,0512	0,0256
AAbbCCddEEFf x aaBBccDDeeff	0,2176	-	0,1088	0,1088
AAbbCCddEEff x aaBBccDDeeff	0,0256	-	-	0,0256
TOTAL	1,0000	0,16	0,68	0,16

Ou, Pela União ao Acaso dos Gametas

Raça 2		
Raça 1	F (p' = 0,2)	f (q' = 0,8)
F (p = 0,8)	FF (0,16)	Ff (0,64)
f (q = 0,2)	Ff (0,04)	ff (0,16)

0,16 (AaBbCcDdEeFF) ; 0,68 (AaBbCcDdEeFf) ; 0,16 (AaBbCcDdEeff)

### Valores Na Progenie

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$7(4) + 5(-2) = 18$	$8 + 5(5) = 33$	15
AaBbCcDdEeFf	$6(4) + 6(-2) = 12$	$6(5) = 30$	18
AaBbCcDdEeff	$5(4) + 7(-2) = 6$	$5(5) + (-4) = 21$	15

### Valores Ponderados Pelas Frequências Genotípica

Genótipo	VG	G	VCG
AaBbCcDdEeFF	$18 \times 0,16 = 2,88$	$33 \times 0,16 = 5,28$	2,40
AaBbCcDdEeFf	$12 \times 0,68 = 8,16$	$30 \times 0,68 = 20,40$	12,24
AaBbCcDdEeff	$6 \times 0,16 = 0,96$	$21 \times 0,16 = 3,36$	2,40
Média	12,00	29,04	17,04

### Aumento do Valor da Combinação Gênica e do Valor Genotípico Resultante do Cruzamento

Categoria	VG	VCG	G
Média da Progenie	12,00	17,04	29,04
Média dos Pais	12,00	0,96	12,96
Aumento	0,00	16,08	16,08

### Cálculo da Heterose Esperada (Usando a Equação)

**Equação da Heterose Esperada**

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2$$


---

*Cálculo*

$$H_{F_1} = 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0,8 - 0,2)^2 \rightarrow$$

$$H_{F_1} = 16,08$$

Heterose esperada = aumento do valor da combinação gênica

Exemplo B<sub>4</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Seis Locos Fixados (p = 1; q = 0) e (p' = 0; q' = 1)  
Assumindo Dominância Parcial (d = 3)

Tabela do Exemplo B<sub>4</sub> - Valores

Pai			
Genótipo	VG	G	VCG
AAbbCCddEEFF	6(4) + 6(-2) = 12	3(8) + 3(-4) = 12	0
Mãe			
aaBBccDDeeff	6(4) + 6(-2) = 12	3(8) + 3(-4) = 12	0
Média	12	12	0
Progênie			
AaBbCcDdEeFf	6(4) + 6(-2) = 12	6(5) = 30	18

Notar que, no caso do exemplo B<sub>4</sub>, acima, só há um genótipo de pai, pois são todos são homocigotos nos seis locos (p = 1 e q = 0). Os pais são **FF** no sexto locos. Para as mães é a mesma coisa, só há um genótipo (p' = 0 e q' = 1 para todos os locos). As mães são **ff** no sexto locos.

Não há, portanto, necessidade de ponderar os valores genotípicos pelas frequências dos genótipos, tendo em vista que a frequência é igual a 1.

Aumento do Valor da Combinação Gênica e do Valor Genotípico Resultante do Cruzamento

Categoria	VG	VCG	G
Média da Progênie	12	18	30
Média dos Pais	12	0	12
Aumento	0	18	18

Cálculo da Heterose Esperada (Usando a Equação)

**Equação da Heterose Esperada**

$$H_{F_1} = d \sum (p - p')^2$$

**Cálculo**

$$H_{F_1} = 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 3(1-0)^2 + 3(1-0)^2 = 18,0$$

*Ou seja, Heterose Esperada (Equação) = Aumento do Valor da Combinação Gênica (Tabela anterior)*

Mais Alguns Exemplos de Cálculo da Heterose Esperada (Usando a Equação)

Exemplo B<sub>5</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Seis Locos Fixados (p = 1; q = 0) e (p' = 0; q' = 1)

**Assumindo Dominância Completa (d = 6)**

*Equação da Heterose Esperada*

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2$$

-----  
*Cálculo*

$$H_{F_1} = 6(1-0)^2 + 6(0-1)^2 + 6(1-0)^2 + 6(0-1)^2 + 6(1-0)^2 + 6(1-0)^2 = 36,0$$

Exemplo B<sub>6</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Seis Locos Fixados (p = 1; q = 0) e (p' = 0; q' = 1)

**Assumindo Sobredominância (d = 9)**

*Equação da Heterose Esperada*

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2$$

-----  
*Cálculo*

$$H_{F_1} = 9(1-0)^2 + 9(0-1)^2 + 9(1-0)^2 + 9(0-1)^2 + 9(1-0)^2 + 9(1-0)^2 = 54,0$$

Exemplo B<sub>7</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Seis Locos Fixados (p = 1; q = 0) e (p' = 0; q' = 1)

**Assumindo Diversos Modos de Ação Gênica: d<sub>1</sub> = 0; d<sub>2</sub> = 3; d<sub>3</sub> = 5; d<sub>4</sub> = 6; d<sub>5</sub> = 8;  
d<sub>6</sub> = 9**

*Equação da Heterose Esperada*

$$H_{F_1} = d \sum (p-p')^2$$

-----  
*Cálculo*

$$H_{F_1} = 0(1-0)^2 + 3(0-1)^2 + 5(1-0)^2 + 6(0-1)^2 + 8(1-0)^2 + 9(1-0)^2 = 31,0$$

Exemplo B<sub>8</sub> - Pai e Mãe Diferindo em Seis Locos Fixados (p = 1; q = 0) e (p' = 0; q' = 1)

**Assumindo Diversos Modos de Ação Gênica:**

**d<sub>1</sub> = -3; d<sub>2</sub> = 0; d<sub>3</sub> = 5; d<sub>4</sub> = 6; d<sub>5</sub> = 8; d<sub>6</sub> = 9**

*Equação da Heterose Esperada*

$$H_{F_1} = d \sum (p - p')^2$$

---

*Cálculo*

$$H_{F_1} = -3(1-0)^2 + 0(0-1)^2 + 5(1-0)^2 + 6(0-1)^2 + 8(1-0)^2 + 9(1-0)^2 = 25,0$$

# *Parâmetros Genéticos dos Cruzamentos*

## *Conceituação*

Os efeitos genéticos da raça, a heterose direta e materna e a recombinação gênica são considerados parâmetros genéticos dos cruzamentos. Sua estimação é feita por meio de cruzamentos que obedecem delineamentos experimentais adequados. A partir dos valores das estimativas desses parâmetros, diferentes programas ou estratégias de cruzamentos podem ser comparados.

A escolha do cruzamento mais adequado para um determinado sistema de produção requer estimativas confiáveis do desempenho relativo das raças parentais, do desempenho relativo das gerações subsequentes ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  etc) do cruzamentos entre duas raças e do desempenho dos cruzamentos de três ou mais raças envolvendo fêmeas cruzadas.

O desempenho de qualquer cruzamento pode ser representado em termos de parâmetros genéticos e as estimativas desses parâmetros podem ser obtidas de experimentos que produzam  $F_1$ ,  $F_2$  e  $F_3$ .

É muito importante também a predição do desempenho futuro dos cruzamentos. Baseado nas predições, pode-se fazer recomendações sobre o cruzamento mais eficiente para o produtor comercial e também sobre o melhor sistema de produção envolvendo as raças parentais que seriam utilizadas nos cruzamentos. Os parâmetros podem ser usados para representar os níveis esperados para as raças e para os cruzamentos.

Para a estimação dos parâmetros genéticos relacionados com os cruzamentos (efeito genético direto e materno da raça, heterose direta e materna e recombinação gênica) utiliza-se o “cruzamento em dialelo”, um delineamento experimental em que os machos de cada raça são acasalados com fêmeas de todas as raças envolvidas nesse delineamento, inclusive com fêmeas da mesma raça que o macho. Nesse delineamento, as fêmeas de cada raça são acasaladas com machos de todas as raças, inclusive machos da própria raça da fêmea. São os cruzamentos e seus recíprocos. Os cruzamentos recíprocos são necessários para separar o efeito genético direto do efeito genético materno. O cruzamento em dialelo será tratado um pouco mais à frente.

## *Heterozigose ( $H_{T2}$ )*

Em um cruzamento qualquer, a heterozigose é a porcentagem de combinações cromossômicas cruzadas (PCC), ou seja combinações que envolvem genes das duas raças envolvidas (Tabela abaixo).

Cruzamento	Raças Parentais		Frequência de Combinações na Progenie	PCC ( $H_{TZ}$ )
	Macho	Fêmea		
1 $F_1 (A \times B)$	A	B	100 % AB	100 %
2 $A \times (A \times B)$	A	AB	50 % AB + 50 % AA	50 %
3 $C \times (A \times B)$	C	AB	50 % CA + 50 % CB	100 %
4 $F_2 (A \times B)$	AB	AB	25 % AA + 25 % AB + 25% BA + 25 BB	50 %
5 $(A \times B) \times (B \times C)$	AB	BC	25 % AB + 25 % AC + 25% BB + 25% BC	75 %

### Cálculo da Porcentagem de Heterozigose

$$HTZ = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

$HTZ$  = porcentagem de heterozigose

$n$  = número de raças envolvidas no cruzamento

$r_i$  = Composição racial do pai e  $r_j$  = Composição racial da mãe

$i = 1, 2, \dots, n$  ;  $j = 1, \dots, n$

### Exemplos

#### 1. Cruzamento entre as Raças Nelore e Angus

Raça do Macho		x	Raça da Fêmea	
i			j	
1	2		1	2
N	A		N	A
1,00	0,00		0,00	1,00

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

$r$  = Composição racial;  $i$  (Raça do Macho) = 1, 2 ;  $j$  (Raça da Fêmea) = 1, 2

$$H_{TZ} = r_1 \times r_2 + r_2 \times r_1 \rightarrow$$

$$H_{TZ} = 1 \times 1 + 0 \times 0 = 1 = 100\%$$

2. Cruzamento entre Touros da Raça Angus e Vacas ½ Nelore + ½ Angus

Raça do Macho		x	Raça da Fêmea	
i			j	
1	2		1	2
N	A		N	A
0,00	1,00		0,50	0,50

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

$i$  (Raça do Macho) = 1, 2 ;  $j$  (Raça da Fêmea) = 1, 2

---

$$H_{TZ} = r_1 \times r_2 + r_2 \times r_1 \rightarrow$$

$$H_{TZ} = 0,00 \times 0,50 + 1,00 \times 0,50 = 0,50 = 50\%$$

3. Cruzamento entre Touros ½ Nelore + ½ Angus e Vacas ½ Caracu + ½ Gelbvieh

Raça do Macho				x	Raça da Fêmea			
i					j			
1	2	3	4		1	2	3	4
N	A	C	G		N	A	C	G
0,50	0,50	0,00	0,00		0,00	0,00	0,50	0,50

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

$r$  = Composição Racial ;  $i$  (Raça do Macho) = 1, 2, 3, 4 ;  $j$  (Raça da Fêmea) = 1, 2, 3, 4

---

$$\begin{aligned}
 H_{TZ} = & r_1 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_1 \times r_3 = 0,50 \times 0,50 = 0,25 + \\
 & r_1 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,25 + \\
 & r_2 \times r_1 = 0,50 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_2 \times r_3 = 0,50 \times 0,50 = 0,25 + \\
 & r_2 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,25 + \\
 & r_3 \times r_1 = 0,00 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_3 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_3 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 = 0,00 + \\
 & r_4 \times r_1 = 0,00 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_4 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,00 + \\
 & r_4 \times r_3 = 0,00 \times 0,50 = 0,00 = 1,00 = 100\%
 \end{aligned}$$



4. Cruzamento entre Touros ½ Nelore + ½ Angus e Vacas ¼ Nelore + ¼ Caracu + ½ Gelbvieh

RAÇA DO MACHO				x	RAÇA DA FÊMEA			
i					j			
1	2	3	4		1	2	3	4
N	A	C	G		N	A	C	G
0,50	0,50	0,00	0,00		0,25	0,00	0,25	0,50

**Equação da Heterozigose**

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i f_j \quad \text{para } i \neq j$$

$r$  = Composição Racial ;  $i$  (Raça do Macho) = 1, 2, 3, 4 ;  $j$  (Raça da Fêmea) = 1, 2, 3, 4

---

$$\begin{aligned}
 H_{TZ} &= r_1 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_1 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + \\
 & r_1 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,250 + \\
 & r_2 \times r_1 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + \\
 & r_2 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + \\
 & r_2 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,250 + \\
 & r_3 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 + \\
 & r_3 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_3 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_3 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 = 0,875 = 87,5\%
 \end{aligned}$$

*Forma Alternativa de Cálculo da Heterozigose*

Uma forma alternativa para o cálculo da heterozigose é dada por:

**Equação Alternativa**

---

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i f_j \quad \text{para } i=j$$

$r$  = Composição Racial ;  $i$  (Raça do Macho) ;  $j$  (Raça da Fêmeas)

Para o exemplo anterior (exemplo 4), o cálculo seria dado por:

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i = j$$

$r =$  Composição Racial ;  $i$  (Raça do Macho) = 1, 2, 3, 4 ;  $j$  (Raça da Fêmea) = 1, 2, 3, 4

$$H_{TZ} = 1 - [ r_1 \times r_1 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + r_2 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 = 0,000 + r_3 \times r_3 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 + r_4 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 = 0,000 ] = 1 - 0,125 = 0,875 = 87,5\%$$

Outra Forma Ainda Mais Simples (para o exemplo 4)

Touros	Vacas			
	N (0,25)	A (0,00)	C (0,25)	G (0,50)
N (0,50)	<b>NN</b> (0,125)	NA (0,000)	NC (0,125)	NG (0,250)
A (0,50)	AN (0,125)	<b>AA</b> (0,000)	AC (0,125)	AG (0,250)
C (0,00)	CN (0,000)	CA (0,000)	<b>CC</b> (0,000)	CG (0,000)
G (0,0)	GN (0,000)	GA (0,000)	GC (0,000)	<b>GG</b> (0,000)

### *Equação Alternativa 2*

$$H_{TZ} = 1 - (\text{Soma dos Valores da Diagonal}) \rightarrow$$

$$H_{TZ} = 1 - (0,125 + 0,000 + 0,000 + 0,000) = 1 - 0,125 = 0,875 = 87,5\%$$

ou

$$H_{TZ} = \text{Soma dos Valores da Diagonal}$$

$$H_{TZ} = [0,125 + 0,250 + 0,125 + 0,125 + 0,250] = 0,875 = 87,5\%$$

## Heterose

É a diferença entre a média da progênie cruzada e a médias da progênie das raças parentais.

### *Heterose Produzida Pelo Cruzamento Entre as Raças A e B*

$$H^{AB} = \bar{X}_{F_1} - \bar{X}_P$$

Em que,

$H^{AB}$  = Heterose resultante do cruzamento entre as raças A e B

$\bar{X}_{F_1}$  = Média da progênie cruzada

$$\bar{X}_P = \text{Média das progênie das raças parentais} = \frac{\bar{X}_A + \bar{X}_B}{2}$$

Sendo,

$\bar{X}_A$  = Média da progênie da raça parental A

$\bar{X}_B$  = Média da progênie da raça parental B

Na verdade, para que a definição de heterose seja válida, é necessário que as progênie das raças parentais envolvidas no cruzamento sejam criadas juntas com as progênie cruzadas, de modo a serem comparadas nas mesmas condições de ambiente. Para isto utiliza-se um delineamento experimental específico, denominado *cruzamento em dialelo*, no qual os machos de cada raça se acasalam com fêmeas de todas as raças do programa de cruzamentos e também as fêmeas de cada raça se acasalam com os machos de todas as raças envolvidas, inclusive acasando-se dentro da própria raça (Tabela abaixo)

### *Cruzamento em Dialelo Com Três Raças*

Machos	Fêmeas		
	A	B	C
A	<b>AA</b>	AB	AC
B	BA	<b>BB</b>	BC
C	CA	CB	<b>CC</b>

Observar que, no delineamento acima, os valores na diagonal da tabela correspondem às médias da progênie de cada raça envolvida no cruzamento (AA, BB e CC), ou seja, média das progênie das raças parentais. Os valores fora da diagonal correspondem às médias das progênie cruzadas. A primeira letra indica o macho e a segunda, a fêmea. Assim, **AB** representa a média da progênie do acasalamento de macho da raça

**A** com fêmea da raça **B** enquanto que **BA** representa a média da progênie do acasalamento entre machos **B** com Fêmeas **A**, ou seja, média dos acasalamentos recíprocos.

$$\text{A média geral do cruzamento entre A e B é dada por } \mu_{AB} = \frac{\bar{X}_{AB} + \bar{X}_{BA}}{2}$$

A heterose obtida nos cruzamentos em dialelo é a heterose observada, ou seja, calculada com base nas informações de cada característica obtidas para as progênies do cruzamento.

A heterose é diretamente proporcional à heterozigose, ou seja, quanto maior a heterozigose, maior a heterose. A heterozigose máxima é obtida no  $F_1$  (100%). No  $F_1$  todas as combinações cromossômicas são cruzadas. Portanto espera-se que a heterose seja também máxima no  $F_1$ . A heterose é expressa em unidades da característica (kg, cm, etc) ou em porcentagem (%) acima da média das raças parentais.

Deve-se ter cuidado com a expressão “100% de heterose”. Não se imagina a obtenção de um  $F_1$  com média 100% acima da média dos parentais, independente da característica (expressa em quilogramas, centímetros ou qualquer outra unidade). Por exemplo, se a média de peso à desmama no Nelore for 180 kg e a média desse peso no Simental for 220kg, a média dos parentais será igual a 200 kg. Assim, para que o  $F_1$  do cruzamento entre Nelore e Simental tivesse 100% de heterose seria necessário que sua média fosse 400 kg na desmama, o que, obviamente, não ocorre. O que se tem, normalmente é uma heterose em torno de 5% a 10%, ou seja, o  $F_1$  pesando 10 kg ou 20 kg a mais que a média dos parentais. Neste caso, pesando 210 ou 220 kg.

Quando se fala em 100% de heterose, na verdade o que se está dizendo é que aquele cruzamento fornece a heterose máxima. Como o  $F_1$  produz 100% de heterozigose, fala-se que o  $F_1$  produz 100 de heterose. Na verdade o que se está dizendo é que o  $F_1$  produz a heterose máxima. Se a heterose do  $F_1$  é 10 kg, esta é a heterose máxima, portanto 100% da heterose possível. Na verdade o  $F_1$  tem 100% de heterozigose produz 100% da heterose possível. Se o possível são 10 kg, 100% do possível são 10 kg e esses 10 kg correspondem a 5% de heterose, ou seja,  $F_1$  com 5% de peso a mais que a média dos parentais (Nelore e Simental).

A heterose para vários graus de cruzamento pode ser estimada com base em sua proporcionalidade com a heterozigose e com base no conhecimento da heterose do  $F_1$ . Neste caso, obtém-se o que se chama de heterose esperada. A seguir são dados alguns exemplos:

### *Cálculo da Heterose de Um Cruzamento Assumindo que a Heterose do $F_1$ Seja Um Valor Médio Para Todas as Combinações de Raças*

#### ***Equação da Heterozigose***

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

---


$$H_0 = \sum_{i=1}^n r_i r_j \times H_{F_1} \rightarrow$$

$$H_0 = H_{TZ} \times H_{F_1}$$

*Em que,*

$H_0$  = Heterose direta para determinado cruzamento

$H_{TZ}$  = Heterozigose calculada

$H_{F_1}$  = Heterose média para todas as combinações de raças

### Exemplo: Cálculo da Heterose no Cruzamento

Touros  $\frac{1}{2}$  Nelore +  $\frac{1}{2}$  Angus x Vacas  $\frac{1}{4}$  Nelore +  $\frac{1}{4}$  Caracu +  $\frac{1}{2}$  Gelbvieh - Assumindo  $H_{F1} = 10$  kg

#### Composições Raciais

Raça do Macho				x	Raça da Fêmea			
i					j			
1	2	3	4		1	2	3	4
N	A	C	G		N	A	C	G
0,50	0,50	0,00	0,00		0,25	0,00	0,25	0,50

#### Cálculo da Heterozigose

$$H_{TZ} = \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i \neq j$$

$i$  (machos) = 1, 2, 3, 4 ;  $j$  (fêmeas) = 1, 2, 3, 4

$$\begin{aligned}
 H_{TZ} = & r_1 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 = 0,000 + r_1 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + r_1 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,250 + \\
 & r_2 \times r_1 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + r_2 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 = 0,125 + r_2 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 = 0,250 + \\
 & r_3 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 + r_3 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,000 + r_3 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 + r_4 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 = 0,000 + r_4 \times r_3 = 0,00 \times 0,25 = 0,000 \rightarrow
 \end{aligned}$$

$$H_{TZ} = 0,875 = 87,5\%$$

#### Cálculo da Heterose

##### Equação Para o Cálculo da Heterose

$$H_0 = H_{TZ} \times H_{F1}$$

$$H_0 = 0,875 \times 10\text{kg} = 8,75\text{kg}$$

#### Interpretação

Espera-se que a média dos produtos resultantes do cruzamento acima especificado seja 8,75 kg superior à média dos produtos (progênie) das raças parentais.

*Cálculo da Heterose de Um Cruzamento Usando a “Equação Completa”*  
 (Que Considera as Heteroses do F<sub>1</sub> Para Cada Combinação de Raças)

**Equação Para o Cálculo da Heterose**

$$H_0 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n r_i r_j H_{ij} F_1$$

Em que,

$H_0$  = Heterose direta para determinado cruzamento

$n$  = número de raças envolvidas no cruzamento

$r_i$  = proporção da  $i$ -ésima raça paterna

$r_j$  = proporção da  $j$ -ésima raça materna

$H_{ij} F_1$  = Heterose do F<sub>1</sub> para o cruzamento entre as raças  $i$  e  $j$

Exemplo de Cálculo da Heterose no Cruzamento

Touros ½ Nelore + ½ Angus x Vacas ¼ Nelore + ¼ Caracu + ½ Gelbvieh

Assumindo:

$$H_{NA} = 8 \text{ kg}$$

$$H_{NC} = 5 \text{ kg}$$

$$H_{NG} = 3 \text{ kg}$$

$$H_{AC} = 4 \text{ kg}$$

$$H_{AG} = 2 \text{ kg}$$

$$H_{CG} = 1 \text{ kg}$$

Composições Raciais

Raça do Macho				x	Raça da Fêmea			
i					j			
1	2	3	4		1	2	3	4
N	A	C	G		N	A	C	G
0,50	0,50	0,00	0,00		0,25	0,00	0,25	0,50

Heteroses do F<sub>1</sub>

$H_{11}(F_1) = H_{NN} = 0,0$	$H_{21}(F_1) = H_{AN} = 8,0$	$H_{31}(F_1) = H_{CN} = 5,0$	$H_{41}(F_1) = H_{GN} = 3,0$
$H_{12}(F_1) = H_{NA} = 8,0$	$H_{22}(F_1) = H_{AA} = 0,0$	$H_{32}(F_1) = H_{CA} = 4,0$	$H_{42}(F_1) = H_{GA} = 2,0$
$H_{13}(F_1) = H_{NC} = 5,0$	$H_{23}(F_1) = H_{AC} = 4,0$	$H_{33}(F_1) = H_{CC} = 0,0$	$H_{43}(F_1) = H_{GC} = 1,0$
$H_{14}(F_1) = H_{NG} = 3,0$	$H_{24}(F_1) = H_{AG} = 2,0$	$H_{34}(F_1) = H_{CG} = 1,0$	$H_{44}(F_1) = H_{GG} = 0,0$

**Equação**

$$H_0 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n r_i r_j H_{ij} F_1$$

$i$  (machos) = 1, 2, 3, 4 ;  $j$  (fêmeas) = 1, 2, 3, 4

---


$$\begin{aligned}
 H_0 = & r_1 \times r_1 = 0,50 \times 0,25 (0,00) = 0,000 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_1 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 (8,00) = 0,000 \times 8,00 = 0,000 + \\
 & r_1 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 (5,00) = 0,125 \times 5,00 = 0,625 + \\
 & r_1 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 (3,00) = 0,250 \times 3,00 = 0,750 + \\
 & r_2 \times r_1 = 0,50 \times 0,25 (8,00) = 0,125 \times 8,00 = 1,000 + \\
 & r_2 \times r_2 = 0,50 \times 0,00 (0,00) = 0,125 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_2 \times r_3 = 0,50 \times 0,25 (4,00) = 0,125 \times 4,00 = 0,500 + \\
 & r_2 \times r_4 = 0,50 \times 0,50 (2,00) = 0,250 \times 2,00 = 0,500 + \\
 & r_3 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 (5,00) = 0,000 \times 5,00 = 0,000 + \\
 & r_3 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 (4,00) = 0,000 \times 4,00 = 0,000 + \\
 & r_3 \times r_3 = 0,00 \times 0,25 (0,00) = 0,000 \times 0,00 = 0,000 + \\
 & r_3 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 (1,00) = 0,000 \times 1,00 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_1 = 0,00 \times 0,25 (3,00) = 0,000 \times 3,00 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_2 = 0,00 \times 0,00 (2,00) = 0,000 \times 2,00 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_3 = 0,00 \times 0,25 (1,00) = 0,000 \times 1,00 = 0,000 + \\
 & r_4 \times r_4 = 0,00 \times 0,50 (0,00) = 0,000 \times 0,00 = 0,000 = \mathbf{3,375kg}
 \end{aligned}$$

*Interpretação*

Espera-se que a média dos produtos (progênie) resultantes do cruzamento acima especificado seja 3,375 kg superior à média de todas os produtos (progênie) das raças parentais envolvidas no cruzamento.

*Heterose Esperada*

Equação Completa - Usando a Forma Simples e assumindo  $H_{F_1}$  da Tabela Abaixo

$H_{NA} = 8 \text{ kg}$	$H_{NC} = 5 \text{ kg}$	$H_{NG} = 3 \text{ kg}$
$H_{AC} = 4 \text{ kg}$	$H_{AG} = 2 \text{ kg}$	$H_{CG} = 1 \text{ kg}$

Heterose do  $F_1$

$H_{11}(F_1) = H_{NN} = 0,0$	$H_{21}(F_1) = H_{AN} = \mathbf{8,0}$	$H_{31}(F_1) = H_{CN} = 5,0$	$H_{41}(F_1) = H_{GN} = \mathbf{3,0}$
$H_{12}(F_1) = H_{NA} = \mathbf{8,0}$	$H_{22}(F_1) = H_{AA} = 0,0$	$H_{32}(F_1) = H_{CA} = \mathbf{4,0}$	$H_{42}(F_1) = H_{GA} = 2,0$
$H_{13}(F_1) = H_{NC} = 5,0$	$H_{23}(F_1) = H_{AC} = \mathbf{4,0}$	$H_{33}(F_1) = H_{CC} = 0,0$	$H_{43}(F_1) = H_{GC} = \mathbf{1,0}$
$H_{14}(F_1) = H_{NG} = \mathbf{3,0}$	$H_{24}(F_1) = H_{AG} = 2,0$	$H_{34}(F_1) = H_{CG} = \mathbf{1,0}$	$H_{44}(F_1) = H_{GG} = 0,0$

Heterose Esperada - Acasalamentos e Heterose Produzida

Touros	Vacas			
	N (0,25)	A (0,00)	C (0,25)	G (0,50)
N (0,50)	<b>NN</b> (0,125)[0,00]	NA (0,000)[8,00]	NC (0,125)[5,00]	NG (0,250)[3,00]
A (0,50)	AN (0,125)[8,00]	<b>AA</b> <b>(0,000)[0,00]</b>	AC (0,125)[4,00]	AG (0,250)[2,00]
C (0,00)	CN (0,000)[5,00]	CA (0,000)[4,00]	<b>CC</b> <b>(0,000)[0,00]</b>	CG (0,000)[1,00]
G (0,0)	GN (0,000)[3,00]	GA (0,000)[2,00]	GC (0,000)[1,00]	<b>GG</b> <b>(0,000)[0,00]</b>

*Cálculo da Heterose*

**$H_0$  = Soma de Todos os Produtos da Heterozigose Pelo Seu  $H_{FI}$**

$$H_0 = [0,125 \times 5,00 + 0,250 \times 3,00 + 0,125 \times 8,00 + 0,125 \times 4,00 + 0,250 \times 2,00] \rightarrow$$

$$H_0 = 3,375kg$$



## Estimação dos Parâmetros Genéticos Relacionados Com os Cruzamentos

Os parâmetros genéticos dos cruzamentos são:

1. Efeito genético direto da raça ( $g_0$ )
2. Efeito genético materno da raça ( $g_m$ )
3. Heterose direta ( $H_0$ )
4. Heterose materna ( $H_m$ )
5. Efeito de recombinação gênica ( $r_0$ )

Foi mencionado anteriormente (página 52) que para a estimação dos parâmetros genéticos dos cruzamentos deve-se utilizar um delineamento experimental próprio conhecido como *cruzamento em dialelo*, no qual os machos de uma raça são acasalados com fêmeas de todas as raças envolvidas e vice-versa. O cruzamento em dialelo tem a forma abaixo:

### Cruzamento em Dialelo Com Três Raças (Delineamento)

Raça dos Machos	Raça das Fêmeas			Média das Progênes dos Machos
	A	B	C	
A	AA	AB	AC	$X_A$
B	BA	BB	BC	$X_B$
C	CA	CB	CC	$X_C$
Média das Progên das Fêmeas	$X_{.A}$	$X_{.B}$	$X_{.C}$	Média Geral ( $X_{..}$ )

As letras AB, AC etc. na tabela acima representam as médias das progênes resultantes dos cruzamentos. As letras AA, BB e CC representam as médias das progênes das raças parentais envolvidas no cruzamento.

Para estimação dos parâmetros usam-se modelos genéticos específicos representando os cruzamentos e algumas operações matemáticas simples.

#### Modelo Genético

##### a) Raças Parentais Envolvidas no Cruzamento

$$\text{Macho A x Fêmea A} = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^A + g_m^A = \mu + g_0^A + g_m^A$$

$$\text{Macho B x Fêmea B} = \mu + \frac{1}{2}g_0^B + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B = \mu + g_0^B + g_m^B$$

##### Termos do Modelo

$\mu$  = média geral da população

$g_0^A$  ( $g_0^B$ ) = efeito genético direto da raça A (B)

$g_m^A$  ( $g_m^B$ ) = efeito genético materno da raça A (B)

### **Modelo Genético no Cruzamento Entre Duas Raças**

---

$$\text{Macho } A \times \text{Fêmea } B = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{AB}$$

$$\text{Macho } B \times \text{Fêmea } A = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^A + H_0^{AB}$$

$H_0^{AB}$  = heterose individual (direta) resultante do cruzamento entre as raças A e B

### **Modelo Genético no Cruzamento Envolvendo Fêmea Cruzada**

$$C (A \times B) = \frac{1}{2}g_0^C + \frac{1}{4}g_0^A + \frac{1}{4}g_0^B + \frac{1}{2}g_m^A + \frac{1}{2}g_m^B + \frac{1}{2}H_0^{CA} + \frac{1}{2}H_0^{CB} + H_m^{AB} + \frac{1}{4}r_0^{AB}$$

$H_m^{AB}$  = heterose materna resultante do cruzamento entre as raças A e B. É a heterose expressa pelo acasalamento envolvendo a fêmea cruzada

$r_0^{AB}$  = efeito da recombinação gênica entre as raças A e B

*Estimação do Efeito Genético Direto da Raça Com Base no Resultado do Cruzamento em Dialelo*

### **Modelos Genéticos**

---

#### **Diferença Entre as Progênes das Raças Parentais**

$$\sigma A \times \varphi A = \mu + g_0^A + g_m^A$$

$$\sigma B \times \varphi B = \mu + g_0^B + g_m^B$$

$$\mu_{AA} - \mu_{BB} = g_0^A + g_m^A - g_0^B - g_m^B$$

#### **Diferença Entre as Progênes Cruzadas**

$$\sigma A \times \varphi B = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{AB}$$

$$\sigma B \times \varphi A = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^A + H_0^{AB}$$

$$\mu_{AB} - \mu_{BA} = -g_m^A + g_m^B$$

#### **Soma das Diferenças**

$$\mu_{AA} - \mu_{BB} = g_0^A + g_m^A - g_0^B - g_m^B$$

$$\mu_{AB} - \mu_{BA} = -g_m^A + g_m^B$$

$$(\mu_{AA} - \mu_{BB}) + (\mu_{AB} - \mu_{BA}) = g_0^A + 0 - g_0^B + 0$$

*Estimação do Efeito Genético Direto da Raça*

***Efeito Genético Direto da Raça***

*Então,*

$$(\mu_{AA} - \mu_{BB}) + (\mu_{AB} - \mu_{BA}) = g_0^A - g_0^B$$

*Mas,*  $g_0^B = -g_0^A \rightarrow (\mu_{AA} - \mu_{BB}) + (\mu_{AB} - \mu_{BA}) = g_0^A - (-g_0^A) = 2g_0^A \rightarrow$

$$g_0^A = \frac{(\mu_{AA} - \mu_{BB}) + (\mu_{AB} - \mu_{BA})}{2}$$

*Ou ainda,*

$$g_0^A = \frac{1}{2}(\mu_{AA} - \mu_{BB}) + \frac{1}{2}(\mu_{AB} - \mu_{BA})$$

De acordo com a equação acima, o efeito genético direto da raça é igual à média das diferenças entre as raças parentais e entre os cruzamentos recíprocos, ou ainda, é a soma da metade da diferença entre as raças parentais com a metade da diferença entre os cruzamentos recíprocos.

Exemplo de Estimação do Efeito Genético Direto Com Base no Resultado do Cruzamento em Dialelo Envolvendo as Raças Senepol (S), Nelore (N) e Angus (A)

Peso à Desmama (kg) - Cruzamento em Dialelo

Raça dos Machos	Raça das Fêmeas			Média da Progenie dos Machos
	S	N	A	
S	(SS) <b>210,0</b>	(SN) <b>250,0</b>	(SA) <b>185,0</b>	215,0
N	(NS) <b>185,0</b>	(NN) <b>170,0</b>	(NA) <b>185,0</b>	180,0
A	(AS) <b>160,0</b>	(AN) <b>165,0</b>	(AA) <b>155,0</b>	160,0
Média da Prog das Fêmeas	185,0	195,0	175,0	185,0

***Equação para a Estimação do Efeito Genético Direto da Raça***

$$g_0^A = \frac{1}{2}(\mu_{AA} - \mu_{BB}) + \frac{1}{2}(\mu_{AB} - \mu_{BA})$$

***No Cruzamento Senepol x Nelore:***

$$g_0^S = \frac{1}{2}(\mu_{SS} - \mu_{NN}) + \frac{1}{2}(\mu_{SN} - \mu_{NS})$$

$$g_0^S = \frac{1}{2}(210 - 170) + \frac{1}{2}(250 - 185) = \frac{1}{2}(40) + \frac{1}{2}(65) = 52,5 \text{ kg}$$

***No Cruzamento Senepol x Angus:***

$$g_0^S = \frac{1}{2}(\mu_{SS} - \mu_{AA}) + \frac{1}{2}(\mu_{SA} - \mu_{AS})$$

$$g_0^S = \frac{1}{2}(210 - 155) + \frac{1}{2}(250 - 160) = \frac{1}{2}(55) + \frac{1}{2}(15) = 35,0 \text{ kg}$$

Notar, no resultado acima, que o efeito genético da raça Senepol não foi o mesmo nos dois cruzamentos (Senepol x Nelore e Senepol x Angus), ou seja, o efeito genético da raça é específico para cada cruzamento.

*Efeito Genético Materno da Raça*

***Modelos Genéticos***

$$\sigma A \times \varphi A = \mu + g_0^A + g_m^A$$

$$\sigma B \times \varphi B = \mu + g_0^B + g_m^B$$

$$\mu_{AA} - \mu_{BB} = g_0^A + g_m^A - g_0^B - g_m^B$$

$$\sigma B \times \varphi A = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^A + H_0^{AB}$$

$$\sigma A \times \varphi B = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{AB}$$

$$\mu_{BA} - \mu_{AB} = g_m^A - g_m^B$$

Mas,  $g_m^B = -g_m^A \rightarrow (\mu_{BA} - \mu_{AB}) = g_m^A - (-g_m^A) = 2g_m^A \rightarrow$

$$g_m^A = \frac{\mu_{BA} - \mu_{AB}}{2} = \frac{1}{2}(\mu_{BA} - \mu_{AB})$$

## Efeito Genético Materno da Raça - Conclusão Final

*De acordo com a expressão final da página anterior, conclui-se que o efeito genético materno da raça é igual à metade da diferença entre as médias dos cruzamentos recíprocos [  $g_m^A = F_1(BA) - F_1(AB)$  ]*

Exemplo de Estimação do Efeito Genético Materno com Base no Cruzamento em Dialelo Envolvendo as Raças Senepol (S), Nelore (N) e Angus (A)

Peso à Desmama (kg) - Cruzamento em Dialelo

Raça dos Machos	Raça das Fêmeas			Média da Progenie dos Machos
	S	N	A	
S	(SS) 210,0	(SN) 250,0	(SA) 185,0	215,0
N	(NS) 185,0	(NN) 170,0	(NA) 185,0	180,0
A	(AS) 160,0	(AN) 165,0	(AA) 155,0	160,0
Média da Prog das Fêmeas	185,0	195,0	175,0	185,0

Estimação do Efeito Materno das raças Senepol e Nelore

### ***Equação para a Estimação do Efeito Genético Materno da Raça***

$$g_m^A = \frac{1}{2}(\mu_{BA} - \mu_{AB})$$

***No Cruzamento Senepol x Nelore:***

$$g_m^S = \frac{1}{2}(\mu_{NS} - \mu_{SN})$$

$$g_m^S = \frac{1}{2}(185 - 250) = \frac{1}{2}(-65) = -32,5$$

$$g_m^N = \frac{1}{2}(\mu_{SN} - \mu_{NS}) = \frac{1}{2}(250 - 185) = \frac{1}{2}(+65) = +32,5$$

***Observar:***

- Na equação, a raça materna (cruzamento recíproco) vem em primeiro lugar, no do parênteses*
- No mesmo cruzamento,  $g_m^N = -g_m^S$*

**Equação para a Estimação do Efeito Genético Materno da Raça**

$$g_m^A = \frac{1}{2}(\mu_{BA} - \mu_{AB})$$

**No Cruzamento Senepol x Angus:**

$$g_m^S = \frac{1}{2}(\mu_{AS} - \mu_{SA})$$

$$g_m^S = \frac{1}{2}(160 - 185) = \frac{1}{2}(-25) = -12,5$$

$$g_m^A = \frac{1}{2}(\mu_{SA} - \mu_{AS}) = \frac{1}{2}(185 - 160) = \frac{1}{2}(+25) = +12,5$$

**Observar:**

1. Na equação, a raça materna (cruzamento recíproco) vem em primeiro lugar, no do parênteses

2. No mesmo cruzamento,  $g_m^A = -g_m^S \rightarrow g_m^A + g_m^S = 0$

**Estimação da Heterose Direta**

**Modelos Genéticos - Estabelecimento da equação**

**Efeitos e Suas Somas:**

**1. Acasalamentos entre Raças Parentais**

$$\sigma A \times \varphi A = \mu + g_0^A + g_m^A$$

$$\sigma B \times \varphi B = \mu + g_0^B + g_m^B$$

$$\mu_{AA} + \mu_{BB} = 2\mu + g_0^A + g_m^A + g_0^B + g_m^B$$

**2. Cruzamentos direto e recíproco**

$$\sigma A \times \varphi B = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{AB}$$

$$\sigma B \times \varphi A = \mu + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^A + H_0^{AB}$$

$$\mu_{AB} + \mu_{BA} = 2\mu + g_0^A + g_0^B + g_m^A + g_m^B + 2H_0^{AB}$$

**Estabelecimento da Equação**

**Diferença Entre as Somas dos Efeitos**

$$\mu_{AB} + \mu_{BA} = 2\mu + g_0^A + g_m^A + g_0^B + g_m^B + 2H_0^{AB} \quad (\text{Cruzamentos})$$

$$\mu_{AA} + \mu_{BB} = 2\mu + g_0^A + g_m^A + g_0^B + g_m^B \quad (\text{Raças parentais})$$

$$(\mu_{AB} + \mu_{BA}) - (\mu_{AA} + \mu_{BB}) = 0 + 0 + 0 + 0 + 0 + 2H_0^{AB} \rightarrow$$

$$2H_0^{AB} = (\mu_{AB} + \mu_{BA}) - (\mu_{AA} + \mu_{BB}) \rightarrow H_0^{AB} = \frac{(\mu_{AB} + \mu_{BA}) - (\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}$$

Ou ainda,

$$H_0^{AB} = \frac{(\mu_{AB} + \mu_{BA})}{2} - \frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}$$

Equação da Heterose Direta Baseada na Definição

**Equação Para a Estimação da Heterose Direta**

$$H_0^{AB} = \frac{(\mu_{AB} + \mu_{BA})}{2} - \frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}$$

Mas,

$$\frac{(\mu_{AB} + \mu_{BA})}{2} = \text{média das progênies cruzadas } (\bar{X}_{F_1})$$

$$\frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2} = \text{média das progênies das raças parentais } (\bar{X}_P)$$

E, assim, portanto,

$$H_0 = \bar{X}_{F_1} - \bar{X}_P$$

Ou seja,

A heterose direta é igual à diferença entre a média das progênies cruzadas ( $\bar{X}_{F_1}$ ) e a média das progênies das raças parentais ( $\bar{X}_P$ )

Exemplo de Estimação da Heterose Direta Com Base nos Resultados do Cruzamento em Dialelo Envolvendo as Raças Senepol (S), Nelore (N) e Angus (A)

Peso à Desmama (kg) - Cruzamento em Dialelo

Raça dos Machos	Raça das Fêmeas			Média das Progênie dos Machos
	S	N	A	
S	(SS) 210,0	(SN) 250,0	(SA) 185,0	215,0
N	(NS) 185,0	(NN) 170,0	(NA) 185,0	180,0
A	(AS) 160,0	(AN) 165,0	(AA) 155,0	160,0
Média das Prog das Fêmeas	185,0	195,0	175,0	185,0

Estimação da Heterose Direta

**Equação Para a Estimação da Heterose Direta**

$$H_0^{AB} = \frac{1}{2}(\mu_{AB} + \mu_{BA}) - \frac{1}{2}(\mu_{AA} + \mu_{BB})$$

**No Cruzamento Senepol (S) x Nelore (N):**

$$H_0^{SN} = \frac{1}{2}(\mu_{SN} + \mu_{NS}) - \frac{1}{2}(\mu_{SS} + \mu_{NN})$$

$$H_0^{SN} = \frac{1}{2}(250,0 + 185,0) - \frac{1}{2}(210,0 + 170,0) = \frac{1}{2}(435,0) - \frac{1}{2}(380,0) \rightarrow$$

$$H_0^{SN} = 27,5kg$$

**No Cruzamento Senepol (S) x Angus (A):**

$$H_0^{SA} = \frac{1}{2}(\mu_{SA} + \mu_{AS}) - \frac{1}{2}(\mu_{SS} + \mu_{AA})$$

$$H_0^{SA} = \frac{1}{2}(185,0 + 160,0) - \frac{1}{2}(210,0 + 155,0) = \frac{1}{2}(345,0) - \frac{1}{2}(365,0) \rightarrow$$

$$H_0^{SA} = -10,0kg$$



**Equação Para a Estimação da Heterose Direta**

$$H_0 = \bar{X}_{F_1} - \bar{X}_P$$

---

**No Cruzamento Senepol (S) x Nelore (N):**

$$\bar{X}_{F_1} = \frac{1}{2}(250,0 + 185,0) = 217,5kg$$

$$\bar{X}_P = \frac{1}{2}(210,0 + 170,0) = 190,0kg$$

$$H_0^{SN} = 217,5 - 190,0 = 27,5kg$$

**No Cruzamento Senepol (S) x Angus (A):**

$$\bar{X}_{F_1} = \frac{1}{2}(185,0 + 160,0) = 172,5kg$$

$$\bar{X}_P = \frac{1}{2}(210,0 + 155,0) = 182,5kg$$

$$H_0^{SA} = 172,5 - 182,5 = -10,0kg$$

*Porcentagem de Heterose*

$$\% H_0^{AB}$$

---

Porcentagem de Heterose ( $\% H_0^{AB}$ ) é o valor percentual da heterose em relação à média das raças parentais ( $\bar{X}_P$ )

$$\% H_0^{AB} = \frac{H_0^{AB}}{\bar{X}_P} * 100$$

$$\bar{X}_P = \frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2} \rightarrow$$

$$\%H_0^{AB} = \frac{H_0^{AB}}{\frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}} * 100$$

Exemplo da Estimação da Porcentagem de Heterose Com Base nos Resultados do Cruzamento em Dialelo envolvendo as Raças Senepol (S), Nelore (N) e Angus (A)

***Equação Para a Estimação da Porcentagem de Heterose***

$$\%H_0^{AB} = \frac{H_0^{AB}}{\frac{(\mu_{AA} + \mu_{BB})}{2}} * 100$$

---

***No Cruzamento Senepol (S) x Nelore (N):***

$$\% H_0^{SN} = \frac{H_0^{SN}}{\frac{(\mu_{SS} + \mu_{NN})}{2}} * 100$$

$$\% H_0^{SN} = \frac{27,5}{\frac{380,0}{2}} * 100 = 14,5\%$$

***Interpretação***

*A média das progênes cruzadas ( $\bar{X}_{F_1}$ ) é 14,5% superior à média das progênes das raças parentais.*

***No Cruzamento Senepol (S) x Angus (A):***

$$\% H_0^{SA} = \frac{H_0^{SA}}{\frac{(\mu_{SS} + \mu_{AA})}{2}} * 100$$

$$\% H_0^{SA} = \frac{-10,0}{\frac{365,0}{2}} * 100 = -5,5\%$$

***Interpretação***

*A média das progênes cruzadas ( $\bar{X}_{F_1}$ ) é 5,5% inferior à média das progênes das raças parentais.*

*Heterose negativa pode ser um assunto sujeito a discussões.*

## Heterose Materna

Pode ser definida como o efeito genético que as mães cruzadas produzem no desempenho da progênie em relação ao mesmo efeito que é produzido pelas mães de raças parentais.

### Estimação da Heterose Materna

Para estimar a heterose materna, as fêmeas das raças parentais e as fêmeas da geração  $F_1$  devem ser acasaladas com machos de uma outra raça. A raça do macho a ser utilizada no acasalamento com as fêmeas  $F_1$  não pode ter participado da 1ª fase do Cruzamento em Dialelo.

A estimativa da heterose materna é feita então com base no desempenho das progênies oriundas das mães cruzadas ( $F_1$ ) e das progênies oriundas das mães das raças parentais.

Por exemplo, para as raças **A**, **B** e **C** e os seus  $F_1$  [ $F_1$  (AB),  $F_1$  (AC) e  $F_1$  (BC)], quando acasalados com a raça **D**, tem-se:

Fêmeas da 1ª Fase do Dialelo	Machos da Raça D	
	Progênie	
AA	DAA	
BB	DBB	
CC	DCC	
AB	DAB	
AC	DAC	
BA	DBA	
BC	DBC	
CA	DCA	
CB	DCB	

### Delineamento Para o Cálculo da Heterose Materna

Raça dos Machos	Cruzamento em Dialelo - 1ª Fase			Média das Progênies dos Machos
	Raça das Fêmeas			
	A	B	C	
A	<b>AA</b>	AB	AC	$X_A$
B	BA	<b>BB</b>	BC	$X_B$
C	CA	CB	<b>CC</b>	$X_C$
Média das Prog das Fêmeas	$X_{.A}$	$X_{.B}$	$X_{.C}$	Geral ( $X_{..}$ )

Fêmeas da 1ª Fase do Dialelo*	Machos de Outra Raça (D)**	
	Progênie	Média
AA	DAA	$X_{DAA}$
BB	DBB	$X_{DBB}$
CC	DCC	$X_{DCC}$
AB	DAB	$X_{DAB}$
AC	DAC	$X_{DAC}$
BA	DBA	$X_{DBA}$
BC	DBC	$X_{DBC}$
CA	DCA	$X_{DCA}$
CB	DCB	$X_{DCB}$

\* Raças Parentais e F<sub>1</sub>    \*\* Raça Não Incluída na 1ª Fase do Dialelo

Desenvolvimento da Equação Para o Cálculo da Heterose Materna

**Modelos Genéticos - Estabelecimento da Equação da Heterose Materna**

**Efeitos e Suas Somas:**

**Acasalamento de Machos da Raça D com Fêmeas das Raças Parentais**

$$\begin{aligned} \sigma^2 D \times \varphi A &= \mu + \frac{1}{2}g_0^D + \frac{1}{2}g_0^A + g_m^A + H_0^{DA} \\ \sigma^2 D \times \varphi B &= \mu + \frac{1}{2}g_0^D + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{DB} \\ \mu_{DA} + \mu_{DB} &= 2\mu + g_0^D + \frac{1}{2}g_0^A + g_m^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{DA} + H_0^{DB} \end{aligned}$$

**Acasalamento de Machos da Raça D com Fêmeas F<sub>1</sub>**

Assumindo que os efeitos de recombinação são nulos,

$$\begin{aligned} \sigma^2 D \times \varphi(A \times B) &= \mu + \frac{1}{2}g_0^D + \frac{1}{4}g_0^A + \frac{1}{4}g_0^B + \frac{1}{2}g_m^A + \frac{1}{2}g_m^B + \frac{1}{2}H_0^{DA} + \frac{1}{2}H_0^{DB} + H_m^{AB} \\ \sigma^2 D \times \varphi(B \times A) &= \mu + \frac{1}{2}g_0^D + \frac{1}{4}g_0^A + \frac{1}{4}g_0^B + \frac{1}{2}g_m^A + \frac{1}{2}g_m^B + \frac{1}{2}H_0^{DA} + \frac{1}{2}H_0^{DB} + H_m^{AB} \\ \mu_{DAB} + \mu_{DBA} &= 2\mu + g_0^D + \frac{1}{2}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^A + g_m^B + H_0^{DA} + H_0^{DB} + 2H_m^{AB} \end{aligned}$$

**Diferença Entre as Somas**

$$\begin{aligned} \mu_{DA} + \mu_{DB} &= 2\mu + g_0^D + \frac{1}{2}g_0^A + g_m^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{DA} + H_0^{DB} \\ \mu_{DAB} + \mu_{DBA} &= 2\mu + g_0^D + \frac{1}{2}g_0^A + g_m^A + \frac{1}{2}g_0^B + g_m^B + H_0^{DA} + H_0^{DB} + 2H_m^{AB} \\ (\mu_{DAB} + \mu_{DBA}) - (\mu_{DA} + \mu_{DB}) &= 2H_m^{AB} \end{aligned}$$

## Equação da Heterose Materna

### Estabelecimento da Equação

$$(\mu_{DAB} + \mu_{DBA}) - (\mu_{DA} + \mu_{DB}) = 2H_m^{AB} \quad \rightarrow \quad 2H_m^{AB} = (\mu_{DAB} + \mu_{DBA}) - (\mu_{DA} + \mu_{DB}) \quad \rightarrow$$

$$H_m^{AB} = \frac{(\mu_{DAB} + \mu_{DBA}) - (\mu_{DA} + \mu_{DB})}{2}$$

Ou Ainda

$$H_m^{AB} = \frac{(\mu_{DAB} + \mu_{DBA})}{2} - \frac{(\mu_{DA} + \mu_{DB})}{2}$$

Mas,

$$\frac{(\mu_{DAB} + \mu_{DBA})}{2} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE}(\text{das Mães } F_1)} \quad e \quad \frac{(\mu_{DA} + \mu_{DB})}{2} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE}(\text{das Mães Parentais})}$$

Ou seja,

$$H_m^{AB} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE}(\text{das Mães } F_1)} - \bar{X}_{\text{PROGÊNIE}(\text{das Mães Parentais})}$$

Portanto, a heterose materna é igual à diferença entre a média das progênies oriundas das mães cruzadas ( $F_1$ ) e a média das progênies oriundas das mães que são das raças parentais.

Exemplo de Estimação da Heterose Materna Com Base nos Resultados do Cruzamento em Dialelo Envolvendo as Raças Senepol (S), Nelore (N) e Angus (A)

Resultado da 1ª Fase do Cruzamento em Dialelo

Raça dos Machos	Raça das Fêmeas			Média da Progênie dos Machos
	S	N	A	
S	(SS)	(SN)	(SA)	215,0
	<b>210,0</b>	250,0	185,0	
N	(NS)	(NN)	(NA)	180,0
	185,0	<b>170,0</b>	185,0	
A	(AS)	(AN)	(AA)	160,0
	160,0	165,0	<b>155,0</b>	
Méda da Prog das Fêmeas	185,0	195,0	175,0	185,0

Heterose Materna

Resultado da 2ª Fase do Cruzamento em Dialelo

Fêmeas da 1ª Fase do Dialelo	Machos da Raça Charolesa (C)	
	Progênie	Média
SS	CSS	200
NN	CNN	190
AA	CAA	170
SN	CSN	210
SA	CSA	185
NS	CNS	195
AS	CAS	220
NA	CNA	165
AN	CAN	215

Cálculo da Heterose Materna nos Cruzamentos Senepol (S) x Nelore (N) e Senepol (S) x Angus (A)

**Equação Geral da Heterose Materna**

$$H_m^{AB} = \frac{(\mu_{DAB} + \mu_{DBA})}{2} - \frac{(\mu_{DA} + \mu_{DB})}{2}$$

**No Cruzamento Senepol (S) x Nelore (N):**

$$H_m^{SN} = \frac{(\mu_{CSN} + \mu_{CNS})}{2} - \frac{(\mu_{CSS} + \mu_{CNN})}{2} = \frac{(210,0 + 195,0)}{2} - \frac{(200,0 + 190,0)}{2} = 7,5 \text{ kg}$$

**Interpretação:** As mães cruzadas Senepol x Nelore produzem progênie com média 7,5 kg superior às que são produzidas pelas mães das raças parentais (média de Senepol e Nelore).

**No Cruzamento Senepol (S) x Angus (A):**

$$H_m^{SA} = \frac{(\mu_{CSA} + \mu_{CAS})}{2} - \frac{(\mu_{CSS} + \mu_{CAA})}{2} = \frac{(185,0 + 220,0)}{2} - \frac{(200,0 + 170,0)}{2} = 17,5 \text{ kg}$$

**Interpretação:** As mães cruzadas Senepol x Angus produzem progênie com média 17,5 kg superior às que são produzidas pelas mães das raças parentais (média de Senepol e Angus).

## Cálculo da Heterose Materna Usando a Definição

### *Equação da Heterose Materna - Usando a Definição*

$$H_m^{AB} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães } F_1)} - \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães Parentais)}}$$

#### *No Cruzamento Senepol (S) x Nelore (N):*

$$\bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães } F_1 \text{ SN)}} = \frac{(\mu_{\text{CSN}} + \mu_{\text{CNS}})}{2} = \frac{(210,0 + 195,0)}{2} = 202,5 \text{ kg}$$

$$\bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães Parentais S e N)}} = \frac{(\mu_{\text{CSS}} + \mu_{\text{CNN}})}{2} = \frac{(200,0 + 190,0)}{2} = 195,0 \text{ kg}$$

$$H_m^{SN} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães } F_1 \text{ SN)}} - \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães Parentais S e N)}} = 202,5 - 195,0 = 7,5 \text{ kg}$$

#### *No Cruzamento Senepol (S) x Angus (A):*

$$\bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães } F_1 \text{ SA)}} = \frac{(\mu_{\text{CSA}} + \mu_{\text{CAS}})}{2} = \frac{(185,0 + 220,0)}{2} = 202,5 \text{ kg}$$

$$\bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães Parentais S e A)}} = \frac{(\mu_{\text{CSS}} + \mu_{\text{CAA}})}{2} = \frac{(200,0 + 170,0)}{2} = 185,0 \text{ kg}$$

$$H_m^{SA} = \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães } F_1 \text{ SA)}} - \bar{X}_{\text{PROGÊNIE (Das Mães Parentais S e A)}} = 202,5 - 185,0 = 17,5 \text{ kg}$$

## Heterose na Geração $F_2$

Cruzamento	Raças Parentais		Frequência de Combinações na Progênie	PCC ( $H_{Tz}$ )	
	Macho	Fêmea			
1	$F_1$ A x B	A	B	100 % <b>AB</b>	100 %
2	A x (A x B)	A	AB	50 % <b>AB</b> + 50 % AA	50 %
3	C x (A x B)	C	AB	50 % <b>CA</b> + 50 % <b>CB</b>	100 %
4	$F_2$ A x B	AB	AB	25 % AA + 25 % <b>AB</b> + 25 % <b>BA</b> + 25 % BB	50 %
5	(A x B) x (B x C)	AB	BC	25 % <b>AB</b> + 25 % <b>AC</b> + 25 % BB + 25 % <b>BC</b>	75 %

Observa-se, na Tabela acima, que a heterozigose do  $F_2$  é igual 50% =  $\frac{1}{2} F_1$ . Sendo a heterose proporcional à heterozigose,  $H_{F_2} = \frac{1}{2} H_{F_1}$  (como demonstrado na página 47).

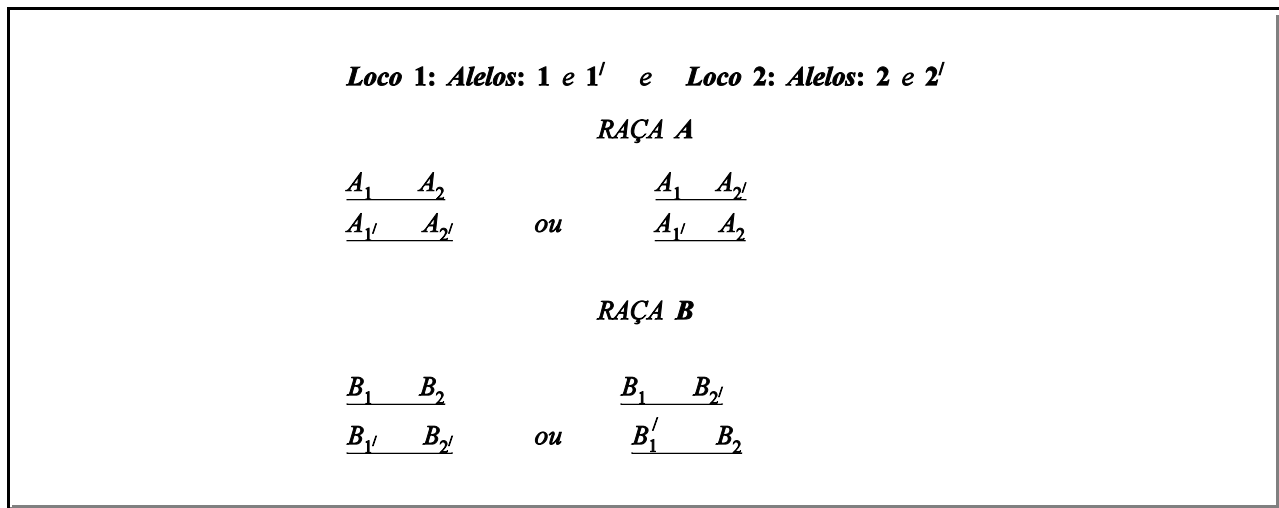
## Recombinação Gênica

A endogamia e a seleção que ocorreram ao longo do período de formação de cada raça envolveram, muito provavelmente, combinações de genes do mesmo cromossomo devido ao seu efeito epistático. Essas combinações permanecem intactas na geração  $F_1$  porque todos os genes em cada cromossomo são de uma única raça. Mas se os animais cruzados forem retidos para a reprodução, ocorre recombinação entre cromossomos homólogos e os gametas destes animais podem conter genes das raças parentais.

Essa recombinação entre genes nos gametas dos animais cruzados resulta, na progênie, em combinações epistáticas diferentes das que existiam em qualquer das raças parentais, produzindo efeito epistático no desempenho. Essa mudança, devida à recombinação, é chamada de efeito de recombinação.

Os efeitos de recombinação devem ser, em princípio, negativos. Esse efeito negativo se deve ao fato de que a seleção e a endogamia fixam locos nos quais os efeitos epistáticos no desempenho são positivos. Se esses efeitos epistáticos positivos são revertidos, fala-se, então, em perdas por recombinação. É, no entanto, possível que a recombinação possa criar combinações de genes com efeitos epistáticos positivos. Assim, o efeito da recombinação não é necessariamente negativo.

Para ilustrar a recombinação, considerem-se dois locos no mesmo cromossomo, denotados por 1 e 2. Os genes em cada loco no cromossomo da raça **A** serão  $A_1$  e  $A_2$  (**A** é simplesmente a raça e 1 e 2, os locos). Os genes em cada loco no cromossomo da raça **B** serão  $B_1$  e  $B_2$ . Os alelos de cada cromossomo serão representados por ( $'$ ).  $A_1'$  é o alelo de  $A_1$  e assim por diante.



Todos os conceitos apresentados neste capítulo foram adaptados de Jonhson (1993).

### Efeitos da Recombinação nos Cruzamentos

#### Efeito no $F_1$ de **A** x **B**

A raça **A** pode transmitir 4 diferentes combinações cromossômicas, da mesma forma que a raça **B**. O  $F_1$  conterà um cromossomo de cada raça e os genes em cada cromossomo serão combinações encontradas unicamente nas raças parentais.



Por exemplo, o F<sub>1</sub> pode ser:

$\frac{A_1}{B_1} \quad \frac{A_2}{B_2}$	$\frac{A_1}{B_1} \quad \frac{A_2'}{B_2}$	$\frac{A_1'}{B_1} \quad \frac{A_2'}{B_2}$
---	--	---

Além destas três, podem existir mais 13 combinações diferentes. Cada cromossomo no F<sub>1</sub> conterà, no entanto, 2 genes de **A** ou 2 genes de **B**. Não há recombinação que resulte em genes de **A** e de **B** no mesmo cromossomo.

### Efeito no Retrocruzamento

A recombinação ocorre na progênie que tem um ou dois pais cruzados. No retrocruzamento, um dos pais é um F<sub>1</sub> e o outro, de uma das duas raças parentais. Por exemplo, **A** x (**AB**). Para determinar a recombinação, tem-se que calcular a proporção de cromossomos recombinantes na progênie. O retrocruzamento pode ser representado como:

$\frac{A_1}{A_1'} \quad \frac{A_2}{A_2'}$	$x$	$\frac{A_1}{B_1} \quad \frac{A_2}{B_2}$
---	-----	---

Várias outras combinações cromossômicas podem existir no F<sub>1</sub> e na raça Parental. Na verdade, mais 15 combinações. Todas no entanto, conterão dois genes de **A** (A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, A<sub>1</sub>', A<sub>2</sub>' etc) em um cromossomo e dois genes de **B** em outro. Na recombinação interessa apenas a proporção de cromossomos que têm um gene de **A** e um gene de **B** no mesmo cromossomo, porque estas combinações não ocorrem em nenhuma das raças parentais.

A forma mais fácil de ver a recombinação é montar uma tabela com todas as combinações cromossômicas possíveis na progênie. assim:

Combinações Cromossômicas Possíveis na Progênie

Gametas Parentais	Gametas do F <sub>1</sub>			
	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> B <sub>2</sub>	B <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> A <sub>1</sub> B <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> '	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> ' A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> ' A <sub>1</sub> B <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> ' B <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> ' B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> '	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ' A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ' A <sub>1</sub> B <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ' B <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> ' B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> A <sub>1</sub> B <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> 'A <sub>2</sub> B <sub>1</sub> B <sub>2</sub>

## Efeito no Retrocruzamento

As combinações nas células representam as combinações cromossômicas na progênie do retrocruzamento. Aquelas que contêm **A** e **B**, como por exemplo,  $A_1B_2$  e  $B_1A_2$ , são recombinações de genes das duas raças. O "crossing over" que produziu  $A_1A_2'$  não é recombinação de genes de raças diferentes e assim, esta recombinação não produz nenhuma combinação de genes que não existia na raça **A**.

Na tabela acima, todas as combinações na primeira coluna são das raças parentais. Todas as da quarta coluna são combinações encontradas no  $F_1$ , com genes de cada cromossomo provindo de uma única raça. Todas as das segunda e terceira colunas são combinações das raças parentais e recombinantes. Um cromossomo tem sempre um tipo parental e o outro, o tipo recombinante. Na Tabela acima, 8 dos 32 cromossomos são recombinantes e portanto,

$$r_{0(\text{retrocruz})} = \frac{1}{4}r_0^{AB}$$

Em que  $r_0^{AB}$  é o efeito que se teria no desempenho se todos os cromossomos fossem recombinantes.

## Efeito no $F_2$ (AB) x (AB)

O  $F_2$  pode ser representado como:

$$\begin{array}{c} \underline{A_1} \quad \underline{A_2} \\ \underline{B_1} \quad \underline{B_2} \end{array} \quad x \quad \begin{array}{c} \underline{A_1} \quad \underline{A_2} \\ \underline{B_1} \quad \underline{B_2} \end{array}$$

E os tipos de combinação seriam

Gametas Parentais	Gametas do $F_1$			
	$A_1A_2$	$A_1B_2$	$B_1A_2$	$B_1B_2$
$A_1A_2$	$A_1A_2$ $A_1A_2$	$A_1A_2$ $A_1B_2$	$A_1A_2$ $B_1A_2$	$A_1A_2$ $B_1B_2$
$A_1B_2$	$A_1B_2$ $A_1A_2$	$A_1B_2$ $A_1B_2$	$A_1B_2$ $B_1A_2$	$A_1B_2$ $B_1B_2$
$B_1A_2$	$B_1A_2$ $A_1A_2$	$B_1A_2$ $A_1B_2$	$B_1A_2$ $B_1A_2$	$B_1A_2$ $B_1B_2$
$B_1B_2$	$B_1B_2$ $A_1A_2$	$B_1B_2$ $A_1B_2$	$B_1B_2$ $B_1A_2$	$B_1B_2$ $B_1B_2$

Dos 32 cromossomos, 16 contêm genes das duas raças. Alguns indivíduos têm apenas um cromossomo recombinante, outros têm dois. O parâmetro de recombinação para a progênie do  $F_2$  é:

$$r_{0(F_2)} = \frac{1}{2}r_0^{AB}$$

## Expressão Geral Para a Porcentagem de Recombinação

A proporção do efeito de recombinação na progênie é determinada pela probabilidade de produção de gametas recombinantes pelos pais. A expressão geral é:

### Probabilidade de Produção de Recombinantes

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d)$$

Em que,

$r_0$  = proporção do efeito de recombinação na progênie

$r_s$  = probabilidade de produção de gametas recombinantes pelo macho

$r_d$  = probabilidade de produção de gametas recombinantes pela fêmea

Aplicação da equação acima para os exemplos anteriores leva aos valores da tabela abaixo:

Progênie	Acasalamento	$r_s$	$r_d$	Fração Recombinante
F <sub>1</sub>	A x B	0	0	$\frac{1}{2}(0 + 0) = 0$
Retrocruzamento	A x (AB)	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(0 + \frac{1}{2}) = 1/4$
F <sub>2</sub>	(AB) x (AB)	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}) = \frac{1}{2}$

## Efeito da Recombinação no Cruzamento Rotacionado

Em um cruzamento rotacionado, as fêmeas são combinações de duas ou mais raças e produzem gametas recombinantes.

## Recombinação no Rotacionado de Duas Raças

No equilíbrio, sendo as fêmeas da raça **A** acasaladas com machos da raça **B**, a probabilidade de um gene de um determinado loco ser da raça **B** é igual a 2/3 e a probabilidade de um gene ser da raça **A** é 1/3.

### Representação dos Cromossomas

Os cromossomos podem ser representados por:

$$\frac{1}{3}A_1 \cdot \frac{2}{3}B_1 \quad \frac{1}{3}A_2 \cdot \frac{2}{3}B_2$$

$$\frac{1}{3}A_1 \cdot \frac{2}{3}B_1 \quad \frac{1}{3}A_2 \cdot \frac{2}{3}B_2$$

Se os locos não estão ligados, 50% dos gametas são crossingover

## Recombinação no Rotacionado de Duas Raças

### Probabilidade de Produção dos Diferentes Tipos de Gametas

As probabilidades de produção dos diferentes tipos de gametas pelas fêmeas são:

$$A_1A_2 \quad \frac{1}{4}\left(\frac{1}{3} * \frac{1}{3} + \frac{1}{3} * \frac{1}{3} + \frac{1}{3} * \frac{1}{3} + \frac{1}{3} * \frac{1}{3}\right) = \frac{1}{9}$$

$$A_1B_2 \quad \frac{1}{4}\left(\frac{1}{3} * \frac{2}{3} + \frac{1}{3} * \frac{2}{3} + \frac{1}{3} * \frac{2}{3} + \frac{1}{3} * \frac{2}{3}\right) = \frac{2}{9}$$

$$B_1A_2 \quad \frac{1}{4}\left(\frac{2}{3} * \frac{1}{3} + \frac{2}{3} * \frac{1}{3} + \frac{2}{3} * \frac{1}{3} + \frac{2}{3} * \frac{1}{3}\right) = \frac{2}{9}$$

$$B_1B_2 \quad \frac{1}{4}\left(\frac{2}{3} * \frac{2}{3} + \frac{2}{3} * \frac{2}{3} + \frac{2}{3} * \frac{2}{3} + \frac{2}{3} * \frac{2}{3}\right) = \frac{4}{9}$$

A fração de recombinação de genes das duas raças é 4/9. Aplicando a expressão geral, tem-se:

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d)$$

$$r_{0(\text{rotacionado})} = \frac{1}{2}\left(0 + \frac{4}{9}\right) = \frac{2}{9}$$

Se a fêmea desse rotacionado for acasalada com machos  $F_1$  das raças **A** e **B**, tem-se:

$$r_{0(\text{rotacionado})} = \frac{1}{2}\left(\frac{1}{2} + \frac{4}{9}\right) = \frac{17}{36}$$

Se as fêmeas do rotacionado forem acasaladas com macho do sistema, tem-se:

$$r_{0(\text{rotacionado})} = \frac{1}{2}\left(\frac{4}{9} + \frac{4}{9}\right) = \frac{4}{9}$$

## Recombinação no Rotacionado de Três Raças

### Representação dos Cromossomas

No equilíbrio, a probabilidade de combinações cromossômicas com genes das três raças pode ser representada por:

$$\frac{1}{7}A_1 : \frac{2}{7}B_1 : \frac{4}{7}C_1 \quad \frac{1}{7}A_2 : \frac{2}{7}B_2 : \frac{4}{7}C_2$$

$$\frac{1}{7}A_1 : \frac{2}{7}B_1 : \frac{4}{7}C_1 \quad \frac{1}{7}A_2 : \frac{2}{7}B_2 : \frac{4}{7}C_2$$

## Recombinação no Rotacionado de Três Raças

### Probabilidade de Produção dos Diferentes Tipos de Gametas

As probabilidades de produção dos diferentes tipos de gametas pelas fêmeas são:

$$A_1B_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{1}{7} * \frac{2}{7}\right)\right] = \frac{2}{49}$$

$$A_1C_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{1}{7} * \frac{4}{7}\right)\right] = \frac{4}{49}$$

$$B_1A_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{2}{7} * \frac{1}{7}\right)\right] = \frac{2}{49}$$

$$B_1C_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{2}{7} * \frac{4}{7}\right)\right] = \frac{8}{49}$$

$$C_1A_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{4}{7} * \frac{1}{7}\right)\right] = \frac{4}{49}$$

$$C_1B_2 \quad \frac{1}{4}\left[4\left(\frac{4}{7} * \frac{2}{7}\right)\right] = \frac{8}{49}$$

A soma das probabilidades acima é  $\frac{28}{49} = \frac{4}{7}$  de gametas recombinantes

Aplicando a expressão geral, tem-se:

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d) \quad \rightarrow \quad r_0 = \frac{1}{2}\left(0 + \frac{4}{7}\right) = \frac{2}{7}$$

## Efeitos nos Compostos

Compostos são populações formadas pelo cruzamento de duas ou mais raças com o intuito de explorar e manter a heterose e a complementaridade.

As populações compostas têm algumas características que lhes são peculiares. Em termos de efeito genético médio da raça, os parâmetros  $g_0$  e  $g_m$  expressam as médias das raças envolvidas.

### Compostos

Tomando-se, por exemplo, um composto de duas raças com contribuições iguais ( $\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}B$ ), tem-se:

$$g_0 (\text{COMPOSTO}) = \frac{1}{2}(g_0^A + g_0^B) \quad e \quad g_m (\text{COMPOSTO}) = \frac{1}{2}(g_m^A + g_m^B)$$

Para um composto de três raças ( $\frac{1}{4}A + \frac{1}{2}B + \frac{1}{4}C$ ), seria:

$$g_0 (\text{COMPOSTO}) = \frac{1}{4}g_0^A + \frac{1}{2}g_0^B + \frac{1}{4}g_0^C$$

## Gerações Avançadas

Mesmo em gerações avançadas do composto há mais heterozigose média do que a média das raças parentais que o formaram. Por exemplo, no composto de duas raças, o acasalamento é sempre  $(\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} B) \times (\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} B)$ , e 50% das combinações gênicas são AB ( $r_s = \frac{1}{2}$  e  $r_d = \frac{1}{2}$ ). Todavia, a população composta retém 50% da heterose observada no  $F_1$ . Ao mesmo tempo, ela retém um efeito de recombinação porque os gametas produzidos pelo composto podem ter genes das duas raças.

Neste exemplo, aplicando-se a expressão geral, tem-se:

### ***Equação Geral***

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d)$$

---

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d) = \frac{1}{2}\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\right) = \frac{1}{2}$$

Para um composto de quatro raças com contribuições iguais ( $\frac{1}{4} A + \frac{1}{4} B + \frac{1}{4} C + \frac{1}{4} D$ ) a retenção de heterose é igual a 75% e, portanto,  $r_s = \frac{3}{4}$  e  $r_d = \frac{3}{4}$ .

Para um composto de três raças com  $(\frac{1}{2} A + \frac{1}{4} B + \frac{1}{4} C)$ , tem-se  $r_s = \frac{5}{8}$  e  $r_d = \frac{5}{8}$ .

Uma proporção do efeito de recombinação será também expresso pelo composto porque ele produz gametas que podem ter genes de raças diferentes. A fração de recombinação pode ser obtida pela aplicação da expressão geral.

### ***Equação Geral***

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d)$$

---

#### ***Composto de Quatro Raças***

*No caso do composto de quatro raças, com contribuições iguais, tem-se,*

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d) = \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4} + \frac{3}{4}\right) = \frac{3}{4}$$

#### ***Composto de Três Raças***

*Para o composto de três raças  $(\frac{1}{2}A + \frac{1}{4}B + \frac{1}{4}C)$ , seria*

$$r_0 = \frac{1}{2}(r_s + r_d) = \frac{1}{2}\left(\frac{5}{8} + \frac{5}{8}\right) = \frac{5}{8}$$

# *Estratégias de Cruzamento*

Os cruzamentos podem ser muito importantes na exploração zootécnica de quase todas as espécies. Da mesma forma que nos acasalamentos endogâmicos, o sucesso de um programa de cruzamentos depende de alguns fatores, como: mérito genético dos animais envolvidos, intensidade de seleção aplicada e herdabilidade da característica.

Estratégias de cruzamento são as diferentes formas utilizadas para o acasalamento de indivíduos de raças diferentes visando à exploração da heterose e da complementaridade entre as raças.

## ***Crítérios Para Avaliação de Estratégias de Cruzamento***

Bourdon (1997)<sup>1</sup> apresenta sete critérios úteis para comparação de estratégias de cruzamento. São eles:

1. Mérito genético das raças envolvidas
2. Nível de heterose produzida (e retida)
3. Complementaridade entre as raças
4. Uniformidade no desempenho
5. Origem das fêmeas de reposição
6. Simplicidade no manejo e nos custos de produção
7. Acurácia da predição genética

## **Mérito Genético das Raças Envolvidas no Cruzamento**

Para que qualquer sistema de cruzamento seja efetivo, as raças envolvidas precisam ser escolhidas corretamente. Cada raça deve contribuir com atributos favoráveis para o seu produto. O valor genético médio de cada raça, para características economicamente importantes, deve ser similar ao valor genético desejado para o produto cruzado comercial ou então complementar o valor genético de outra raça participante do sistema.

O mérito genético das raças envolvidas no cruzamento é de importância fundamental. Se em determinado sistema de cruzamento, apenas uma das raças apresenta reconhecido mérito genético para as características economicamente importantes, esse cruzamento não seria, em princípio recomendado.

---

<sup>1</sup>BOURDON, R.M. Understanding Animal Breeding. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ 07458. 523 p.

A determinação das raças componentes de determinado sistema de cruzamentos é sempre um desafio e maior desafio ainda é a identificação de animais com alto mérito genético disponíveis em cada raça.

O mérito genético das raças envolvidas é extremamente importante em qualquer sistema de cruzamento mas, apesar disto, este critério não é o melhor para comparar as diferentes estratégias ou seja, para comparar os diferentes tipos de cruzamento, pois nenhuma das estratégias tem vantagem particular neste item. Como citado por Bourdon (1997), um sistema de cruzamento rotacionado utilizando raças adequadas será inevitavelmente melhor do que um sistema de compostos formado com com raças que não atendam aos interesses dos criadores comerciais. Por outro lado, um sistema de compostos utilizando raças apropriadas pode ser melhor do que um rotacionado, para situações específicas. Por esta razão, neste material, o mérito genético das raças não será mais mencionado como critério de comparação entre estratégias de cruzamento. Será simplesmente assumido que para todos os sistemas, as raças são escolhidas de forma adequada. As diferenças genéticas entre as raças têm alta herdabilidade.

### **Nível de Heterose Produzida e Retida na População**

O sistema de cruzamento deve produzir a maior quantidade de heterose possível, pois este é um dos critérios mais importantes, senão o mais importante. Entretanto, a heterose máxima é obtida no  $F_1$ , a primeira geração do cruzamento. A manutenção da heterose no rebanho ou em determinado plantel, depende da não utilização de retrocruzamento, ou seja, deve-se evitar o cruzamento do  $F_1$  com uma das raças parentais. Nos rebanhos comerciais, no entanto, evitar o retrocruzamento é uma tarefa impossível na prática. Felizmente, a maioria dos sistemas de cruzamento, embora não atinjam 100% da heterose do  $F_1$ , mantém níveis aceitáveis de heterose ao longo das gerações por serem estratégias que limitam o retrocruzamento dentro de um manejo economicamente viável.

### **Complementaridade Entre Raças**

Complementaridade refere-se à produção de indivíduos mais desejáveis pelo cruzamento de raças geneticamente diferentes uma da outra, mas que apresentam atributos complementares. Em bovinos, um exemplo de complementaridade está no cruzamento entre as raças simental e Nelore. O touro Simental irá gerar um bezerro com grande potencial de crescimento que também será mais exigente em termos de alimentação. A vaca Nelore tem grande habilidade materna, com boa produção de leite, suficiente para atender às necessidade do bezerro cruzado. Por tanto, as duas raças apresentam atributos complementares: potencial de crescimento em uma e produção de leite na outra. Este tipo de complementaridade é dito **complementaridade reprodutor x matriz** e ocorre em nível de rebanho comercial, produzindo o animal que atende às demandas do mercado.

Outro tipo de complementaridade, mais sutil, porém igualmente importante, ocorre na formação do rebanho de seleção. A complementaridade resulta do cruzamento de raças geneticamente diferentes produzindo animais que são a mistura correta de valores genéticos. Como exemplo, pode-se imaginar um rebanho de seleção formado pelo cruzamento entre as raças Nelore, Angus e Simental. Incorporando os atributos de cada uma das raças envolvidas, o rebanho assim formado apresentaria rusticidade e boa habilidade materna (atributos da raça Nelore), precocidade e boa qualidade de carcaça (Angus) e alto potencial de crescimento (Simental). Em média esse rebanho não apresentaria valores extremos para os atributos, mas sim valores intermediários suficientes



para a exploração econômica e esses atributos complementares são agora inerentes ao rebanho de seleção. Cada reprodutor ou matriz leva consigo os atributos, em princípio, na “dose certa” para produção dos animais comerciais que atendam às necessidades do mercado e que ao mesmo tempo apresentem produtividade suficiente para fornecerem retorno econômico. Este tipo de complementaridade é a **complementaridade do rebanho de seleção** (“Seedstock complementarity”). Os níveis de complementaridade podem ser muito diferentes, dependendo da estratégia de cruzamento utilizada.

### **Uniformidade no Desempenho**

Há uma exigência cada vez maior do mercado por produtos uniformes. Os frigoríficos, por exemplo, montam suas plantas para determinado peso de carcaça. Carcaças muito grandes ou muito pequenas causariam problemas operacionais. Além disso, no próprio sistema de produção é muito mais fácil manejar fêmeas de um único tipo biológico do que vários tipos com níveis de requerimento diferentes. As estratégias variam em sua capacidade de produzir progênes consistentes. Uniformidade e Complementaridade podem ser atributos antagônicos em alguns sistemas de cruzamento.

### **Fêmeas de Reposição**

Em termos de heterose, a melhor fêmea é a  $F_1$ . Para os produtores comerciais o ideal seria ter todo o rebanho de fêmeas  $F_1$ . Existem dois caminhos a trilhar: produzir continuamente fêmeas  $F_1$  a partir da manutenção de rebanho ou rebanhos de raça pura ou comprar fêmeas  $F_1$  de terceiros. Os produtores comerciais relutam nos dois casos. Manter rebanhos puros ou mesmo um rebanho puro para produção de  $F_1$  aumenta as dificuldades de manejo e conseqüentemente os custos. Por outro lado não dificilmente se torna viável comprar as fêmeas  $F_1$ .

Vários sistemas de produção possibilitam uma solução para este problema por permitirem a obtenção das fêmeas de reposição dentro do próprio rebanho cruzado. Logicamente esta conveniência tem um custo, geralmente pela diminuição da heterose (as fêmeas não serão mais todas  $F_1$ ), perda em complementaridade e também menor simplicidade do sistema de produção.

### **Simplicidade no Manejo**

Os sistemas de cruzamento devem ser simples. Sistemas caros ou que requerem um nível de manejo acima da capacidade do produtor tendem a não durar muito. Sistemas que requerem muitos pastos tornam difícil o manejo das pastagens. Enfim, os sistemas de cruzamento devem estar em harmonia com todos os outros aspectos da produção animal.

### **Acurácia da Predição Genética**

Quanto mais alta a acurácia da predição genética, menores são os riscos de seleção e mais predictível a progênie. Nos rebanhos comerciais não há, em geral, colheita de dados para avaliação genética e, portanto, acurácia neste contexto refere-se à acurácia da predição do mérito genético dos touros introduzidos no sistema

de cruzamento. DEPs com respectivas acurácias são em geral disponibilizadas para touros de raças puras e, assim, os sistemas de cruzamento que utilizam touros dessas raças se beneficiam por consequência. O mesmo não se pode dizer para touros cruzados. Mesmo sabendo-se que a utilização de touros cruzados pode ser a melhor opção, a falta de informação genética confiável torna-os pouco atrativos.

No Brasil, os touros compostos Montana são comercializados com base em seu mérito genético aditivo. Touros com sêmen disponível têm, no geral, alta acurácia. Os tourinhos comercializados em cada safra têm baixa acurácia. Pode-se demonstrar, no entanto, que a acurácia de um lote de tourinhos com baixa acurácia é alta. Assim, o produtor que usa monta natural não deve apostar todas suas fichas em um único tourinho, mas sim em um grupo deles anualmente.

## **Considerações Sobre as Diferentes Estratégias**

Nenhum sistema atende a todos os critérios simultaneamente. Às vezes são excelentes em um critério e ruins em outro. Alguns sistemas mantêm alto nível de heterose mas às custas de um manejo impraticável. Alguns tiram vantagem da complementaridade entre raças mas não produzem as fêmeas de reposição. Alguns produzem as fêmeas de reposição mas não produzem animais uniformes. Ainda alguns sistemas permitem explorar a complementaridade mas falta uniformidade e vice-versa. A chave para a decisão é encontrar um sistema que seja especialmente bom em determinado critério e que seja o menos prejudicial possível em outro.

### ***Tipos ou Estratégias de Cruzamento***

Os cruzamentos tem como finalidade a reunião de características desejáveis de duas ou mais raças em um mesmo animal, assim como explorar a heterose.

A definição das estratégias deve considerar os objetivos da exploração assim como os recursos genéticos e financeiros disponíveis.

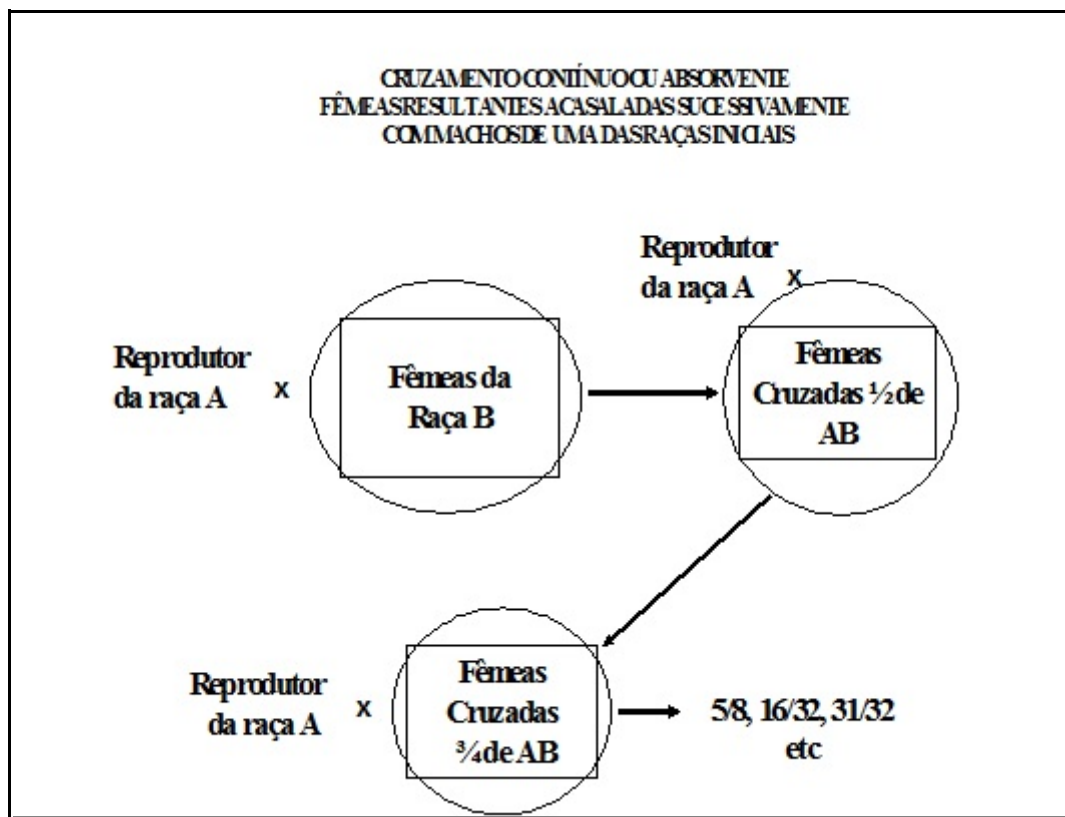
Existem várias estratégias de cruzamento. As mais utilizadas, principalmente em bovinos de corte, são

1. Cruzamento contínuo
2. Cruzamento rotacionado
3. Cruzamento terminal
4. Cruzamento rota-terminal
5. Formação e uso de populações compostas

## Cruzamento Contínuo ou Absorvente

Tipo de cruzamento em que as fêmeas resultantes são acasaladas sucessivamente com machos de uma das raças iniciais. Na 5ª geração, o patrimônio genético da população é igual a 31/32 da raça absorvente e recebem a denominação de "puros por cruzar" ou "PC". Por este processo os rebanhos "pé-duro", descendentes diretos dos animais trazidos pelos colonizadores portugueses, foram transformados em zebuínos, principalmente no Brasil Central.

### Esquema de Cruzamento Contínuo

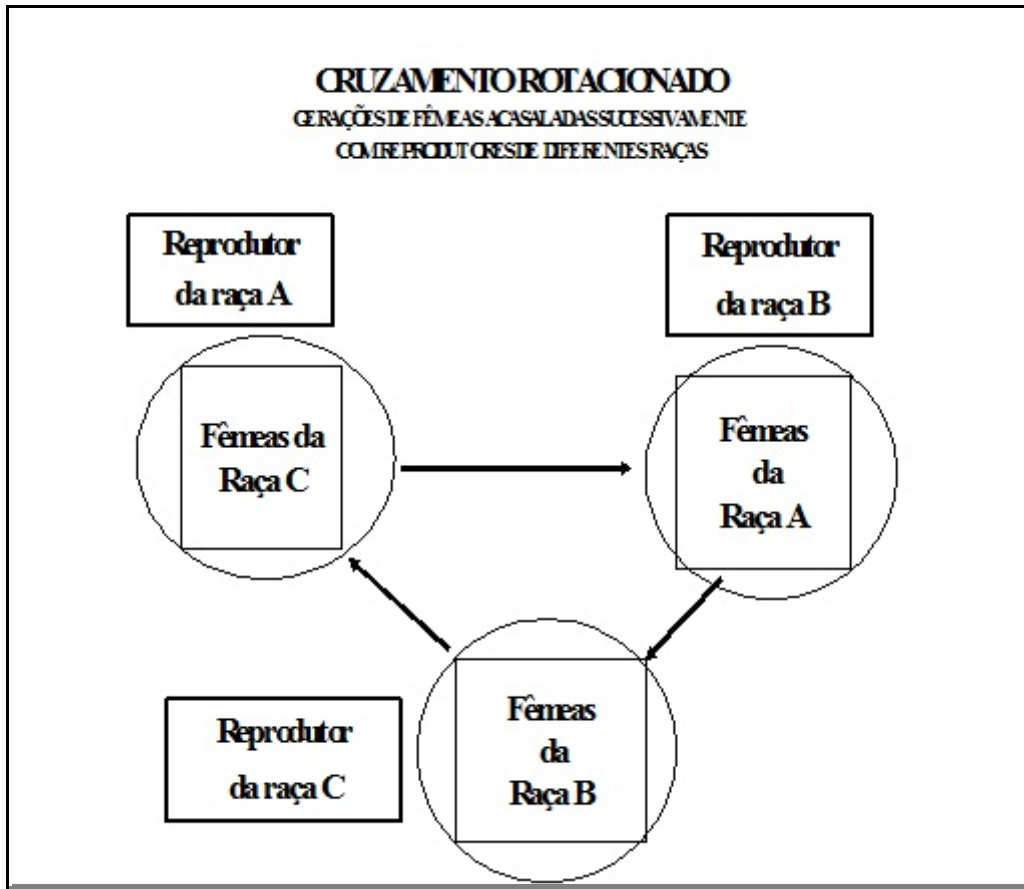


## Cruzamento Rotacionado

Tipo de cruzamento no qual as várias gerações de fêmeas são acasaladas sucessivamente com machos de diferentes raças em um sistema de rotação no qual a composição racial do macho seja a mais diferente possível da composição racial da fêmea. O sistema produz suas fêmeas de reposição e mantém níveis aceitáveis de heterose pela limitação dos retrocruzamentos.

As raças podem ser usadas simultaneamente (espacial) ou em sequência (no tempo). Os reprodutores podem ser de raças puras ou cruzados.

## Esquema de Cruzamento Rotacionado



### Cruzamento Rotacionado Espacial

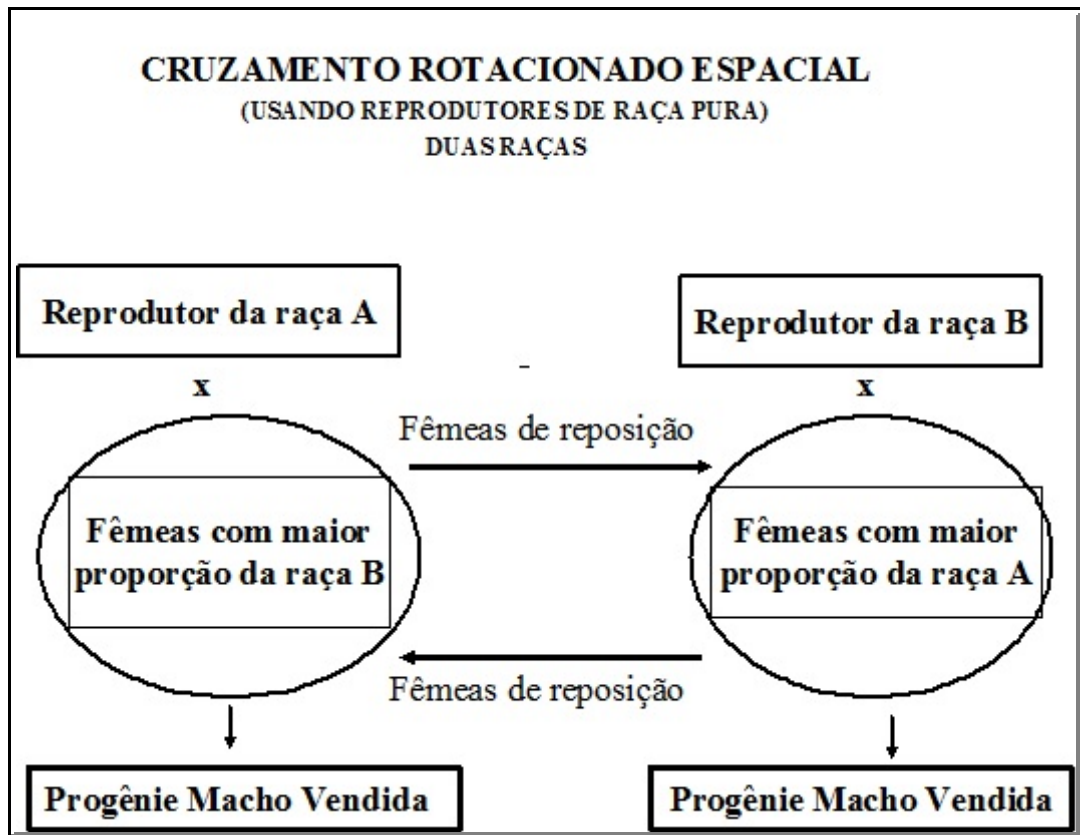
No Cruzamento rotacionado espacial, as raças de touros são utilizadas simultaneamente. Os touros são separados espacialmente. As fêmeas de reposição deixam o local de nascimento para serem acasaladas com machos de composição racial diferente das suas.

O espacial de duas raças exige dois retiros (pastos, curral, local para reprodução)

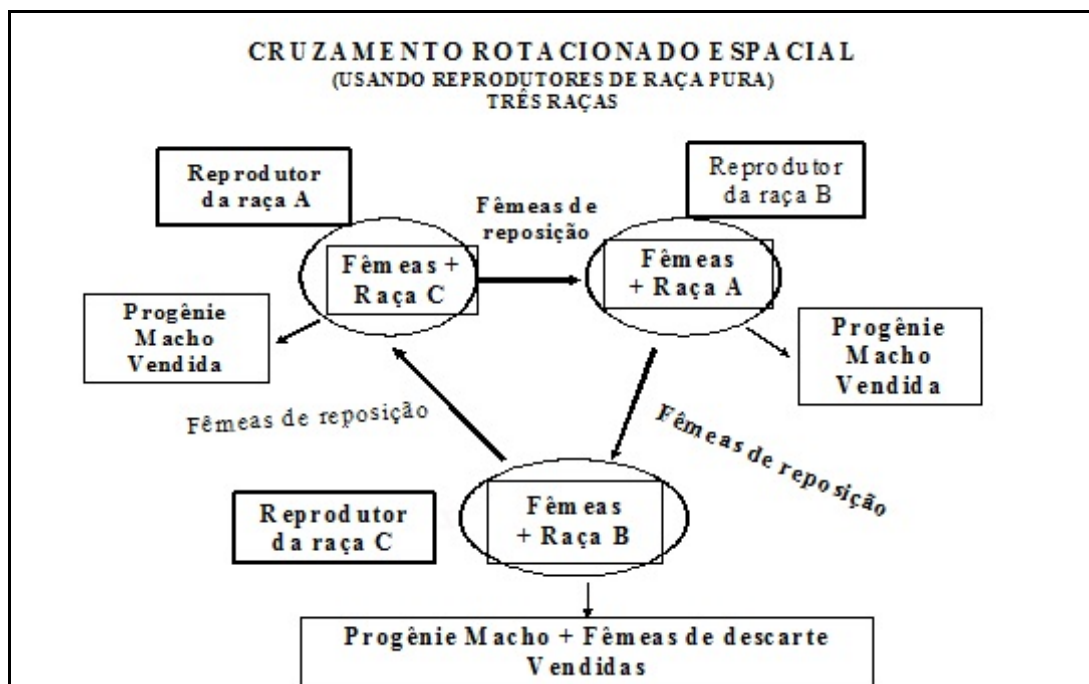
Os touros das duas raças ficam cada qual em seu retiro. As fêmeas são alocadas no retiro de acordo com sua composição racial. As que têm menor composição de determinada raça são alocadas no retiro em que estão os reprodutores daquela raça. As fêmeas resultantes deste cruzamento (fêmeas de reposição) serão transferidas para o outro retiro para serem acasaladas com touros da outra raça diferente da raça do seu pai. As mães estarão sempre em retiro diferente do retiro de suas filhas. As fêmeas descartadas e todos os machos são vendidos.

O cruzamento rotacionado espacial de três raças segue o mesmo esquema, apenas incluindo mais um retiro no qual são alocados os touros da terceira raça.

Esquema de Cruzamento Rotacionado Espacial Com Duas Raças



Esquema de Cruzamento Rotacionado Espacial Com Três Raças



## Atributos do Cruzamento Rotacionado Espacial

### Heterose

O cruzamento rotacionado espacial mantém boa heterose na população. No início obtém-se a heterose máxima pois a progênie ( $F_1$ ) tem 100% de heterozigose.

Se a raça das fêmeas fundadoras é também uma das raças de touro do rotacionado, a segunda geração do rotacionado de duas raças (terceira geração do rotacionado de três raças) é retrocruzamento e a heterose declina consideravelmente. Isto acontece, por exemplo, quando as fêmeas base do sistema são Nelore e as raças de reprodutores utilizadas são Angus e Nelore. A heterose flutua, no entanto, nas gerações seguintes até atingir o equilíbrio após cerca de sete gerações. No equilíbrio a heterose permanece constante.

A composição racial e as porcentagens de heterose (% da heterose do  $F_1$ ) são apresentadas na tabela a seguir.

**Cruzamento Rotacionado de Duas Raças**

Composição Racial e Porcentagem da Heterose do $F_1$ Retida				
Geração	Touro	Vaca	Progênie	%H ( $F_1$ )
0	A	A	A	0,0
1	B	A	1/2A : 1/2B	100,0
2	A	1/2A : 1/2B	3/4A : 1/4B	50,0
3	B	3/4A:1/4B	3/8A : 5/8B	75,0
4	A	3/8A : 5/8B	11/16A : 5/16B	62,5
5	B	11/16A : 5/16B	11/32A : 21/32B	68,5
6	A	11/32A : 21/32B	43/64A : 21/64B	65,6
7	B	43/64A : 21/64B	43/128A : 85/128B	67,2
.	.		(1/3A : 2/3B)	
n-1	A	1/3A : 2/3B	2/3A : 1/3B	66,7
n	B	2/3A : 1/3B	1/3A : 2/3B	66,7
n + 1	A	1/3A : 2/3B	2/3A : 1/3B	66,7

### Cruzamento Rotacionado de Três Raças

Geração (Ger), Composição Racial do Touro (Touro), Composição Racial da Vaca (Vaca), Composição Racial da Progenie (Progenie) e Porcentagem da Heterose do F <sub>1</sub> (% H <sub>F1</sub> )				
Ger	Touro	Vaca	Progenie	% H <sub>F1</sub>
0	A	A	A	0,0
1	B	A	1/2A : 1/2B	100,0
2	C	1/2A : 1/2B	1/4A : 1/4B : 1/2C	100,0
3	A	1/4A : 1/4B : 1/2C	5/8A : 1/8B : 1/4C	75,0
4	B	5/8A : 1/8B : 1/4C	5/16A : 9/16B : 1/8C	87,5
5	C	5/16A : 9/16B : 1/8C	5/32A : 9/32B : 9/16C	87,5
6	A	5/32A : 9/32B : 9/16C	37/64A : 9/64B : 9/32C	84,4
7	B	37/64A : 9/64B : 9/32C	37/128A : 73/128B : 9/64C	85,9
8	C	37/128A : 73/128B : 9/64C	37/256A : 73/256B : 73/128C	85,9
.	.	.	(1/7A : 2/7B : 4/7C)	
n-2	A	1/7A : 2/7B : 4/7C	4/7A : 1/7B : 2/7C	85,7
n-1	B	4/7A : 1/7B : 2/7C	2/7A : 4/7B : 1/7C	85,7
n	C	2/7A : 4/7B : 1/7C	1/7A : 2/7B : 4/7C	85,7
n+1	A	1/7A : 2/7B : 4/7C	4/7A : 1/7B : 2/7C	85,7

Para espécies com intervalos de gerações longos, o conceito de equilíbrio é válido apenas do ponto de vista teórico, pois é muito pouco provável que um sistema de cruzamentos em bovinos permaneça com as mesmas raças ou sem outras mudanças de objetivos durante longos períodos (assumindo sete gerações para o equilíbrio, isto corresponderia a 30 anos ou mais). O surgimento de novas opções de raças e mudanças na demanda pelo mercado impedem que o sistema atinja o equilíbrio. Todavia, o conceito é usado na avaliação dos sistemas rotacionados.

Assumindo que a heterose é proporcional à heterozigose, no equilíbrio, a heterose retida no rotacionado de duas raças seria de 66,7% da heterose máxima. No de três raças, seria 85,7% da máxima.

Na tabela acima (rotacionado de três raças), nas gerações n-2, n-1 e n, observa-se que a heterozigose total é a mesma (equilíbrio). No entanto, com base nos conceitos estabelecidos na página 632 (cálculo da heterose usando a equação completa), a quantidade de heterose em cada uma das três gerações pode ser diferente. Há ocorrência de três diferentes heteroses (**AB**, **AC** e **BC**). Como as composições raciais nas três gerações não são iguais, a heterose total em cada uma delas será também diferente, a não ser que as heteroses do F<sub>1</sub> sejam iguais para as três combinações de raças (**AB**, **AC** e **BC**).

Sistemas de cruzamento rotacionado com mais de três raças são teoricamente possíveis e reteriam mais heterose, mas tornariam o sistema muito complicado em termos de manejo e de escolha de raças compatíveis.

## Cálculo da Heterose Retida nos Cruzamentos Rotacionados Espaciais

Usando Reprodutores de Raça Pura

### *Heterose Retida No Equilíbrio*

---

$$\%H = \frac{2^n - 2}{2^n - 1} \times 100$$

Em que,

$\%H$  = Porcentagem da heterose máxima (heterose do  $F_1$ ) retida

$n$  = número de raças envolvidas no cruzamento

#### *Para Duas Raças*

$$\%H = \frac{2^2 - 2}{2^2 - 1} \times 100 = \frac{2}{3} \times 100 = 66,7\%$$

#### *Para Três Raças*

$$\%H = \frac{2^3 - 2}{2^3 - 1} \times 100 = \frac{6}{7} \times 100 = 85,7\%$$

### *Complementaridade e Uniformidade*

Os cruzamentos rotacionados produzem pouca complementaridade entre raças e nem sempre produzem uniformidade no desempenho. A composição racial varia muito dentro da população. No rotacionado de três raças, no equilíbrio, a composição racial das fêmeas e dos seus produtos pode variar de 14% a 57% de uma determinada raça.

Para se ter certeza da obtenção de animais uniformes, no cruzamento rotacionado, é preciso usar raças de tipos biológicos muito similares. Usando tipos biológicos similares não se tem complementaridade. Por exemplo, no cruzamento entre raças de boa habilidade materna (Nelore) com touros de alto potencial de crescimento (Simental) tem-se muita complementaridade, mas os indivíduos produzidos diferem muito em desempenho ao longo das gerações. Ou seja, usando raças complementares perde-se em uniformidade e, se as raças forem escolhidas de modo a produzir progênie uniformes, a complementaridade entre raças é eliminada.

### *Fêmeas de Reposição*

As fêmeas de reposição são produzidas pelas próprias mães que produzem os animais de abate. Não há necessidade de compra nem de manutenção de rebanhos específicos para produção de fêmeas de reposição.



## *Simplicidade*

O sistema varia em simplicidade de acordo com o número de raças envolvidas. No rotacionado de duas raças necessita-se basicamente de dois locais de reprodução. Pode ser três ou quatro se as fêmeas jovens forem acasaladas separadamente. O rotacionado de três raças requer de três a seis locais de reprodução. Com mais de três raças o número de locais necessários seria muito maior. Além disto, os gastos com identificação dos animais, cercas causariam maiores custos operacionais.

A subdivisão dos animais em muitos grupos (muitos locais) dificulta a intensificação do sistema de produção. Não há como utilizar alta densidade de animais pastando por curto período. Além disto, os cruzamentos rotacionados espaciais não são adequados para pequenos rebanhos que às vezes utilizam apenas um touro.

## *Acurácia da Predição Genética*

Devido ao estado da arte atual para produção de DEP, os touros de raças puras utilizados nos cruzamentos rotacionados deveriam ter alto mérito genético e boa acurácia. A situação brasileira, no entanto, ainda não é convincente.

Na raça Nelore, há um bom número de touros geneticamente avaliados disponíveis no mercado. É uma questão apenas de acreditar na tecnologia, o que um bom número de criadores ainda reluta em aceitar além da existência de profissionais que prestam assistência aos criadores mas não têm o conhecimento necessário de melhoramento genético.

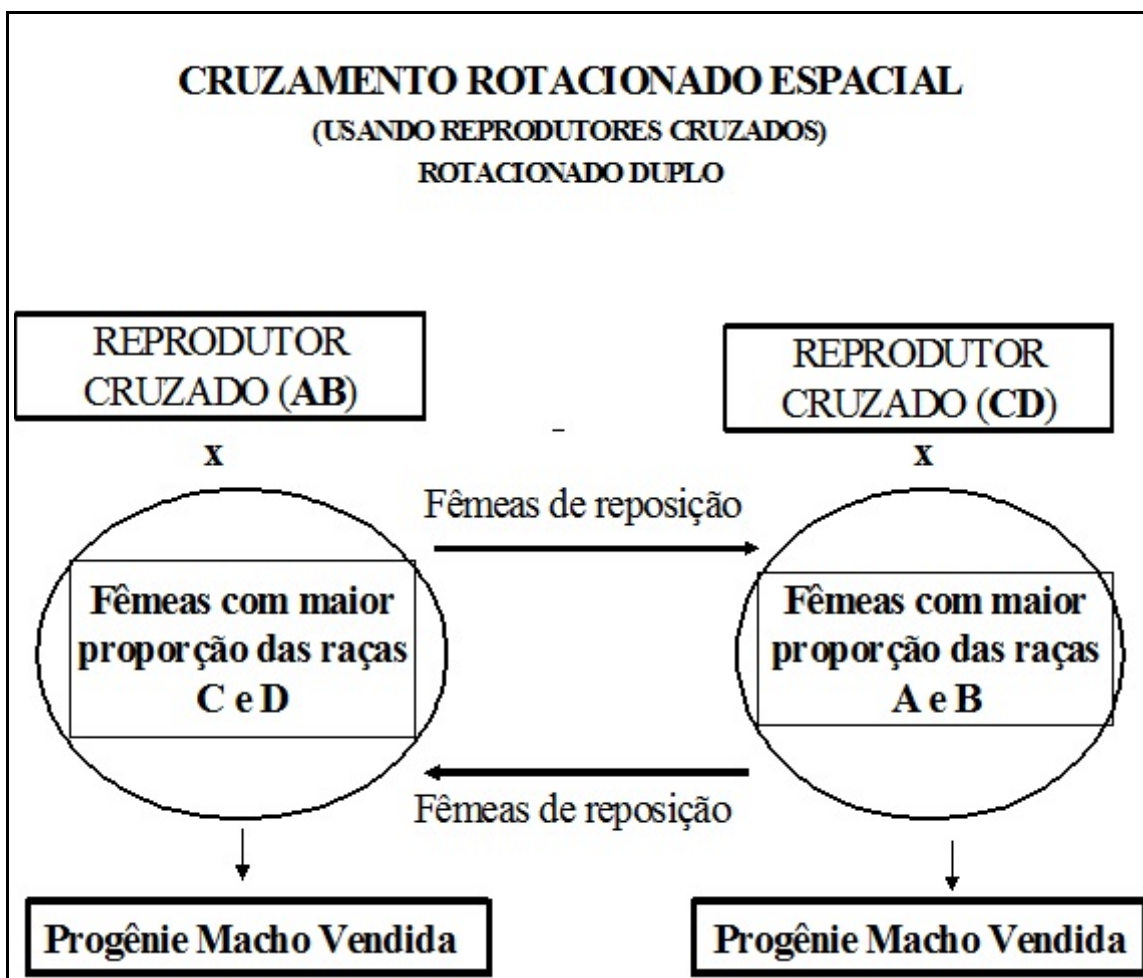
Nas raças de origem européia (*Bos taurus*) o problema é mais sério. Em praticamente todas as raças apenas um pequeno número de criadores participam de programas de avaliação genética. Em geral os rebanhos são pequenos, não usam estação de monta curta e fazem transferência de embriões de vacas sem mérito genético conhecido acasaladas com touros também sem avaliação genética. Esses fatores contribuem para diminuição da acurácia da predição genética nessas populações. A grande maioria dos reprodutores é, na verdade, vendida sem avaliação genética.

Bordon (1997) classifica o critério “acurácia” como “+” (bom) para os cruzamentos rotacionados espaciais usando reprodutores de raças puras nos Estados Unidos. Para a situação brasileira, este critério poderia ser avaliado como “-“ (ruim). Poucos são os programas de cruzamento no Brasil que possuem avaliação genética rotineira.

## **Cruzamento Rotacionado Espacial Usando Reprodutores Cruzados**

O sistema é idêntico ao anterior, exceto pela utilização do reprodutor cruzado. A utilização de reprodutores cruzados tem vantagem em termos de heterose, complementaridade entre raças e uniformidade no desempenho.

## Esquema de Cruzamento Rotacionado Espacial



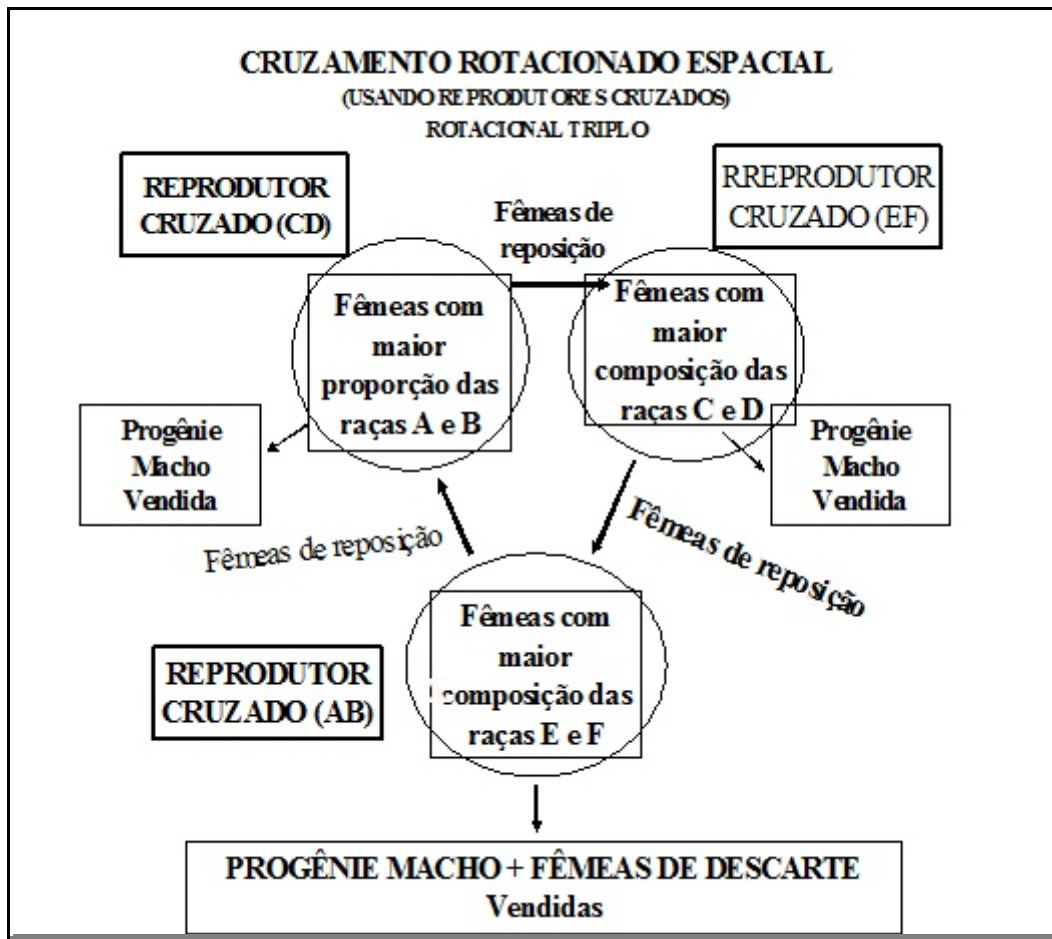
### Atributos do Cruzamento Rotacionado Espacial Usando Reprodutores Cruzados

#### *Heterose*

Os rotacionado usando reprodutores cruzados incorporam mais raças do que os sistemas similares usando touros de raças puras. Como resultado, esses sistemas envolvem menos retrocruzamento e, por isto, retêm mais heterose. Assim, um rotacionado duplo com touros AB e CD retém, no equilíbrio, 83,3% da heterose do  $F_1$  contra 66,7% do similar rotacionado de duas raças. Um rotacionado triplo (figura acima) retém 92,9% contra 85,7% do similar rotacionado de três raças.

Para algumas características, como taxa de prenhez, por exemplo, ainda há um bonus da *heterose paterna*.

## Esquema de Cruzamento Rotacionado Espacial



### Cálculo da Heterose Retida nos Cruzamentos Espaciais Usando Reprodutores Cruzados

#### *Equação da Heterose Retida No Equilíbrio*

$$\%H = \frac{m(2^n - 1) - 1}{m(2^n - 1)} \times 100$$

*Em que,*

$\%H$  = Porcentagem da heterose máxima (heterose do  $F_1$ ) retida

$m$  = número de raças no reprodutor

$n$  = número de tipos de reprodutor cruzado envolvidos no cruzamento (rotacionado duplo:  $n = 2$ ; rotacionado triplo:  $n = 3$ . Assumindo também que cada tipo de reprodutor incorpora raças diferentes)

## Heterose Retida - Exemplo

### *Equação da Heterose Retida No Equilíbrio*

$$\%H = \frac{m(2^n-1)-1}{m(2^n-1)} \times 100$$

-----

*Para Um Rotacionado Duplo  
(Com Reprodutores dos Tipos AB e CD)*

$$\%H = \frac{2(2^2-1)-1}{2(2^2-1)} \times 100 = \frac{5}{6} \times 100 = 83,3\%$$

-----

*Para Um Rotacionado Triplo  
(Com Reprodutores dos Tipos AB, CD e EF)*

$$\%H = \frac{2(2^3-1)-1}{2(2^3-1)} \times 100 = \frac{13}{14} \times 100 = 92,9\%$$

## *Complementaridade*

Considerando que os touros utilizados nos sistemas de cruzamento rotacionado precisam ser de tipos biológicos similares para não comprometer a uniformidade, não há maior complementaridade touro x matriz nos rotacionados com touros cruzados em relação aos rotacionados com touros puros. Pode ocorrer, entretanto, complementaridade no rebanho de seleção (“seedstock complementarity”), complementaridade que aparece na formação do reprodutor cruzado (ou da matriz cruzada) e que passa a ser inerente ao animal. Por exemplo, um rotacionado envolvendo reprodutores puros Senepol (bom desempenho para crescimento e pouca produção de leite) e Nelore (rusticidade e boa habilidade materna) poderia gerar produtos com pouca uniformidade no desempenho. No entanto, um reprodutor cruzado, com proporções apropriadas de cada uma dessas duas raças, poderia trazer em seu genoma a complementaridade necessária (bom desempenho ponderal e habilidade materna adequada)

## *Uniformidade*

Os cruzamentos rotacionados que utilizam reprodutores cruzados têm potencial para produzir descendentes mais uniformes do que os rotacionados que usam touros puros. Há duas razões para isto: a primeira se refere à complementaridade na formação do reprodutor cruzado. Duas raças extremas, que em um cruzamento rotacionado produziriam descendentes também extremos (falta de uniformidade), quando “mixadas” de forma apropriada poderiam formar um tipo de reprodutor cruzado que traz a complementaridade no genoma, mas que,

utilizado no cruzamento rotacionado, produziria descendentes mais uniformes, pois os descendentes seriam de um único reprodutor incorporando as duas raças.

A segunda razão diz respeito à composição racial dos descendentes. A utilização de reprodutores cruzados diminui a variação na composição racial dos descendentes entre gerações em relação aos sistemas similares com touros puros.

**Porcentagem Mínima (Min A) e Máxima (Max A) de Uma Mesma Raça (Raça A)  
e Porcentagem de Heterose do F<sub>1</sub> Retida (% H)  
(Bourdon, 1997)**

Sistema de Cruzamento	Min A	Max A	%H*
Rotacionado duplo - reprodutores puros A e B	33	67	67
Rotacionado duplo - reprodutores AB e CD	17	33	83
Rotacionado triplo - reprodutores puros A, B e C	14	57	86
Rotacionado triplo - reprodutores AB, CD e EF	7	29	93
Rotacionado duplo - reprodutores AB e AC	50	50	67
Rotacionado duplo - reprodutores ABC e ADE	50	50	71
Rotacionado triplo - reprodutores AB, AC e AD	50	50	71

\*Assumindo linearidade entre heterose e heterozigose e que as heteroses do F<sub>1</sub> sejam iguais para todas as combinações de raças

Observando-se a parte superior da tabela acima, pode-se ver que a porcentagem da raça A no rotacionado duplo com reprodutores puros varia de 33% a 67% - uma diferença de 34%, enquanto que a diferença é de 16% (33-17) no sistema similar com reprodutores cruzados. A porcentagem da raça A no rotacionado triplo com reprodutores puros varia de 14% a 57% - uma diferença de 43%, enquanto que a diferença é de 22% (29-7) quando são utilizados reprodutores cruzados.

Caso seja desejável, pode-se manter a porcentagem de determinada raça constante (parte inferior da tabela acima) e mesmo assim manter níveis razoáveis de heterose, pela utilização de reprodutores cruzados. Neste caso, a raça a ser mantida com porcentagem fixa deve estar representada em todos os tipos de reprodutores envolvidos no cruzamento.

### *Fêmeas de Reposição*

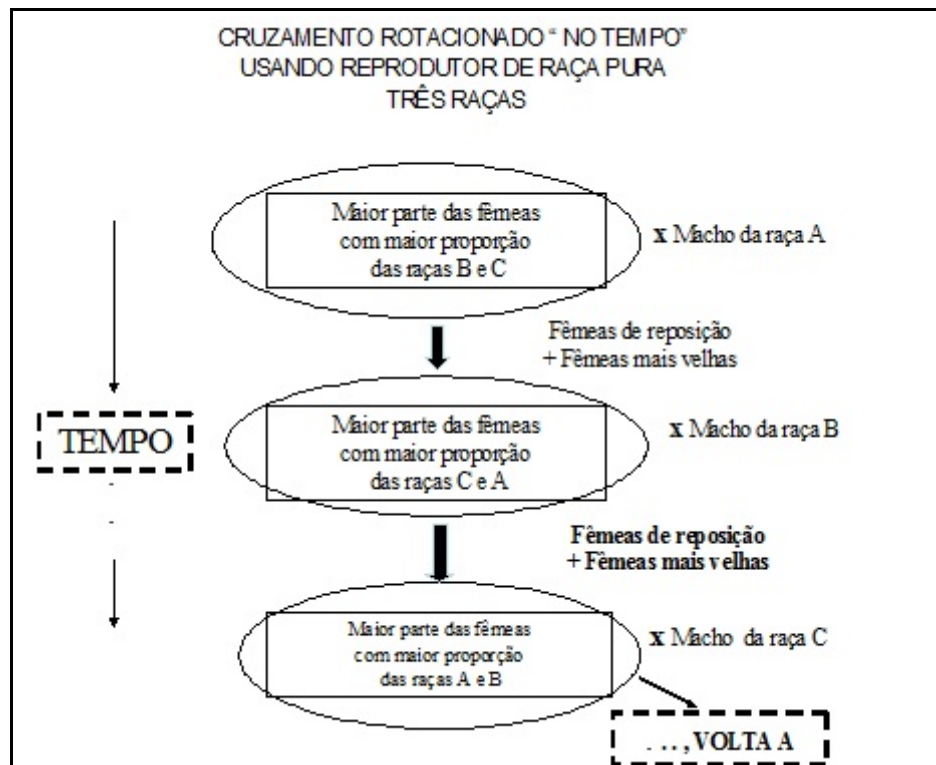
Nestes dois critérios os sistemas com reprodutores puros e os sistemas com reprodutores cruzados não diferem entre si. Ambos produzem suas próprias fêmeas de reposição e, em ambos, a simplicidade depende fundamentalmente do número de retiros (locais de reprodução, pastos, currais etc), o que é função do número de raças envolvidas no cruzamento. O rotacionado com reprodutores cruzados pode levar uma certa vantagem, considerando que ele produz mais heterose por retiro. Por exemplo, um rotacionado duplo usando reprodutores cruzados produz quase a mesma quantidade de heterose que um rotacionado triplo usando reprodutores puros.

## Acurácia da Predição Genética

O grande problema da utilização de reprodutores cruzados é a falta de informação sobre o seu mérito genético. Deve-se ressaltar, no entanto, que para os sistemas de produção brasileiros, em que a maior parte dos touros de raças européia utilizados não tem avaliação genética, este critério não serve de comparação. O maior problema na utilização de touros cruzados é a falta de tradição e mesmo a falta de conhecimento de muitos criadores, e dos próprios técnicos de campo, em relação ao potencial genético deste tipo de reprodutores, inclusive existindo alguns mitos em relação à fertilidade dos reprodutores cruzados. Na realidade, no Brasil, a situação pode até ser considerada invertida, tendo reprodutores cruzados com DEP e acurácia. O programa de melhoramento genético de bovinos compostos, Montana, por exemplo, produz anualmente um bom número de bezerros de três ou mais raças, perfeitos para o cruzamento rotacionado. Infelizmente, pela falta de tradição e de conhecimento teórico, esses reprodutores não têm apelo comercial e são, assim, eliminados antes de se tornarem aptos à reprodução. Esses animais, se permanecessem no rebanho um pouquinho mais para obtenção das informações de sobreano, poderiam ser comercializados com DEP e acurácia. O mesmo poderia ocorrer com os reprodutores de duas raças. Bezerros cruzados, de duas raças, principalmente  $F_1$  de Nelore, são descartados em grande quantidade anualmente sem ter a chance de se tornarem reprodutores. Boa parte desses bezerros se tornariam reprodutores com alto mérito genético, excelentes para os cruzamentos rotacionados.

### ***Cruzamento Rotacionado No Tempo***

São cruzamentos rotacionados nos quais as raças de reprodutores são utilizadas em sequência, ou seja, são separadas pelo tempo. Sua principal vantagem em relação ao sistema espacial é a simplicidade. São muito utilizados nos sistemas de produção brasileiros.



## Atributos do Cruzamento Rotacionado “No Tempo”

### *Heterose*

Embora o rotacionado “no tempo” implique em um aumento de retrocruzamento em relação ao rotacionado espacial, a diferença nos níveis de heterose não é grande (Bourdon, 1997). Além disto, a heterose pode ser aumentada pela incorporação de novas raças na sequência. O rotacionado “no tempo” é muito flexível em relação a este aspecto.

O aumento de retrocruzamento está relacionado com o fechamento do ciclo, na troca de raça dos reprodutores. Se a raça dos reprodutores é trocada em intervalos longos (ciclo muito longo) algumas fêmeas jovens irão ser acasaladas com reprodutores da raça do pai. Por outro lado, se a raça dos reprodutores é trocada em intervalos curtos, o sistema completa o ciclo (ciclo muito curto) e algumas fêmeas mais velhas são acasaladas com reprodutores da raça do pai.

Apresenta-se, a seguir, uma simulação de acasalamento rotacionado “no tempo” em que são mostrados a troca de raça dos reprodutores e o conseqüente fechamento do ciclo.

### Fechamento do Ciclo na Troca de Raças dos Reprodutores

#### Simulação Com Três Raças de Reprodutores

##### 1º Ano

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2004

Touros da Raça **A** x Vacas da Raça **C**

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2005

Progênie: **AC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2005

Vacas

Bezerras

**C**

**AC(0)** - Safra 2005

\* (0) = bezerras mamando (menos de 1 ano)

##### 2º Ano

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2005

Touros da Raça **A** x Vacas da Raça **C**

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2006

Progênie: **AC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2006

Vacas

Bezerras\*

**C**

**AC(0)** - Safra 2006 e **AC(1)** - Safra 2005

\* (0) Bezerras mamando (com menos de 1 ano de idade); (1) Bezerras com 1 ano de idade

Simulação Com Três Raças de Reprodutores

**3º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2006

Touros da Raça **A** x Vacas da Raça **C**

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2007

Progênie: **AC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2007

Vacas e Novilhas

Bezerras

**C** - Vacas

**AC(0)** - Ssafra 2007

**AC(2)** - Safra 2005

**AC(1)** - Safra 2006

\* (0) Bezerras mamando; (1) Bezerras com 1 ano de idade; (2) Novilhas (com 2 anos de idade)

**4º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2007

Touros **A** x Vacas **C**    E    Touros **A** x Vacas **AC(2)**

Vacas jovens (**AC**) estariam sendo acasaladas com touros da mesma raça do pai

**Fazer Rotação da Raça do Touro**

As vacas jovens **AC** são  $\frac{1}{2}$  **A** :  $\frac{1}{2}$  **C**. O retrocruzamento com touros da raça **A** levaria a uma grande diminuição da heterozigose e consequente perda de heterose. A estratégia, portanto é mudar a raça do touro neste ponto. Assume-se aqui, no entanto, a reprodução de fêmeas se iniciando aos 2 anos. Se a reprodução iniciar aos 14 meses, a rotação da raça do touro teria que ocorrer no 3º ano.

**4º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2007

Touros **B** x Vacas **C**

Touros **B** x Vacas **AC**

Vacas Com Maior Proporção das Raças **A** e **C** Acasaladas Com Touro **B**\*

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2008

Progênie: **BC** e **BAC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2008

Vacas e Novilhas

Bezerras

**C** - Vacas

**AC(1)** - Safra 2007

**AC** - Vacas

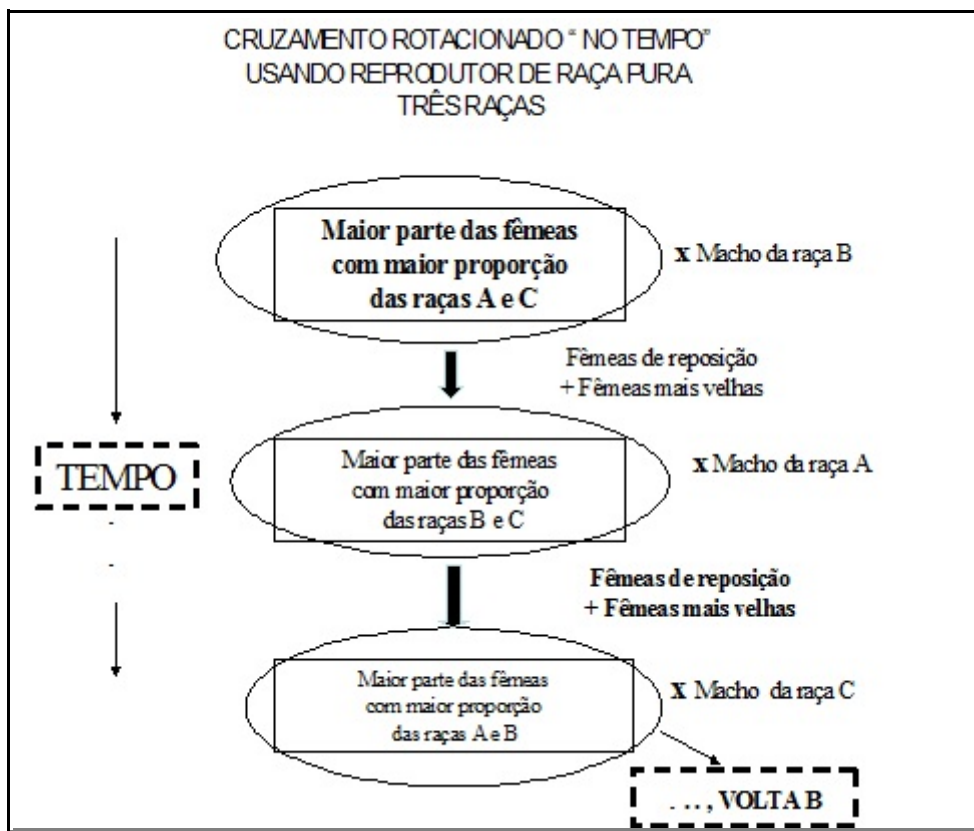
**BC(0)** - Safra 2008

**AC(2)** - Safra 2006

**BAC(0)** - Safra 2008



\*Vacas Com Maior Proporção das Raças **A** e **C** Acasaladas Com Touro **B**



Veja gráfico da página 95

### Simulação Com Três Raças de Reprodutores

**5º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2008

Touros **B** x Vacas **C**

Touros **B** x Vacas **AC**

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2009

Progenie: **BC** e **BAC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2009

Vacas e Novilhas

Bezerras

**C** - Vacas

**BC(0)** - Safra 2009

**AC** - Vacas

**BAC(0)** - Safra 2009

**AC(2)** - Safra 2007

**BC(1)** - Safra 2008

**BAC(1)** - Safra 2008

---

---

**6º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2009

Touros **B** x Vacas **C**

Touros **B** x Vacas **AC**

---

---

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2010

---

Progenie: **BC** e **BAC**

---

---

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2010

Vacas e Novilhas

Bezerras

**C** - Vacas

**BC(0)** - Safra 2010

**AC** - Vacas

**BAC(0)** - Safra 2010

**BC(2)** - Safra 2008

**BC(1)** - Safra 2009

**BAC(2)** - Safra 2008

**BAC(1)** - Safra 2009

---

---

---

---

**7º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2010

Touros **B** x Vacas **C**

Touros **B** x Vacas **AC**

Touros **B** x Vacas **BC(2)**

Touros **B** x Vacas **BAC(2)**

---

Vacas jovens (BC e BAC) estariam sendo acasaladas com touros da raça de seus pais.

O retrocruzamento com fêmeas  $\frac{1}{2}$  B implicaria em grande perda de heterose

**Fazer, Então, a Rotação da Raça do Touro**

Descartar antes as vacas C remanescentes (que já são vacas relativamente velhas e poucas)

---

---

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2010

Touros **B** x Vacas **AC**

Touros **B** x Vacas **BC(2)**

Touros **B** x Vacas **BAC(2)**

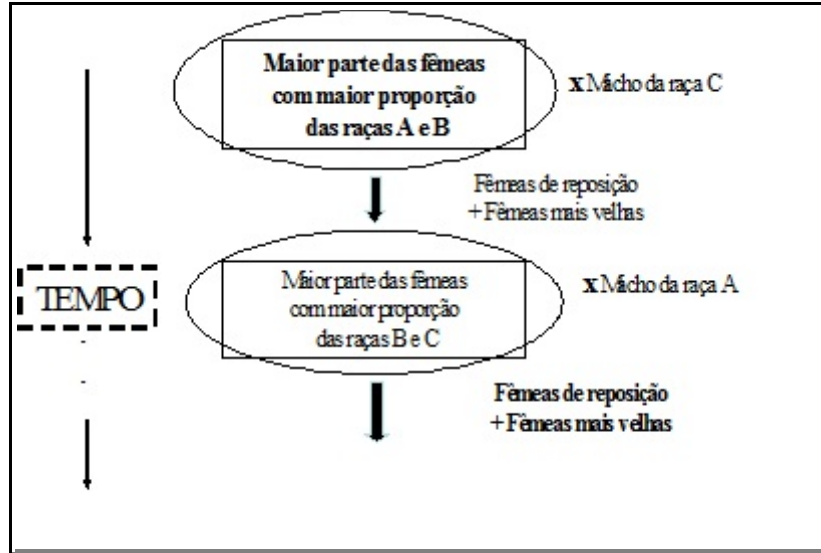
Vacas Com Maior Proporção das Raças **A** e **B** Acasaladas Com Touros **C**

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2011

Progenie: **CAC** e **CBC** e **CBAC**

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2011

Vacas e Novilhas	Bezerras
<b>AC</b> - Vacas	<b>BC(1)</b> - Safra 2010
<b>BC</b> - Vacas	<b>BAC(1)</b> - Safra 2010
<b>BAC</b> - Vacas	<b>CAC(0)</b> - Safra 2011
<b>BC(2)</b> - Safra 2009	<b>CBC(0)</b> - Safra 2011
<b>BAC(2)</b> - Safra 2009	<b>CBAC(0)</b> - Safra 2011



Veja gráfico da página 95

Como o touro **C** é da mesma raça que as fêmeas fundadoras (nos sistemas de criação brasileiros típicos, a raça **C** seria zebuína, Nelore, por exemplo), ao utilizar o touro **C** já iria ocorrer retrocruzamento. Isto no entanto, é inevitável no cruzamento rotacionado. Sempre haverá certo grau de retrocruzamento, com uma parte da população perdendo heterose.

---

---

**8º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2011

Touros **C** x VACAS **AC**

Touros **C** x VACAS **BC**

Touros **C** x VACAS **BAC**

Vacas Com Maior Proporção das Raças **A** e **B** Acasaladas Com Touros **C**

---

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2012

Progenie: **CAC** e **CBC** e **CBAC**

---

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2012

Vacas e Novilhas

Bezerras

---

**AC** - Vacas

**CAC(0)** - Safra 2012

**BC** - Vacas

**CBC(0)** - Safra 2012

**BAC** - Vacas

**CBAC(0)** - Safra 2012

**BC(2)** - Safra 2010

**CAC(1)** - Safra 2011

**BAC(2)** - Safra 2010

**CBC(1)** - Safra 2011

**CBAC(1)** - Safra 2011

---

---

---

---

**9º Ano**

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2012

Touros **C** x Vacas **AC**

Touros **C** x Vacas **BC**

Touros **C** x Vacas **BAC**

Vacas Com Maior Proporção das Raças **A** e **B** Acasaladas Com Touros **C**

---

Nascimento: Outubro a Dezembro de 2013

Progenie: **CAC** e **CBC** e **CBAC**

---

## 9º Ano

Fêmeas no Rebanho em Novembro de 2013

Vacas e Novilhas	Bezerras
<b>AC</b> - Vacas	<b>CAC(0)</b> - Safra 2013
<b>BC</b> - Vacas	<b>CBC(0)</b> - Safra 2013
<b>BAC</b> - Vacas	<b>CBAC(0)</b> - Safra 2013
<b>CAC(2)</b> - Safra 2011	<b>CAC(1)</b> - Safra 2012
<b>CBC(2)</b> - Safra 2011	<b>CBC(1)</b> - Safra 2012
<b>CBAC(2)</b> - Safra 2011	<b>CBAC(1)</b> - Safra 2012

## 10º Ano

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2013

Touros **C** x Vacas **AC**

Touros **C** x Vacas **BC**

Touros **C** x Vacas **BAC**

Touros **C** x Vacas **CAC**

Touros **C** x Vacas **CBC**

Touros **C** x Vacas **CBAC**

No 10º ano, vacas jovens (**CAC**, **CBC** e **CBAC**) estariam sendo acasaladas com touros da raça dos seus pais (**C**). Portanto, a estratégia é não mais utilizar o touro **C**. Recomeçar o ciclo, voltando o touro **A**. Antes, porém descartar as vacas **AC** (já relativamente velhas), para que elas não sejam acasaladas com touros da raça dos pais (**A**)

**Fazer, Então, a Rotação da Raça do Touro**

## 10º Ano

Fechamento do Ciclo (Volta da Raça **A** Inicial)

Acasalamento: Novembro/Dezembro de 2013

Touros **A** x Vacas **BC**

Touros **A** x Vacas **BAC**

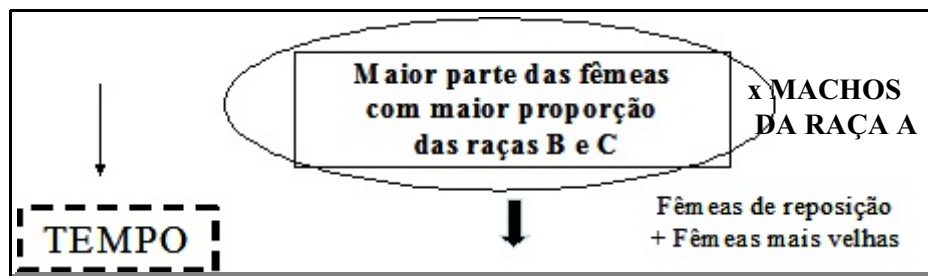
Touros **A** x Vacas **CAC**

Touros **A** x Vacas **CBC**

Touros **A** x Vacas **CBAC**

Vacas Com Maior Proporção das Raças **B** e **C** Acasaladas Com Touros **A**

\*Vacas Com Maior Proporção das Raças B e C Acasaladas Com Touro A



Veja página 95

### *Complementaridade e Uniformidade - Fêmeas de Reposição e Acurácia*

Todos esses atributos no rotacionado temporal são muito semelhantes ao rotacionado espacial.

A substituição dos reprodutores de raça pura por reprodutores cruzados tem o mesmo efeito que no rotacionado espacial.

### *Simplicidade*

Os rotacionados “no tempo” são muito mais simples do que os rotacionados espaciais. Requerem apenas um retiro com um local de reprodução (dois se as fêmeas jovens forem ser acasaladas separadamente).

É adequado para uso de sistemas de produção intensificados, com rotação de pastagens (grandes densidades de animais e curta duração do pastejo). E é também adequado para pequenos rebanhos, que às vezes utilizam apenas um reprodutor por safra.

### **Atributos do Sistema Rotacionado - Resumo (Bourdon, 1997)**

Sistema	H	C	U	F	S	A
Rotacionado Espacial Duplo ♂ Puro	“+”	-	V	“+”	“+”	?+
Rotacionado Espacial Triplo ♂ Puro	“+”	-	V	“+”	-	?+
Rotacionado Espacial ♂ Cruzado	“+”	“+”	“+”	“+”	V	?+
Rotacionado “No Tempo” ♂ Puro	“+”	-	“V”	“+”	“++”	?+
Rotacionado “No Tempo” ♂ Cruzado	“+”	“+”	“+”	“+”	“++”	?+

H = Heterose; C = Complementaridade; U = Uniformidade; F = Fêmeas de Reposição; S = Simplicidade;

A = Acurácia da Predição Genética

“+” = bom; “++” = muito bom; V = variável;

“?+” = Pode ser bom ou não, dependendo da avaliação genética dos touros

## ***Cruzamento Terminal***

Tipo de sistema no qual fêmeas puras ou cruzadas de raças maternais são acasaladas com machos de raças paternais para a produção eficiente de animais de abate. Neste sistema, machos e fêmeas são destinados ao abate.

### **Raça Maternal**

Raças cujas fêmeas têm boas características maternais, como taxa de concepção, tamanho de ninhada, habilidade maternas, produção de leite etc.

### **Raça Paternal**

Raças nas quais os machos têm alto desempenho para características como taxa de crescimento, qualidade de carcaça etc (características consideradas paternais).

Os cruzamentos terminais produzem grande quantidade de heterose, mas seu objetivo principal é a utilização da complementaridade entre raças. Este tipo de cruzamento é especialmente recomendado quando o sistema requer, em termos de ambiente ou por questões econômicas, um tipo biológico de vacas, e o mercado demanda outro tipo. Por exemplo, vacas pequenas podem ser mais econômicas no sistema de produção, mas os frigoríficos exigem que as caracaça tenham um padrão de 17 ou 18 arrobas.

## **Cruzamento Terminal Estático**

Sistema no qual as fêmeas de reposição são compradas ou produzidas separadamente em outra população. É um sistema muito comum para suínos e aves em que as empresas fomentadoras (em geral, empresas de melhoramento genético) fornecem aos seus clientes as fêmeas puras ou cruzadas com características maternais e os machos terminais.

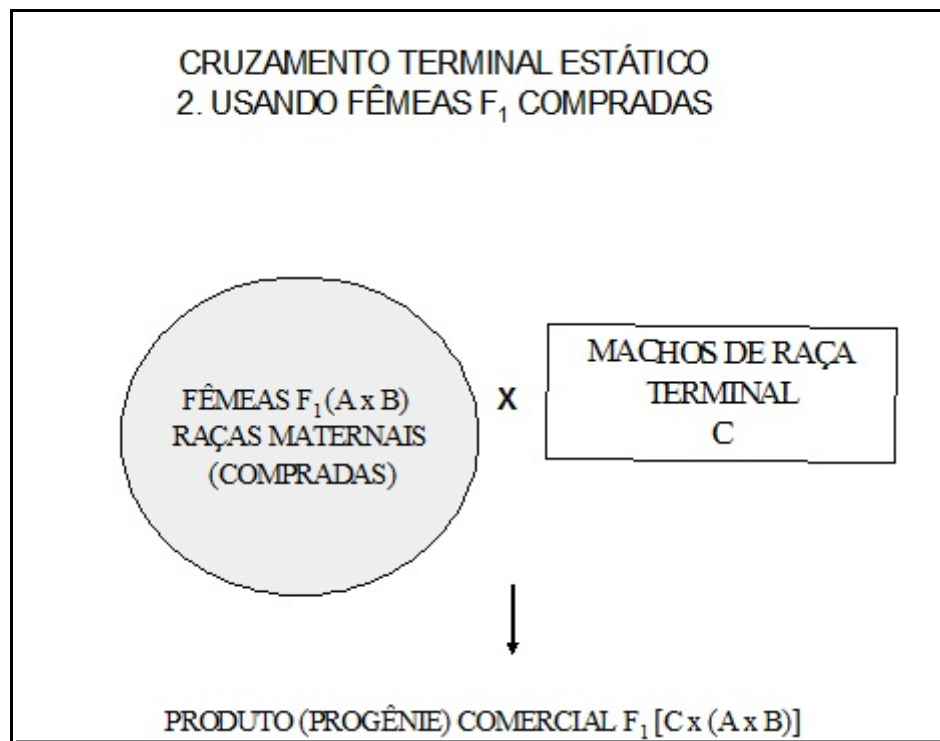
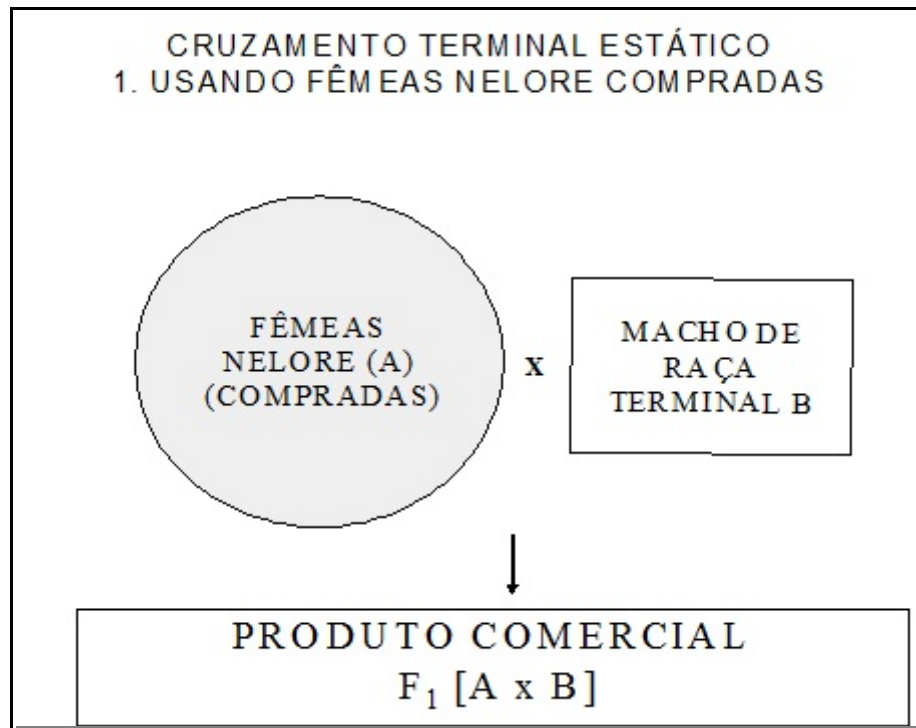
O grande problema em bovinos é a aquisição de fêmeas. Fêmeas Nelore são um pouco menos difícil de adquirir, embora não haja garantias de obtenção de fêmeas com bom mérito genético, além de certo risco sanitário. A compra de fêmeas  $F_1$  maternais ( $F_1$  Nelore x Angus, por exemplo) seria altamente desejável num sistema de cruzamento terminal. No entanto, a obtenção desse tipo de fêmeas no mercado brasileiro é absolutamente inviável, pois elas, em princípio, não existem. Nas páginas seguintes são apresentados alguns esquemas de cruzamento Terminal Estático.

### *Atributos dos Cruzamentos Terminais Estáticos*

#### *Heterose*

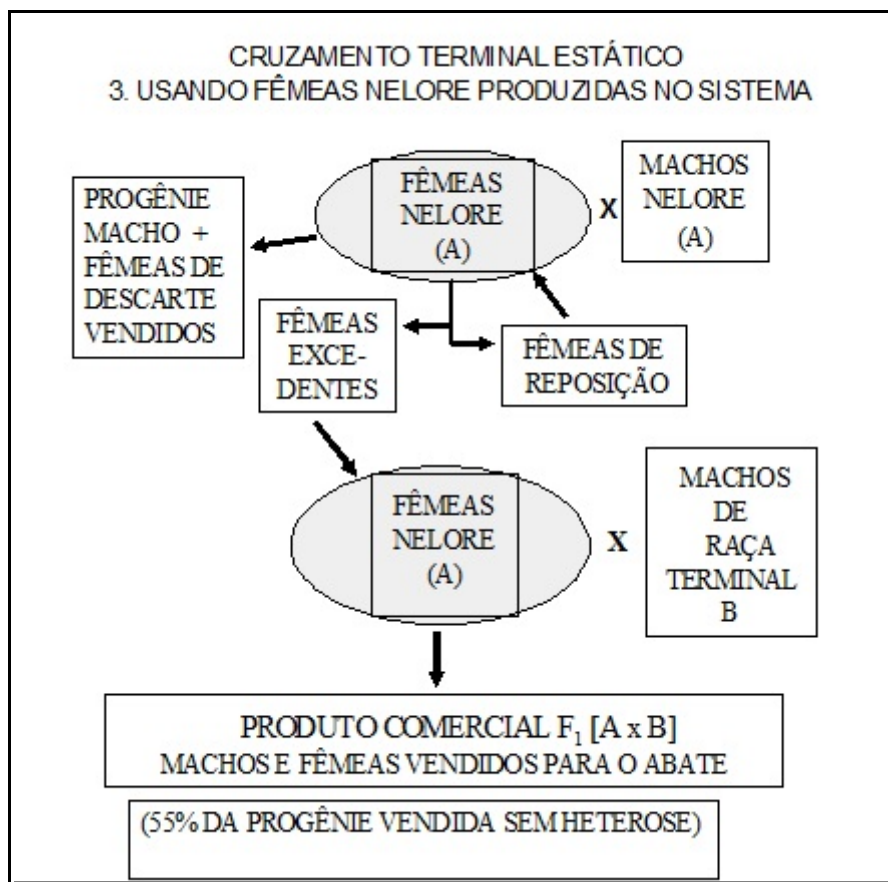
No sistema com compra de fêmeas, 100% da heterose direta máxima e 100% da heterose materna máxima. No sistema com produção de fêmeas de reposição, 100% da heterose máxima no cruzamento terminal. Usando reprodutores  $F_1$  obtém-se 100% da heterose paterna máxima. Todavia, se a população de raça pura for considerada, a heterose do sistema completo é muito menor.

## Esquemas de Cruzamento Terminal Estático





## Esquema de Cruzamento Terminal Estático



### *Atributos dos Cruzamentos Terminais Estáticos*

#### *Complementaridade*

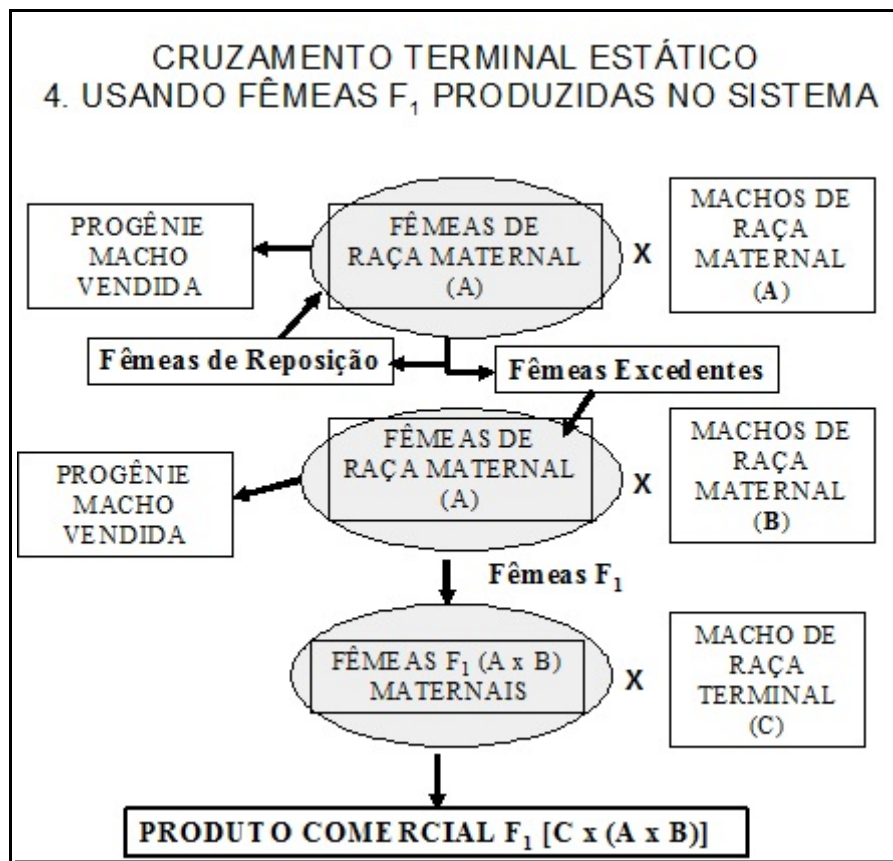
Os sistemas terminais produzem grande quantidade de heterose do tipo reprodutor x matriz. No sistema com compra de fêmeas de reposição, cada progênie se beneficia dessa heterose. No sistema com produção de fêmeas de reposição, os produtos do cruzamento terminal se beneficiam muito, as fêmeas  $F_1$  (AxB) maternas se beneficiam um pouco e os produtos de raça pura não se beneficiam em nada.

#### *Uniformidade*

A composição racial dos produtos do cruzamento terminal é constante, o que implica em animais com o mesmo padrão de desempenho, ou seja, uniformes. No sistema com compra de fêmeas de reposição, todos os produtos são de reprodutores terminais e portanto devem ser uniformes. Para as fêmeas  $F_1$  (AxB) adquiridas, a uniformidade depende de como foram produzidas na origem.

Nos sistemas com produção das fêmeas de reposição, as progênies são de vários tipos: animais puros,  $F_1$  maternas e  $F_1$  terminais, cada tipo diferente um do outro, mas, dentro de cada tipo, os animais são uniformes.

## Esquema de Cruzamento Terminal Estático



### *Atributos dos Cruzamento Terminais Estáticos*

#### *Fêmeas de Reposição*

O ideal no cruzamento terminal seria a compra de fêmeas de reposição. Estas fêmeas podem não estar disponíveis no sistema ou serem muito caras. Em bovinos, a maioria dos criadores preferem que essas fêmeas sejam resultantes de suas próprias decisões de acasalamento. Resta, então, produzir as fêmeas no próprio sistema pagando o preço relativo à diminuição da heterose do sistema completo e da complementaridade, além de perda em simplicidade do sistema.

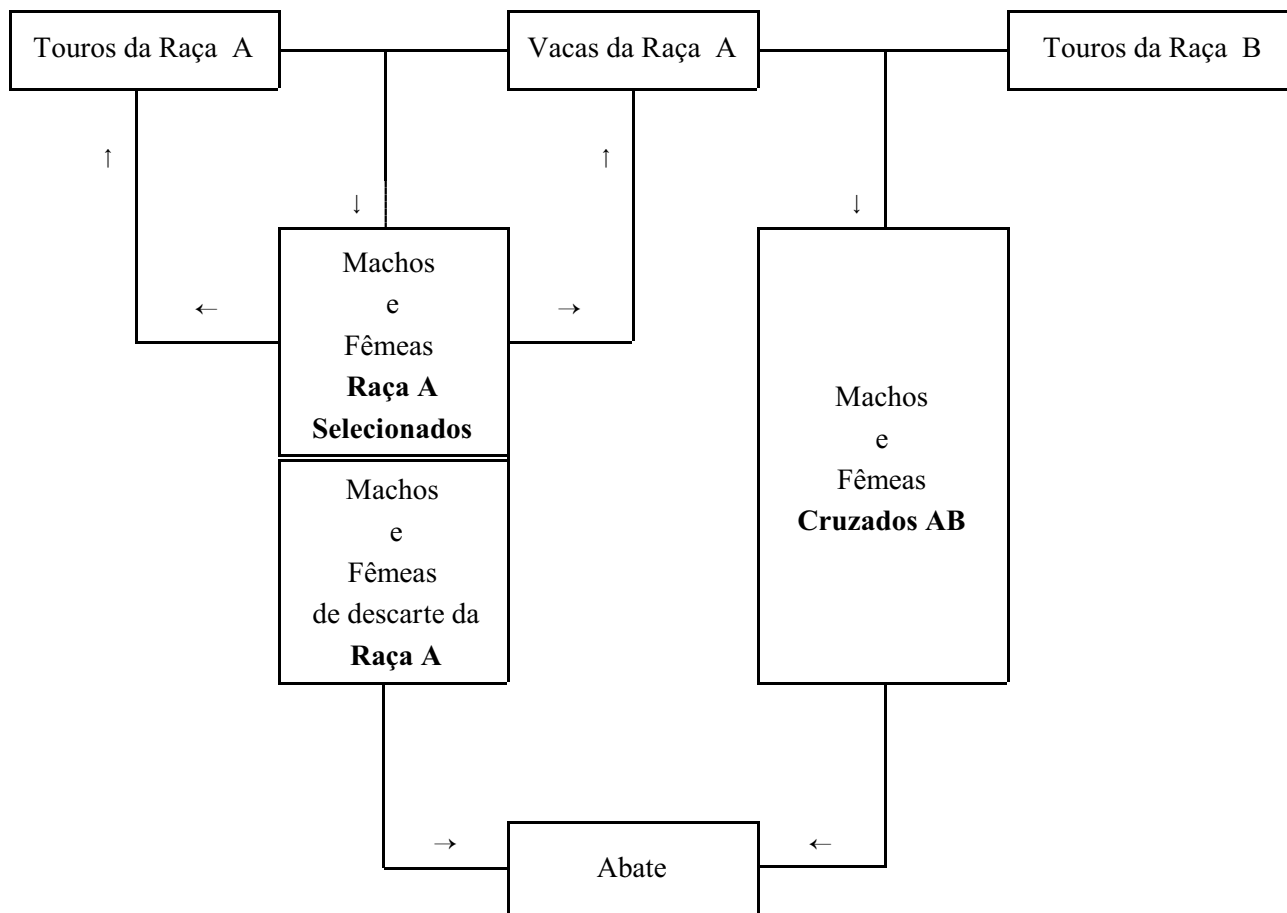
#### *Simplicidade*

O sistema com compra de fêmeas é muito simples. Funciona bem tanto para rebanhos grandes quanto para pequenos.

O sistema com produção de fêmeas de reposição tendem a ser complicados por integrar várias populações diferentes sendo criadas ao mesmo tempo. É um sistema viável apenas para empresas (criadores) bem estruturadas técnica e financeiramente.

Como em todos os sistemas de cruzamento, depende da acurácia da predição genética dos touros utilizados. A disponibilidade de touros de raças européias com avaliação genética não é muito grande no Brasil.

**Esquema Alternativo de Cruzamento Terminal Estático**



### ***Cruzamentos Rota-Terminais***

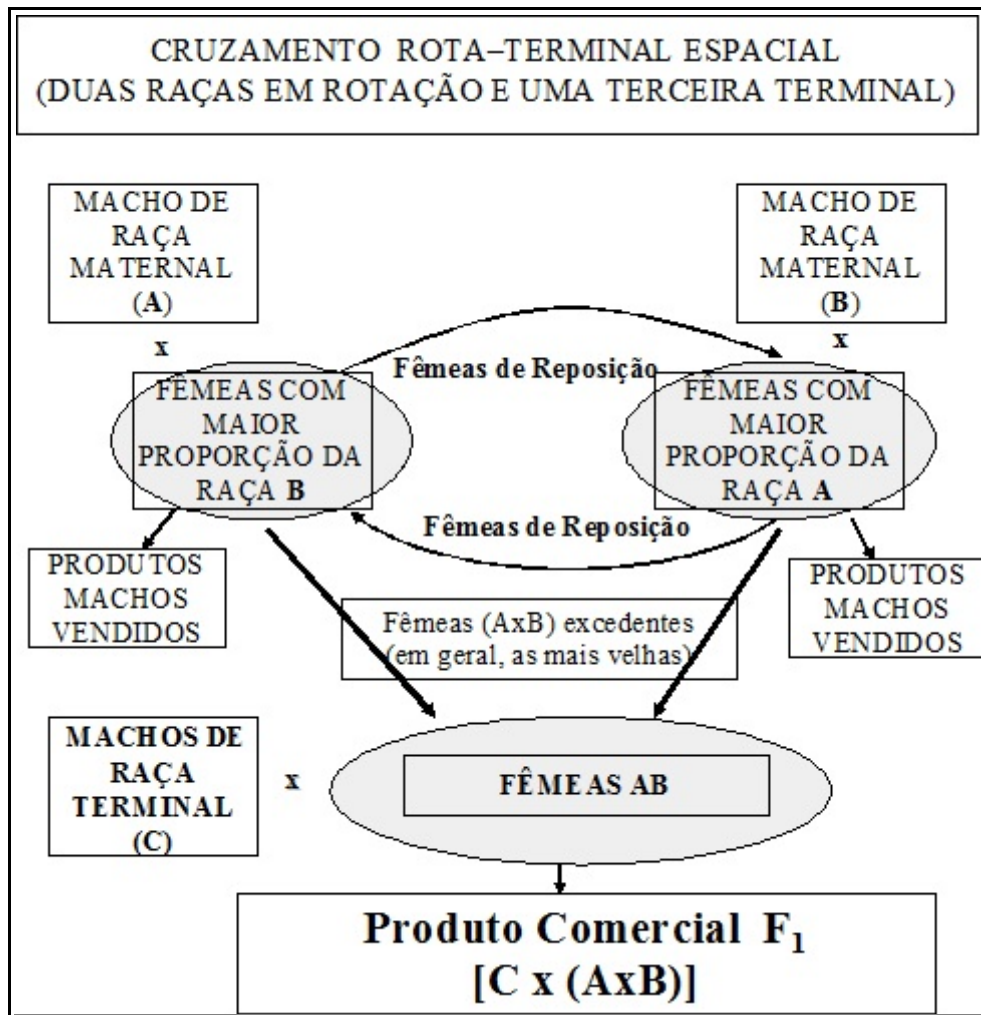
São sistemas de cruzamento delineados para solucionar o problema de reposição de fêmeas do cruzamento terminal estático. Combina um sistema rotacionado de raças maternais para produção das fêmeas com a utilização de touros de raças paternais (touros terminais) para produção dos animais de abate.

A parte rotacionada do sistema pode ser de qualquer tipo (espacial ou temporal, com reprodutores puros ou cruzados) mas sempre usando raças maternais.

Fêmeas jovens são, em geral, acasaladas com reprodutores de raças maternais para evitar problemas de distocia. As fêmeas mais velhas são acasaladas com reprodutores terminais para produção do animais comerciais (animais de abate).

Um sistema deste tipo poderia ser, por exemplo, um rotacionado Nelore x Angus combinado com a utilização de touros Simental como terminais. Touros Montana com composição racial adequada poderiam também ser utilizados como raça terminal.

### **Esquema de Cruzamento Rota-Terminal**



## *Atributos dos Cruzamentos Rota-Terminais*

### *Heterose, Complementaridade e Fêmeas de Reposição*

Os rota-terminais produzem mais heterose e complementaridade dos que os sistemas rotacionados comparáveis, porém, menos do que os terminais estáticos.

Em relação às fêmeas de reposição, os rota-terminais são intermediários em relação aos rotacionados e os terminais estáticos. São capazes de produzir as fêmeas de reposição, mas é uma tarefa difícil, pelo fato de apenas parte do rebanho ser acasalada com esta finalidade. Comparado com o rotacionado puro, maior proporção de fêmeas jovens de raças maternais precisam ser mantidas como reposição, diminuindo o seu diferencial de seleção.

### *Uniformidade*

Os cruzamento rota-terminais produzem dois tipos de animais: terminais e maternais, muito diferentes um do outro. Os produtos terminais tendem a ser uniformes. Na progênie maternal, a uniformidade depende de como as raças foram combinadas no rotacionado.

### *Simplicidade*

O sistema não é simples, muito pelo contrário. Além da complexidade do rotacionado, exige ainda mais um local para acomodar a parte terminal do sistema. Pode se tornar mais simples pela adoção do rotacionado “no tempo”. Se for possível a utilização de inseminação artificial na parte terminal, logicamente haverá maior simplicidade.

Todas as discussões sobre as estratégias de cruzamento, até aqui, foram baseadas na utilização de touros em monta natural. A utilização de inseminação artificial tornaria todos os sistemas mais simples. No entanto, esta prática ainda é muito pouco utilizada em bovinos de corte.

### *Acurácia da Predição Genética*

A acurácia da predição genética, como sempre, depende da origem dos reprodutores (com ou sem avaliação genética).

## ***Bovinos Compostos***

Os programas de cruzamento em países de clima tropical ou subtropical enfrentam uma série de problemas de ordem prática para os criadores:

1. Os touros de raças européias, exatamente aqueles para os quais a heterose é maior, apresentam limitada fertilidade e longevidade muito curta como reprodutores em regime de monta natural. Este fator é limitante num país em que a inseminação artificial é adotada em menos de 5% do rebanho;

2. Os cruzamentos rotacionais, que usam duas ou mais raças alternadamente, têm, em médio prazo, um manejo extremamente complicado, levando a muitos erros de acasalamentos;

3. O aumento da proporção de genes de raças européias reduz progressivamente a adaptação aos trópicos e aumenta a sensibilidade dos animais à infestação por ecto e endo-parasitas, tornando-os menos produtivos;

4. As fêmeas  $F_1$ , provenientes do cruzamento de reprodutores *Bos taurus taurus* com vacas azebuadas, comuns na pecuária brasileira, são muito precoces e produtivas, mas o criador tem um enigma a decifrar: qual macho deve ser acasalado a elas? Se um macho zebuino for utilizado, perder-se-á, nos produtos, parte da produtividade e precocidade obtidas pelo cruzamento, já que existe significativa perda de heterose. Por outro lado, se for utilizado um touro de raça européia, os produtos perderão boa parte da adaptação ao ambiente tropical;

5. Experimentos demonstraram existir tanta variabilidade dentro das raças quanto entre as raças o que quer dizer que o sucesso ou fracasso do programa dependerá da escolha dos touros (Koch et al., 1989).

Uma das opções para obtenção de heterose, evitando-se os problemas acima mencionados, seria a formação de raças ou populações compostas que são grupamentos genéticos formados pelo cruzamento de duas ou mais raças com o objetivo de explorar a heterose e a complementaridade entre elas e que continuam mantendo níveis elevados de heterose nas gerações sucessivas de acasalamentos “inter si”.

As populações de compostos vêm sendo desenvolvidos por vários grupos de pesquisa, mas os resultados mais expressivos são evidenciados nos experimentos realizados pelo USMARC, localizado em Clay Center, Nebraska, Estados Unidos (Koch et al., 1989; Cundiff et al., 1993, 1997, 1998).

Os compostos podem ser fechados, formando raças compostas ou sintéticas, ou abertos. Nos compostos abertos, não há as preocupações relativas ao estabelecimento de uma raça, como livro de registro e demais formalidades.. São formados com o potencial de reter heterose no acasalamento “inter si”, mas podem, no entanto, ser utilizados em cruzamento rotacionado ou mesmo no cruzamento terminal.

## **Compostos Simples**

É um sistema que envolve uma população única, como se fosse uma única raça (“raça pura”). É a forma mais simples de utilização de animais compostos em sistemas de produção comerciais. Todos os acasalamentos ocorrem dentro da população composta, como se fosse um acasalamento dentro de qualquer raça.

### *Atributos dos Compostos Simples*

#### *Heterose*

Os compostos podem produzir quantidade considerável de heterose, dependendo do número e da

proporção das raças utilizadas em sua formação.

Um composto de oito raças retém 87,5% da heterose máxima. Seria possível obter ainda mais heterose utilizando maior número de raças. Pode ser difícil, no entanto, encontrar tantas raças apropriadas para formação do composto. Nem sempre o ganho em heterose, obtido pela adição de mais uma raça, compensa a perda de valor genético causada por esta adição.

Nem sempre os compostos produzem os níveis esperados de heterose. A equação para predição da heterose retida é válida se atendidas as suposições do modelo de dominância. Ocorrendo perdas significativas por recombinação gênica, a heterose nas gerações avançadas dos compostos continuará declinando até atingir o equilíbrio. Essas perdas podem ocorrer em algumas características e em algumas combinações de raças.

### ***Heterozigose ( $H_{TZ}$ ) Retida Nos Compostos***

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i r_j \quad \text{para } i = j$$

Nos compostos, no entanto,  $r_i = r_j$  (reprodutor e matriz de um mesmo composto têm a mesma composição racial)

Assim,

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i^2$$

Em que,

$r_i$  = proporção da  $i$ -ésima raça

$n$  = número de raças no composto

**Composto de Duas Raças:  $\frac{1}{2}A : \frac{1}{2}B$**

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i^2 = 1 - [(0,5)^2 + (0,5)^2] = 1 - 0,50 = 0,50 = 50\%$$

**Composto de Três Raças:  $\frac{5}{8}A : \frac{3}{8}B$**

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i^2 = 1 - [(0,625)^2 + (0,375)^2] = 1 - 0,53 = 0,47 = 47\%$$

**Composto de Quatro Raças:  $\frac{1}{4}A : \frac{1}{4}B : \frac{1}{4}C : \frac{1}{4}D$**

$$H_{TZ} = 1 - \sum_{i=1}^n r_i^2 = 1 - [(0,25)^2 + (0,25)^2 + (0,25)^2 + (0,25)^2] = 1 - 0,25 = 0,75 = 75\%$$

### ***Heterose Retida***

*A heterose será proporcional à heterozigose*

Cálculo da Heterose nos Compostos Usando a Equação Completa

**Equação Completa**

$$H_0 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n r_i r_j H_{ij} F_1$$

Em que,

$H_0$  = Heterose direta para o composto

$n$  = número de raças envolvidas no composto

$r_i$  = proporção da  $i$ -ésima raça paterna

$r_j$  = proporção da  $i$ -ésima raça materna

$H_{ij} F_1$  = Heterose do  $F_1$  para o cruzamento entre as raças  $i$  e  $j$

Cálculo da Heterose no Composto de Quatro Raças:  $\frac{1}{4}A : \frac{1}{4}B : \frac{1}{4}C : \frac{1}{4}D$

Composição Racial

Raça do Macho				x	Raça da Fêmea			
i					j			
1	2	3	4	x	1	2	3	4
A	B	C	D		A	B	C	D
0,25	0,25	0,25	0,25		0,25	0,25	0,25	0,25

Heteroses do  $F_1$

$H_{11}(F_1) = H_{AA} = 0,0$	$H_{21}(F_1) = H_{BA} = 8,0$	$H_{31}(F_1) = H_{CA} = 5,0$	$H_{41}(F_1) = H_{DA} = 3,0$
$H_{12}(F_1) = H_{AB} = 8,0$	$H_{22}(F_1) = H_{BB} = 0,0$	$H_{32}(F_1) = H_{CB} = 4,0$	$H_{42}(F_1) = H_{DB} = 2,0$
$H_{13}(F_1) = H_{AC} = 5,0$	$H_{23}(F_1) = H_{BC} = 4,0$	$H_{33}(F_1) = H_{CC} = 0,0$	$H_{43}(F_1) = H_{DC} = 1,0$
$H_{14}(F_1) = H_{AD} = 3,0$	$H_{24}(F_1) = H_{BD} = 2,0$	$H_{34}(F_1) = H_{CD} = 1,0$	$H_{44}(F_1) = H_{DD} = 0,0$



Cálculo da Heterose no Composto de Quatro Raças:  $\frac{1}{4}A : \frac{1}{4}B : \frac{1}{4}C : \frac{1}{4}D$

$$H_0 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n r_i r_j H_{ij} F_1 \quad (i = 1, 2, 3, 4 ; j = 1, 2, 3, 4)$$

$$\begin{aligned}
 H_0 = & r_1 \times r_1 = 0,25 \times 0,25 (0,00) = 0,0625 \times 0,00 = 0,0000 + \\
 & r_1 \times r_2 = 0,25 \times 0,25 (8,00) = 0,0625 \times 8,00 = 0,5000 + \\
 & r_1 \times r_3 = 0,25 \times 0,25 (5,00) = 0,0625 \times 5,00 = 0,3125 + \\
 & r_1 \times r_4 = 0,25 \times 0,25 (3,00) = 0,0625 \times 3,00 = 0,1875 + \\
 & r_2 \times r_1 = 0,25 \times 0,25 (8,00) = 0,0625 \times 8,00 = 0,5000 + \\
 & r_2 \times r_2 = 0,25 \times 0,25 (0,00) = 0,0625 \times 0,00 = 0,0000 + \\
 & r_2 \times r_3 = 0,25 \times 0,25 (4,00) = 0,0625 \times 4,00 = 0,2500 + \\
 & r_2 \times r_4 = 0,25 \times 0,25 (2,00) = 0,0625 \times 2,00 = 0,1250 + \\
 & r_3 \times r_1 = 0,25 \times 0,25 (5,00) = 0,0625 \times 5,00 = 0,3125 + \\
 & r_3 \times r_2 = 0,25 \times 0,25 (4,00) = 0,0625 \times 4,00 = 0,2500 + \\
 & r_3 \times r_3 = 0,25 \times 0,25 (0,00) = 0,0625 \times 0,00 = 0,0000 + \\
 & r_3 \times r_4 = 0,25 \times 0,25 (1,00) = 0,0625 \times 1,00 = 0,0625 + \\
 & r_4 \times r_1 = 0,25 \times 0,25 (3,00) = 0,0625 \times 3,00 = 0,1875 + \\
 & r_4 \times r_2 = 0,25 \times 0,25 (2,00) = 0,0625 \times 2,00 = 0,1250 + \\
 & r_4 \times r_3 = 0,25 \times 0,25 (1,00) = 0,0625 \times 1,00 = 0,0625 + \\
 & r_4 \times r_4 = 0,25 \times 0,25 (0,00) = 0,0625 \times 0,00 = 0,0000 = 2,875
 \end{aligned}$$

$$H_0 = 2,875\text{kg}$$

#### Interpretação

Espera-se que a média da progênie do composto seja 2,875 kg superior a média das progênies das quatro raças envolvidas.

Retenção de Heterose de Acordo Com o Tipo de Cruzamento - Adaptado de Gregory et al. (1995)

TIPO DE CRUZAMENTO	% H (F <sub>1</sub> )
Rotacionado de duas raças	66,7
Rotacionado de três raças	85,7
Rotacionado de quatro raças	93,3
Composto de duas raças	50,0
Composto de três raças	62,5
Composto de quatro raças	75,0
Composto de cinco raças	78,1
Composto de seis raças	81,3
Composto de sete raças	85,2
Composto de oito raças	87,5

Resultados Experimentais (MARC - Nebraska)

Característica	Machos			Fêmeas		
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub> e F <sub>4</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub> e F <sub>4</sub>
Peso ao nascer (kg)	1,4	2,3	2,3	1,8	2,2	2,3
Peso à desmama (kg)	0,4	15,5	15,3	18,0	14,8	14,7
Peso aos 12 meses (kg)	28,8	26,6	27,1	26,0	23,3	23,6
Altura aos 12 meses (cm)	2,4	1,6	1,9	2,0	1,5	1,8
Escore de Conformação (ud)	-	0,4	0,2	0,7	0,5	0,4

*Atributos dos Compostos Simples*

*Complementaridade*

Se o composto for formado por raças de tipos biológicos similares como parece comum nos Estados Unidos (Bourdon, 1997), haverá pouca oportunidade para a complementaridade do tipo reprodutor x matriz. Este não parece ser o caso, entretanto, no composto Montana brasileiro. O Montana inclui raças de tipos biológicos diferentes como as raças britânicas (Angus, por exemplo) e da Europa continental (Simental, por exemplo), além das raças zebuínas como a Nelore e raças de *Bos taurus* adaptadas aos trópicos como a Bonsmara e a Senepol. Portanto, no composto Montana há oportunidade para este tipo de complementaridade.

De qualquer forma, o grande atributo dos compostos é a complementaridade explorada em sua formação (complementaridade no rebanho de seleção). Esta complementaridade passa a ser inerente a cada indivíduo, fazendo parte do seu genoma. Por exemplo, um composto Senepol x Nelore teria a complementaridade equivalente à que seria obtida no cruzamento rotacionado senepol x Nelore. Enquanto raças como a Senepol e a Nelore podem ser extremas em uma ou outra característica, uma população composta, contendo proporções adequadas de cada uma raças poderia explorar de forma ideal o seu potencial genético.

*Uniformidade*

Os compostos não apresentam grande variação na composição racial ao longo das gerações, por isto, são muito mais uniformes do que os produtos de cruzamentos rotacionados. Em geral apresentam segregação apenas para características qualitativas, como pelagem e chifres, para as quais não são uniformes. Para características de interesse econômico, no entanto, os compostos podem ser tão uniformes quanto as raças puras que lhes deram origem.

Nas populações compostas “abertas”, como Montana, os indivíduos formados por poucas raças podem apresentar certa variação no fenótipo. Por exemplo, um touro Montana 4840, filho de Senepol (1/4

Nelore + 1/2 Senepol + 1/4 Rede Angus) tem “cara”de Senepol (mocho, mais delicado e sem pelos) enquanto que um 4840, filho de Bonsmara (1/4 Nelore + 1/2 Bonsmara + 1/4 Rede Angus) tem cara mais pesada e mais pelos.

Se um Montana 4840 (1/4 Nelore + 1/2 Adaptado + 1/4 Britânico) envolver mais raças em sua formação, a contribuição de cada raça diminui e fica praticamente impossível identificar visualmente as raças ou separar os que têm Senepol como raça adaptada dos que têm Bonsmara como adaptada.

Resultados experimentais obtidos pelo MARC (Clay Center - Nebraska) confirmam a uniformidade dos compostos (vide tabela abaixo).

*Uniformidade nos Compostos - Resultados Experimentais (MARC - Nebraska)*

Desvio-padrão genético ( $\sigma_g$ ) e coeficiente de variação fenotípica (CV) nas raças puras (RAÇAS) e nos compostos (COMP) para machos e fêmeas.

Característica	Machos				Fêmeas			
	Raças		Comp		Raças		Comp	
	$\sigma_g$	cv	$\sigma_g$	cv	$\sigma_g$	cv	$\sigma_g$	cv
Peso ao nascer (kg)	3,5	0,11	3,2	0,12	3,1	0,11	2,9	0,12
Peso à desmama (kg)	11,0	0,09	11,8	0,09	12,3	0,09	9,6	0,09
Peso aos 12 meses (kg)	21,4	0,08	20,0	0,08	19,0	0,09	16,7	0,09
Altura aos 12 meses (cm)	2,1	0,03	2,4	0,03	2,1	0,03	2,3	0,03
Perímetro escrotal (cm)	1,5	0,07	1,6	0,07	-	-	-	-
Idade à puberdade	-	-	-	-	15,7	0,08	13,6	0,07
Período de gestação (dias)	2,7	0,01	2,6	0,01	2,2	0,01	2,8	0,01

## *Padronização do Gado Comercial Usando Compostos*

A falta de padronização nas carcaças de bovinos no Brasil, segundo reclamações dos frigoríficos, pode ser atribuída, em grande parte, às decisões inadequadas de cruzamentos tomadas pelos criadores comerciais.

Os bovinos compostos são uma grande opção para solucionar esse problema, pois em sua formação, a decisão sobre as raças a serem utilizadas é transferida para empresas ou grupos de criadores com embasamento técnico e potencial de investimento (rebanhos de seleção) nem sempre existentes nos criadores comerciais. O criador continua, no entanto, decidindo sobre o composto ou a composição racial mais adequada ao seu sistema de produção.

### *Fêmeas de Reposição e Reprodutores*

O sistema de compostos permite produzir suas próprias fêmeas de reposição, como nas raças puras e tem potencial para produzir também os reprodutores necessários à reposição. Para os criadores comerciais, no entanto, isto pode se tornar impraticável devido aos custos adicionais no manejo, colheita e análise de dados para avaliação genética. Utilizar reprodutores compostos (ou qualquer outro) sem avaliação genética é um risco que não se deve correr. O melhor, portanto para os criadores comerciais é a compra de reprodutores dos selecionadores.

No Brasil, exceto pelas raças sintéticas, pouco se fala na utilização de compostos puros. O mais comum é a aquisição de touros compostos para utilização em cruzamento terminal ou, quem sabe, em cruzamentos rotacionados.

### *Simplicidade*

Do ponto de vista do manejo, criar bovinos compostos é como criar bovinos de determinada raça. Pode ser utilizado de forma eficiente em pequenos rebanhos (mesmo aqueles com um único reprodutor). Reduz os conflitos entre estratégias de cruzamento e manejo da forragem, como no caso de intensificação do sistema de produção.

A formação dos compostos é no entanto, complexa. Deve-se utilizar bem as diferenças entre raças para aproveitar a complementaridade. Usar as diferenças entre raças para solucionar o problema de falta de informação em algumas características (Temperamento, qualidade de carcaça ou outra). Há necessidade da utilização de uma base genética ampla para evitar endogamia. Seleção intensa e base genética ampla pode ser uma tarefa difícil na obtenção de animais fundadores.

## Democratização dos Cruzamentos Usando Compostos

Os compostos podem incluir material genético de raças adaptadas “na dose certa”, permitindo a produção de animais adaptados aos trópicos, como por exemplo, touros com maior tempo de vida útil, em monta natural, do que os bovinos de raças européias.

O composto permite a democratização dos cruzamentos, permitindo ao pequeno criador a utilização de material genético eficiente, em monta natural e pode ser delineado para atender as necessidades do mercado nas diferentes regiões do país. Os rebanhos de seleção devem produzir compostos que atendam às necessidades dos criadores comerciais e vender reprodutores com mérito genético aditivo comprovado (ou seja, com avaliação genética). Além disto, devem manter grandes populações (base genética ampla) e evitar o uso excessivo de determinado reprodutor ou mesmo de uma determinada linhagem. (Menos ênfase na seleção de indivíduos superiores e mais ênfase na seleção de grupos superiores).

Os criadores comerciais poderão escolher, com cautela, reprodutores de várias linhagens, embora isto torne o sistema menos simples.

Há necessidade da reconstituição do composto de tempos em tempos e a endogamia pode ser evitada pela incorporação de novos compostos de primeira geração.

## Esquema de Formação de Compostos

Existem inúmeras forma para se estabelecer uma população composta. Apenas como ilustração, é mostrado abaixo um esquema utilizado na formação do composto Montana.

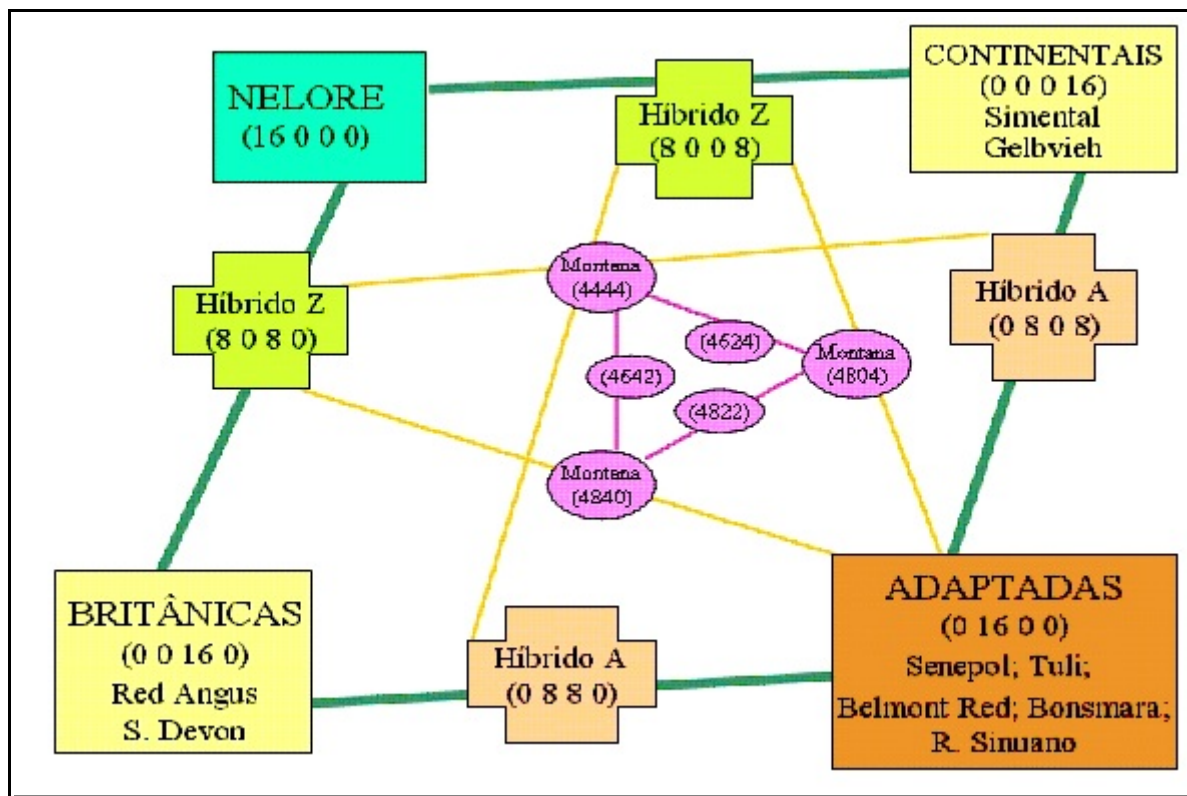
O composto Montana é baseado no cruzamento envolvendo bovinos de quatro tipos biológicos: Zebuínos (principalmente a raça Nelore), Adaptados (*Bos taurus* adaptados às condições tropicais e sub-tropicais), Britânicos e Continentais (*Bos taurus* da Europa continental)

A formação do composto Montana será discutido em capítulo próprio, mas o esquema abaixo ilustra a formação de um composto, de um modo geral.

Neste esquema, usado pelo programa Montana, diferentes criadores iniciaram o cruzamento de formas distintas. Alguns iniciaram com acasalamento de Fêmeas Nelore com reprodutores de raças britânicas, principalmente a Red-Angus, formando um  $F_1$  de Zebu (chamado de híbrido Z). Outros criadores optaram pela obtenção do  $F_1$  de fêmeas Nelore com touros de raças continentais (ainda híbrido Z). No sul do país havia criadores de raças britânicas, principalmente South Devon, que foram acasaladas com touros de raças adaptadas, como Senepol e Bonsmara, formando um  $F_1$  de adaptado (híbrido A, no esquema acima). Houve, também no Rio Grande do Sul, o ingresso no programa de animais  $F_1$  de raças adaptadas com raças da Europa continental (outro híbrido A). Do acasalamento de um  $F_1$  de zebu com  $F_1$  de adaptada ou de  $F_1$  de zebu com raças adaptadas já se formava o animal Montana de primeira geração. Do acasalamento entre os Montana de primeira geração entre si, formou-se o Montana de segunda geração e, assim sucessivamente, formando a população composta.

Logicamente existem outros caminhos para a formação deste composto, inclusive iniciando-se com fêmeas Nelore e touros Montana em cruzamento absorvente.

## Esquema de Formação de Compostos



*Atributos de Alguns Sistemas de Cruzamento - Resumo (Bourdon, 1997)*

Sistema	H	C	U	F	S	A
Rotacionado Espacial Duplo ♂ Puro	“+”	-	V	“+”	“+”	?+
Rotacionado Espacial Triplo ♂ Puro	“+”	-	V	“+”	-	?+
Rotacionado Espacial ♂ Cruzado	“+”	“+”	“+”	“+”	V	?+
Rotacionado “No Tempo” ♂ Puro	“+”	-	V	“+”	“++”	?+
Rotacionado “No Tempo” ♂ Cruzado	“+”	“+”	“+”	“+”	“++”	?+
Terminal Estático (c/ compra de fêmeas)	“++”	“++”	“+”	-	“++”	?+
Terminal Estático (com Produção de fêmeas)	“+”	“+”	“+”	-	-	?+
Rota-Terminal	“+”	“+”	V	“+”	-	?+
Composto Simples (Já formado)	“+”	“+”	“+”	“+”	“++”	?
Composto Simples (Formação)	“+”	“+”	V	“+”	V	?

## ***Composto Montana***

Um programa destinado a fornecer touros para serem utilizados em cruzamento na pecuária de corte típica brasileira, ou seja, a do Brasil Central Pecuário, deve produzir animais:

1. geneticamente superiores, testados em programas de avaliação genética;
2. que produzam, devido à combinação com os genes das vacas azebuadas, base da pecuária nesses países, valores expressivos de heterose na descendência;
3. adaptados ao meio-ambiente tropical e subtropical, realizando cobertura a campo, sem necessidade de inseminação artificial;
4. que apresentem longevidade reprodutiva em regime de campo, permitindo que o investimento em sua aquisição seja amortizado ao longo da vida útil do touro (ao redor de 5 anos), sem aumentar o custo de produção das propriedades;
5. que tenham preços de aquisição acessíveis e compatíveis com seu valor como causadores de aumento de produtividade dos rebanhos, facilitando o acesso de pequenos e médios produtores a esses animais superiores (valores esses que, em nossa pecuária, geralmente não devem ultrapassar o valor de 50 a 60 arobas de carcaça entregues no frigorífico ou, em média, o preço de 3 a 4 animais terminados)
6. que tenham tolerância ao calor e à umidade, (adaptação às condições do clima tropical e subtropical úmido);
7. que tenham tolerância a ecto-parasitas, como mosca do chifre e carrapatos;
8. que apresentem aceitáveis níveis de convivência com endo-parasitas, com níveis de prejuízo mínimos;
9. que tenham precocidade sexual, expressa através de capacidade reprodutiva plena já a partir dos 14 meses, tanto em machos quanto em fêmeas;
10. que apresentem alta fertilidade, com um mínimo de 70 a 75% de taxa de prenhez das fêmeas primíparas, que tenham tido seus primeiros partos aos 24 meses;
11. capacidade dos machos de realizarem cobertura a campo, por, no mínimo, 5 anos, mantendo altos índices de fertilidade, o que caracteriza uma longevidade adequada à amortização do investimento feito pelo pecuarista, na aquisição do touro;
12. que apresentem precocidade de acabamento, que permita abate de animais a partir dos 16 meses em confinamento e 20 a 24 meses em regime de pasto, adequados à produção de novilhos precoces e essenciais à competitividade de nossa pecuária de corte;
13. que tenham capacidade de produção de carne macia e com teor de gordura de marmoreio adequada às exigências do mercado de exportação.

Reunir todas estas características em um único animal é uma tarefa, no mínimo muito complexa, mas as principais poderiam ser complementadas com utilização de cruzamentos. Dentre os sistemas de cruzamentos utilizados nos trópicos, o mais popular é o rotacional de três raças, que mantêm altos níveis de heterose, mas no qual os touros de raças européias apresentam sérios problemas de adaptação ao meio ambiente, em regime

de pasto. Além disto, é um sistema que envolve uma administração complexa, tendo-se que manejar composições genéticas muito diferentes, com grupos de vacas que devem ser acasaladas com touros de raças diferentes. A flutuação das porcentagens de taurinos e de zebuínos causa perda de uniformidade dos produtos com conseqüências danosas no mercado.

Assim, com base nas evidências experimentais, uma alternativa viável para o cruzamento rotativo, seria a formação de compostos adaptados aos trópicos. Todavia, o sucesso de um programa de compostos depende de alguns fatores fundamentais, como:

a) utilização de material genético de qualidade superior, proveniente de todas as fontes possíveis e que garantam a contribuição de genes ligados à produtividade e à adaptação ao ambiente tropical;

b) objetivos de seleção bem definidos, incluindo não só características de desempenho ponderal, mas também precocidade, fertilidade, habilidade materna e qualidade de carne;

c) avaliação genética sistemática de todos os animais do programa, de forma a permitir a identificação de reprodutores geneticamente superiores e que sejam capazes de produzir e manter altos níveis de heterose e complementaridade de raças nas gerações sucessivas. A avaliação genética sistemática permite também o monitoramento contínuo do progresso genético da população;

d) grande número de animais nas populações base, para permitir forte pressão de seleção e para evitar a ocorrência de níveis elevados de endogamia;

e) capacidade financeira de longo prazo, para suportar os custos de desenvolvimento dos compostos, processo em geral de longa duração;

Em 1994, a CFM-Leachman Pecuária Ltda, uma joint venture@ entre a Agro-Pecuária CFM Ltda e a Leachman Cattle Co. dos Estados Unidos decidiu enfrentar o desafio de criar um composto atendendo aos requisitos acima. Foi, assim, criado o Montana - Composto Tropical. Atualmente o Programa Montana é uma sociedade simples. A formação do composto baseou-se em um conceito novo para a pecuária brasileira, em que a raça, em si, ficou menos evidente. As diversas raças utilizadas no sistema foram agrupadas em quatro tipos biológicos, designados por NABC, de acordo com suas semelhanças de tipo, função, fisiologia, velocidade de crescimento e aspectos reprodutivos. Os quatro tipos biológicos foram definidos como descrito a seguir:

#### *Grupo N*

São os zebuínos (*Bos indicus*), entre os quais estão incluídas as raças Nelore, Gir, Guzerá, Indubrasil e Tabapuã e também zebuínos de origem africana, como o Boran, por exemplo. Essas raças contribuem para o programa com sua alta rusticidade, resistência a parasitas e rendimento de carcaça e são a base inicial do programa, constituída principalmente por vacas da raça Nelore;

#### *Grupo A*

Bovinos de origem européia, adaptados aos trópicos por seleção natural ou artificial. Este grupo inclui as raças Afrikander, Belmont Red, Bonsmara, Caracu, Romo-Sinuano, Senepol, Tuli e outras. Animais destas raças contribuem para o programa com seu alto grau de adaptabilidade ao ambiente tropical e sua boa fertilidade, além de algumas características relacionadas com a qualidade de carne;



### *Grupo B*

Taurinos de origem britânica, como as raças Aberdeen Angus, Devon, Hereford, Red Angus, Red Poll, South Devon, etc. Essas raças contribuem com a precocidade sexual e de acabamento, além de características de conformação frigorífica, qualidade de carcaça, qualidade de carne e crescimento;

### *Grupo C*

Taurinos da Europa continental, incluindo as raças Charolesa, Gelbvieh, Limousin, Pardo-Suíço, Simental, etc. Estas raças contribuem com seu alto potencial de crescimento, além de qualidade e rendimento de carcaça. Um dos principais cuidados que o programa Montana toma, neste grupo, é evitar o uso de reprodutores que deixem descendência de grande porte, que são animais normalmente mais tardios. A precocidade sexual e de crescimento tem sido rigorosamente verificada.

### *Enfoque dos Tipos Biológicos*

Este novo enfoque na classificação dos animais, agrupando as raças nos tipos biológicos, facilitou de forma significativa a análise dos dados, principalmente no que se refere aos ajustes para os efeitos da heterose (ou efeito da heterozigose na média da população). Na predição do mérito genético aditivo, os dados são ajustados para os efeitos de heterozigose entre os tipos biológicos. Novas raças podem ser introduzidas no programa sem alterar o seu conceito, uma vez que cada raça estará agrupada no seu tipo biológico.

### *Conceituação do Animal Montana*

Partindo-se do princípio de que os compostos devem ser adaptados às condições de ambiente tropical, são considerados animais Montana Tropical aqueles que tenham em sua formação (Figura 1):

- a) no máximo 25% da raça Nelore
- b) composição racial com 50% de raças adaptadas (somando-se as composições dos grupos N e A, ou seja, os zebuínos mais os taurinos adaptados).

Esses animais deverão ser geneticamente avaliados e obedecer à regulamentação do Certificado Especial de Identificação e Produção (CEIP) do Ministério da Agricultura.

Os animais Montana recebem brincos com sua composição racial, segundo o sistema de tipos biológicos (NABC), em múltiplos de 1/16. Assim, o animal que receber o brinco 4444 será um animal com 4/16 (1/4) de sua composição racial de origem nas raças zebuínas (N), 4/16 nas raças adaptadas (A), 4/16 nas raças britânicas (B) e 4/16 nas raças continentais (C). Esse animal pode ser filho de uma vaca F<sub>1</sub> Simental x Nelore com um touro Senangus (1/2 Red Angus e 1/2 Senepol). Esse animal teria cinco raças em sua formação (a raça Senepol foi formada a partir de cruzamentos entre animais Ndama com animais Red Poll). Já um animal 4840 poderá ser filho de um touro Belmont Red (A) com uma vaca F<sub>1</sub> Red Angus x Nelore ou então filho de touro de outra raça adaptada (Afrikander, Barzona, Bonsmara, Caracu, Romo-Sinuano, Senepol, Tuli, etc.) com uma vaca F<sub>1</sub> zebu x touro de origem britânica. O esquema de formação do Montana, apresentado a seguir, deixa clara a existência de animais Montana com diferentes composições raciais, permitindo que sejam utilizados de acordo com o sistema de produção e a região de exploração dos pecuaristas. Com a inclusão de material genético de

raças adaptadas, na dose certa, os touros Montana estão sendo desenvolvidos para serem utilizados em monta natural, viabilizando sistemas de cruzamento para criadores que não utilizam inseminação artificial. Estes compostos apresentam manejo simplificado e podem ser utilizados tanto como um grupamento racial estabilizado quanto em programas de cruzamentos.

Uma das condições necessárias para o sucesso de programas de compostos, mencionados anteriormente, é o tamanho da população. O programa Montana é desenvolvido em sistema de sociedade pecuária envolvendo um grupo de produtores com grande número de vacas inseminadas por ano, em diversos Estados brasileiros (Figura 2). Esta grande população é importante em termos de pressão de seleção e minimização da endogamia.

Outra condição requerida é a avaliação genética sistemática de toda a população. A metodologia utilizada na avaliação do Montana procura ajustar os dados para os efeitos da heterozigose entre os tipos biológicos, de modo que os animais sejam ordenados de acordo com o seu mérito genético aditivo. A metodologia foi desenvolvida com apoio de pesquisador da Universidade do Colorado, Estados Unidos (veja Ferraz et al., 1999b).

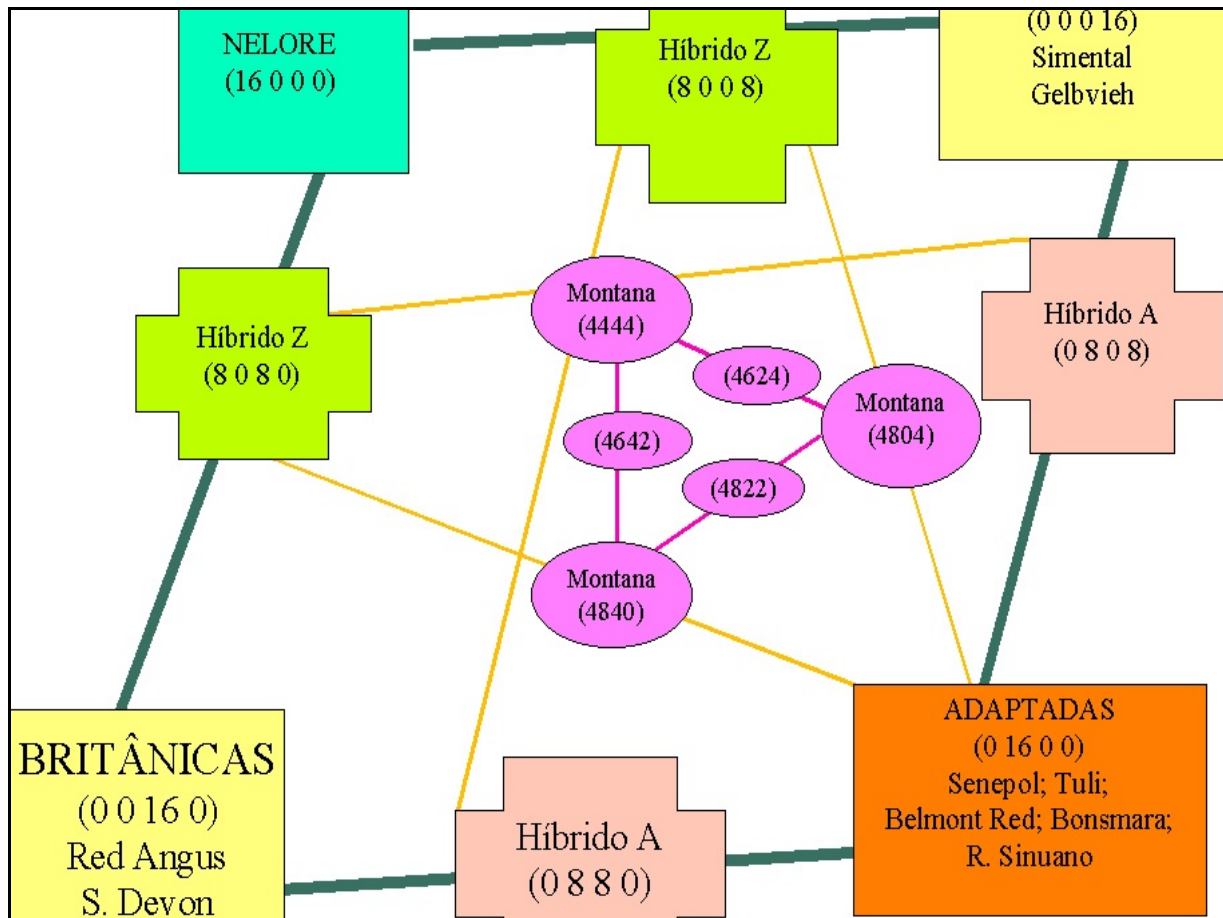
Os touros Montana têm composição racial de cerca de 50% de raças adaptadas (incluído os zebuínos) e 50% de não adaptados com excelente nível de heterose. Ao serem utilizados em cruzamento com fêmeas zebuínas, produzirão progênie com composição racial de 3/4 de raças Adaptadas, com perda de heterose em relação ap  $F_1$ . No entanto, em acasalamentos com fêmeas  $F_1$ , os produtos terão sua composição racial mantida em torno de 50% adaptadas e 50% de raças européias de alta produção, mantendo-se no rebanho

níveis de heterose próximos aos do  $F_1$ . E isto é conseguido num esquema simples de monta natural. A composição racial é expressa em termos de 1/16 dos tipos biológicos, como indicado na tabela abaixo.

Composição Racial do Composto Montana		
Tipo Biológico*	Composição Mínima	Composição Máxima
N	0	6/16
A	2/16	14/16
N+A	4/16	16/16
B	0	12/16
C	0	12/16
B + C	0	12/16

\* O número mínimo de raças é igual a 3. Não há limite para número máximo

### Esquema de Formação do Composto Montana



### Considerações Finais

O desenvolvimento de um programa de bovinos compostos no Brasil tornou-se imperativa, para o aumento da produtividade, a diminuição do tempo necessário para o abate e melhoramento da qualidade da carcaça e da carne, itens necessários para tornar a pecuária de corte nacional competitiva no mercado internacional.

### Distribuição Geográfica do Programa Montana

O Programa Montana envolve rebanhos criados do Sul do Pará até o Rio Grande do Sul, passando pela região do Pantanal do Mato Grosso do Sul e pelo Leste de Minas Gerais.

Recentemente foram incorporados um rebanho do Uruguai e dois do Paraguai.

Mapa da Distribuição Geográfica do Programa Montana



# *Literatura Citada e Leitura Adicional*

- Albuquerque, L.G.; Mercadante, M.E.Z.; Eler, J.P. Recent Studies on the Genetic Basis For Selection of Bos indicus For Beef Production. In: Proceedings of the **8<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (CD-ROM)**. Belo Horizonte, MG, Brazil: Permanent International Committee for World Congresses on Genetics Applied to Livestock Production, 2006. 7p. (Invited paper).
- Bertazzo, R.P.; Freitas, R.T.F.; Gonçalves, T.M. et ali. Parâmetros Genéticos de Longevidade e Produtividade de Fêmeas da Raça Nelore. **Brazilian Journal of Animal Science**. v.33, p.1118 - 1127, 2004.
- Bocchi, A.L.; Oliveira, H.N.; Eler, J.P. et ali. Avaliação genética multirracial para ganho de peso pré-desmama em bovinos de uma população composta. **Revista Brasileira de Zootecnia / Brazilian Journal of Animal Science**, v.37, p.1207-1215, 2008.
- Bourdon, R.M. **Understanding Animal Breeding**. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ 07458, 1997, 523p.
- Bourdon, R.M. **Compositos 101**. Rev. Bras. Reprod. Animal, v. 23, p. 122-127, 1999.
- Brumatti, R.C.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. Influência das técnicas reprodutivas e de acasalamento em programas de seleção de gado de corte e seu impacto no custo e na produção de tourinhos. **Livestock Research for Rural Development**, v.25, p.1 - 8, 2013.
- Bueno, R.S.; Torres, R.A.; Ferraz, J.B.S. et ali. Inclusão da epistasia em modelo de avaliação genética de bovinos de corte compostos. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.63, p.948 - 953, 2011.
- Chapman, A.B. **General and Quantitative Genetics**. New York, Elsevier, 1985. 408p.
- Costa Neto, P.L. **Estatística**. Editora Edgard Blucher Ltda, 1977, 265p.
- Crow, J.F. & Kimura, M. **An Introduction to Population Genetics Theory**. New York, Harper & Row, 1979, 591p.
- Cuco, D.; Ferraz, J.B.S.; Eler, J.P. et ali. Genetic parameters for post-weaning traits in Braunvieh cattle. **Genetics and Molecular Research**, v.9, p.545-553, 2010.
- Cundiff, L.V.; Gregory, K.E.; Koch, R.M. Cicle V of the germplasm evaluation (GPE) program in beef cattle. In: **Beef Reserach – Progress Report n° 4**. USDA, Agric. Res. Service, p.3-5, 1993.
- Cundiff, L.V.; Gregory, K.E.; Wheeler, S.D et ali. Preliminary results from cicle V of the cattle germplasm evaluation program at the Roman L. HruskaU.S. Meat Animal Research Center. In: **Germplasm Evaluation Program – Progress Report n° 16**. USDA, Agric. Res. Service, July, p.2-11, 1997.
- Cundiff, L.V.; Gregory, K.E.; Wheeler, S.D et ali. Preliminary results from cicle V of the cattle germplasm evaluation program at the U.S. Meat Animal Research Center. In: **6<sup>th</sup> WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION**, Armidale, Austrália, January 1998. **Proceedings**, v. 23, p. 185-188, 1998.
- Dickerson, G.E. Composition of hog carcass as influenced by heritable differences in rate and economy of gain. **Iowa Agr. Exp. Sta. Bul.** 354, 1947.
- Elandt\_Johnson, R.C. **Probability Models and statistical Methods in Genetics**. New York, Wiley, 1971.
- Eler, J.P.; Bignardi, A.B.; Ferraz, J.B.S.;Santana, M.L. Genetic relationship among traits related to reproduction and growth of Nelore females. **Theriogenology**, v.82, 708-714, 2014.
- Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S.; Teixeira, L.A. Seleção para precocidade sexual em novilhas de corte. In **Bovinocultura de Corte**, (Alexandre Vaz Pires, Editor). v II, p.801-811, Piracicaba, SP: FEALQ, 2010.
- Eler, J.P.; Balieiro, J.C.C.; Mattos, E.C. et ali. Genetic analysis of average annual productivity of Nelore breeding cows (COWPROD). **Genetics and Molecular Research**, v.7, p.234-242, 2008.
- Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S.; Balieiro, J.C.C. et ali. Genetic correlation between heifer pregnancy and scrotal circumference measured at 15 and 18 month of age in Nelore cattle. **Genetics and Molecular Research**. , v.5, p.569 - 580, 2006.
- Eler, J.P.; Silva, J.A.V.; Evans, J. L. et ali. Additive genetic relationship between heifer pregnancy and scrotal circumference in Nelore catle. **Journal of Animal Science**, v.82, p.2519 - 2527, 2004.
- Eler, J.P.; Silva, J.A.V.; Ferraz, J.B.S. et ali. Genetic Evaluation of the Probability of Pregnancy at 14 Month for Nelore Heifers. **Journal of Animal Science**, v.80, 951 – 954, 2002.
- Eler, J.P.; Van Vleck, L.D.; Ferraz, J.B.S. et ali. Estimation of Variances Due to Direct and Maternal Effects for Growth Traits of Nelore Cattle. **Journal of Animal Science**, v.73, p.3253 - 3258, 1995.

- Euclides Filho, K. Cruzamentos na pecuária de corte nos trópicos. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE GENÉTICA E MELHORAMENTO ANIMAL, Viçosa, MG, 21 a 24/9/1999, **Anais**, 1999, p.419-426.
- Falconer, D.S. **Introduction to Quantitative Genetics**. London, Longman Group Corp., 1981, 340p.
- Felício, A.M.; Gaya, L.G.; Ferraz, J.B.S. et ali. Heritability and genetic correlation estimates for performance, meat quality and quantitative skeletal muscle fiber traits in broiler. **Livestock Science** (Print), v.157, p.81 - 87, 2013.
- Ferraz, J.B.S.; Eler, J.P.; Rezende, F.M. Impact of using artificial insemination on the multiplication of high genetic merit beef cattle in Brazil. **Animal Reproduction**, v.9, p.133 - 138, 2012.
- Ferraz, J.B.S. & Eler, J.P. Desenvolvimento de bovinos de corte compostos no Brasil: o desafio do projeto Montana Tropical. In: Simpósio Nacional de Melhoramento Animal, 3, Belo Horizonte, 2000. **Anais ... , Belo Horizonte: SBMA, 2000**, p. 100.
- Ferraz, J.B.S.; Eler, J.P.; Golden, B.L. A formação do Composto Montana Tropical. **Rev. Bras. Reprod. Animal**, v. 23, p. 115-117, 1999a.
- Ferraz, J.B.S.; Eler, J.P. Goldn, B.L. Análise Genética do Composto Montana Tropical. **Rev. Bras. Reprod. Animal**, v. 23, p. 111-113, 1999b.
- Formigoni, I.B.; Ferraz, J.B.S.; Silva, J.A.V. et ali. Valores econômicos para habilidade de permanência e probabilidade de prenhez aos 14 meses em bovinos de corte. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. , v.57, p.220 - 226, 2005.
- Frisch, J.E; O'Neil, C. J. Comparative evaluation of beef cattle breeds of African, European and Indian origins. 1. Live weights and heterosis at birth, weaning and 18 month. **Animal Science**, v. 67, p. 27-38, 1998.
- Frisch, J.E; O'Neil, C. J. Comparative evaluation of beef cattle breeds of African, European and Indian origins. 1. Resistance to cattle ticks and gastrointestinal nematodes. **Animal Science**, v. 67, p. 39-48, 1998.
- Gianoni, M.A. & Gianoni, M.L. **Genética e Melhoramento dos Rebanhos nos Trópicos**. São Paulo, Nobel, 1983, 460p.
- Gregory, K.E. ; Cundiff, L.V. Breeding programs to use heterosis and breed complementarity. **Rev. Bras. Reprod. Animal**, v. 23, p. 65-77, 1999.
- Guimarães, J.D.; Guimarães, S.E.F.; Siqueira, J.B. Seleção e manejo reprodutivo de touros zebu. Revista Brasileira de Zootecnia. **Brazilian Journal of Animal Science**, v.40, p.379 - 388, 2011.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G. **Princípios de Genética de Populações**. 4ª Edição. ART MED Editora, Porto Alegre, RS, 2007, 659p.
- Henderson, C.R. Selection index and expected genetic advance. In: **Statistical Genetics and Plant Breeding**. NAS-NRC 982: 141-163, 1963.
- Johanson, I & Rendel, J. **Genetica y Mejora Animal**. Zaragoza, Acribia, 1972.
- Johnston, D. Composite breeding. IN "Matching Production to Marketing Oportunity". 4<sup>th</sup> NATIONAL CONFERENCE OF THE BEEF IMPROVEMENT ASSOCIATION OF AUSTRALIA", Wagga Wagga, September, 1995. **Proceedings**, p.73-80, 1995.
- Kelly, M.J.; Thompson, J.M.; Newman, S. et ali. Differences between Brahman, Santa Gertrudis and Belmont Red breeds in subcutaneous fat distribution over the carcass. In: 6<sup>th</sup> WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, Armidale, Austrália, January 1998. **Proceedings**, v. 23, p. 109-112, 1998.
- Kemphorn, O. **Introduction to Genetic Statistics**. New York, Wiley, 1957.
- Koch, R.M. Cundiff, L.V.; Gregory, K.E. Beef cattle breed resource utilization. **Braz. J. Genetics**, v. 12, p.55-80, 1989.
- Lasley, J.F. **Genetics of Livestock Improvement**. Prentice Hall, NJ, 1978, 492p.
- Li, CC. **First Course in Populatin Genetics**. Pacif Grove (California). The Boxwood Press, 1976, 631p.
- Lush, J.L. **Melhoramento Genético dos Animais Domésticos**. Rio de Janeiro, USAID, 1945.
- Marcondes, C.R.; Bergman, J.A.; Eler, J.P. et ali. Análise de alguns critérios de seleção para características de crescimento na raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. v.52, p.83 - 89, 2000.
- Marcondes, C.R.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. et ali. Fatores de ajuste do peso à desmama segundo a idade da vaca ao parto, em bovinos da raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. , v.50, p.625 - 631, 1998.
- Mourão, G.B.; Ferraz, J.B.S.; Eler, J.P. et ali. Genetic parameters for growth traits of a Brazilian Bos taurus x Bos indicus beef composite. **Genetics and Molecular Research**. 6(4): 1190-1200, 2007
- Mrode, R.A. **Linear Models for the prediction of Animal Breeding Values**. CAB International, 1996.
- Nicholas, F.W. **Introdução à Genética Veterinária**. ART MED Editora, Porto Alegre, RS, 2011, 347p.
- Pedrosa, V.B.; Groenveld, E. Eler, J.P. et ali. Comparison of bivariate and multivariate joint analyses on the selection loss of beef cattle. **Genetics and Molecular Research**, v.13, p.4036 - 4045, 2014.
- Pereira, E.; Oliveira, H.N.; Eler, J.P. et ali. Comparison among three methods for evaluation of sexual precocity in Nelore cattle. **Animal Science. British Society of Animal Science**, v.1, p.411 - 418, 2007.
- Pereira, E.; Oliveira, H.N.; Eler, J.P. et ali. Use of survival analysis as a tool for the genetic improvement of age at first conception in Nelore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v.123, p.64 - 71, 2006.

- Pereira, E.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. et ali. Análise genética de características reprodutivas na raça Nelore. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.80, 951-954, 2002.
- Pereira, E.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. Análise genética de algumas características reprodutivas e de suas relações com desempenho ponderal na raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**. v.53, p.720 - 727, 2001.
- Pereira, E.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. Correlação Genética entre perímetro escrotal e algumas características reprodutivas na raça Nelore. **Brazilian Journal of Animal Science**. v.29, p.1660 - 1667, 2000.
- Pereira, J.C. **Melhoramento Genético Aplicado à produção Animal**. FEP-MVZ Editora, Belo Horizonte, 2012, 758p.
- Perotto, D.; Abrahão, J.J.S; Moletta, J.L. et ali. Crossbreeding systems for beef production in the north-west region of Paraná – Brazil. In: 6<sup>th</sup> WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, Armidale, Austrália, January 1998. **Proceedings**, v. 23, p. 251-254, 1998.
- Pirchner, F. **Population Genetics in Aimal Breeding**. London, Plenum Press, 1983.
- Pires, A.V. (Editor). **Bovinocultura de Corte**. Volume I . FEALQ, 2010, 760p.
- Pires, A.V. (Editor). **Bovinocultura de Corte**. Volume II . FEALQ, 2010, 750p.
- Rosa, A.N.; Martins, E.N.; Menezes, G.R.O. et ali. Melhoramento Genético Aplicado em Gado de Corte: Programa Genepplus-Embrapa, 2013, 241p.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Cardoso, F.F. et ali. Genotype by environment interaction for post-weaning weight gain, scrotal circumference, and muscling score of composite beef cattle in different regions of Brazil. **Genetics and Molecular Research**, v.13, p.3048 - 3059, 2014.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Bignardi, A.B. et ali. Genotype by production environment interaction for birth and weaning weights in a population of composite beef cattle. **Animal** (Cambridge. Print), v.8, p.379 - 387, 2014.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Cardoso, F.F. et ali. Phenotypic plasticity of composite beef cattle performance using reaction norms model with unknown covariate. **Animal** (Cambridge. Online), v.7, p.202 - 210, 2013.
- Santana, M.L.: Eler, J.P. Ferraz, J.B.S. et ali. Alternative contemporary group structure to maximize the use of field records: Application to growth traits of composite beef cattle. **Livestock Science** (Print), v.157, p.20 - 27, 2013.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Bignardi, A.B. et ali. Genetic associations among average annual productivity, growth traits, and stayability: A parallel between Nelore and composite beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.91, p.2566 - 2574, 2013.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Cucco, D.C et ali. Genetic associations between hip height, body conformation scores, and pregnancy probability at 14 months in Nelore cattle. **Livestock Science** (Print), v.154, p.13 - 18, 2013.
- Santana, M.L.: Eler, J.P. Ferraz, J.B.S. et ali. Genetic relationship between growth and reproductive traits in Nellore cattle. **Animal** (Cambridge. Print), v.6, p.565 - 570, 2012.
- Santana, M.L.: Eler, J.P.; Cardoso, F.F. et ali. Genotype by environment interaction for birth and weaning weights of composite beef cattle in different regions of Brazil. **Livestock Science** (Print), v.149, p.242 - 249, 2012.
- Santana, M.L.: Oliveira, P.S.; Eler, J.P. et ali. Pedigree analysis and inbreeding depression on growth traits in Brazilian Marchigiana and Bonsmara breeds. **Journal of Animal Science**, v.90, p.99 - 108, 2012.
- Santana, M.L.: Oliveira, P.S.; Pedrosa, V.B. et ali. Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nellore cattle in Brazil. **Livestock Science** (Print), v.131, p.212-217, 2010.
- Searle, S.R. **Matrix Algebra**. John Willey & Sons, 1966, 296p.
- Searle, S.R. **Linear Models**. John Willey & Sons, 1971, 532p.
- Searale, S.R.; Casela, G.; McCulloch, E. **Variance Components**. John Willey & Sons.
- Silva, M.R.; Pedrosa, V.B. Borges-Silva, J. et ali. Genetic parameters for scrotal circumference, breeding soundness examination and sperm defects in young Nellore bulls. **Journal of Animal Science**, v.91, p.4611 - 4616, 2013.
- Silva, M.R.; Pedrosa, V.B.; Borges-Silva, J. et ali. Testicular traits as a selection criteria for young Nellore bulls. **Journal of Animal Science**, v.89, p.2061 - 2067, 2011.
- Silva, J.A.V.; Formigoni, I.B.; Eler, J.P. et ali. Genetic relationship among stayability, scrotal circumference and post-weaning weight in Nellore cattle. **Livestock Production Science**, v.99, p.51 - 59, 2006.
- Silva, J.A.V.; Eler, J.P.; Ferraz, J.B.S. et ali. Heritability Estimate for Stayability in Nelore Cows. **Livestock Production Science**. , 79: 97 – 101, 2003.
- Silva, R.G. **Métodos de Genética Quantitativa Aplicados ao Melhoramento Genético Animal**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1982, 162p.
- Spiegel, M.R. **Manual de Fórmulas e Tabelas Matemáticas**. Coleção Schaum. McGraw-Hill, 1973.
- Strickberger, M.W. **Genetics**. New York, MacMillan Publishing Company, 1985, 842 p.
- Van Melis, M.H.; OLIVEIRA, H.N.; ELER, J. P. et ali. Additive genetic relationship of longevity with fertility and production traits in Nellore cattle based on bivariate models. **Genetics and Molecular Research**. , v.9, p.176-187, 2010.

- Van Melis, M.H.; ELER, J. P.; Rosa, G.J.M. et ali. Additive Genetic Relationships between Scrotal Circumference, Heifer Pregnancy, and Stayability in Nellore cattle. **Journal of Animal Science**, v.88, p.3809-3813, 2010.
- Van Melis, M.H.; Eler, J.P.; Oliveira, H.N. et ali. Study of stayability in Nellore cows using a threshold model. **Journal of Animal Science**, v.85, p.1780 - 1786, 2007.
- Van Vleck, L. D.; Pollack, E.J. ; Oltenacu, E.A.B. **Genetics for the animal Sciences**. New York, W.H. Freeman and Company, 1987, 391p.
- Van Vleck, L.D. **Selection Index and Introduction to Mixed Models Methods**. CRC Press, Boca Raton, FL, 1993.
- Warwick, E.J. Legates, J.E. **Breeding and Improvement of Farm Animals**. New York, McGraw Hill, 1979, 624p.
- Willham, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. **Biometrics**, 19: 18-26, 1963.