



Estimativas de efeitos genotípicos sobre os desempenhos pré e pós-desmama de populações Hereford × Nelore

Vânia Cardoso^{1,2}, Sandra Aidar de Queiroz³, Luiz Alberto Fries^{2,4}

¹ Pesquisa financiada pela FAPESP.

² GenSys Consultores Associados S/C Ltda.

³ DZ - MGA - Unesp/Jaboticabal - SP. Bolsista CNPq.

⁴ Lagoa da Serra Ltda.

RESUMO - Objetivou-se obter estimativas de efeitos genéticos aditivos e não-aditivos para as características pré e pós-desmama de animais Hereford × Nelore por meio de análises de regressão linear múltipla, com e sem o uso da técnica de regressão de cumeira. Avaliaram-se as características ganho médio diário do nascimento à desmama, conformação, precocidade e musculatura à desmama, ganho médio diário da desmama ao sobreano, conformação, precocidade e musculatura ao sobreano e perímetro escrotal ajustado para idade e para idade e peso. Os resultados obtidos sem o uso da técnica indicaram valores acentuados dos fatores de inflação da variância. Para melhor interpretar os efeitos estimados, foram preditos os desempenhos de cinco gerações na formação do Braford ½ em relação à raça Hereford, partindo de vacas da raça Nelore. Os animais da geração F1 apresentaram alto desempenho, em razão do benefício máximo da heterose direta e do efeito aditivo materno. A manifestação completa da epistasia direta reduziu significativamente os desempenhos dos animais da geração F2. Para as características de desmama, os animais da geração F3 mostraram desempenhos menores, em virtude do efeito epistático materno máximo, uma vez que suas mães eram da geração F2. Os valores destas características estabilizaram na geração F4, próximos aos valores apresentados pela raça Nelore. Os desempenhos das gerações F3 e F4 para as características pós-desmama e os valores das estabilizações foram próximos ou superiores aos obtidos na geração F2.

Palavras-chave: complementariedade, epistasia, epistazigose, gado de corte, heterose, regressão de cumeira

Estimates of genotypic effects on pre and post-weaning performance in Hereford × Nelore populations

ABSTRACT - The additive and non-additive effects on pre-weaning and post-weaning traits in Hereford × Nelore animals were estimated by multivariate linear regression analyses, including or not the ridge regression procedure. Variance inflation factors (VIF) estimates for all covariates were larger in the analysis without ridge regression. The estimates obtained in this study were used to predict the performances of successive generations of a ½ crossbred Braford population resulting from mating Hereford bulls to Nelore cows. High performance was observed in the F1 generation probably due to total individual heterosis and the maternal additive effects. The direct epistatic effects significantly reduced the performance in the F2 generation animals. The performance of pre-weaning traits in the F3 generation animals decreased due to full maternal epistatic effects of their F2 dams. Predicted values for pre-weaning traits stabilized in the F4 generation and were close to those from the Nelore breed. Average performance of post-weaning traits in the F3 and F4 generations were similar or superior to those predicted for the F2 generation animals.

Key Words: beef cattle, complementarity, epistasis, epistazygosity, heterosis, ridge regression

Introdução

Efeitos de dominância e de epistasia sobre animais cruzados geralmente são estimados e interpretados de maneira conjunta como heterose. Evidências de efeitos epistáticos sobre características de produção em cruzamentos entre *Bos indicus* e *Bos taurus* foram encontradas por Arthur et al. (1999), Fries et al. (2000) e Demeke et al.

(2003a,b). Além de demonstrar a importância destes efeitos na constituição do genótipo animal, os autores sugeriram que sua adição aos programas de avaliação genética poderia melhorar as estimativas dos valores genéticos de animais cruzados.

Na reprodução de indivíduos cruzados, a recombinação pode desfazer interações favoráveis entre alelos de diferentes locos, criadas pela seleção dentro de raça ao longo do

tempo e, assim, indivíduos F1 apresentam máxima probabilidade de produzir, em seus gametas, formas recombinantes. Nos gametas de indivíduos F2, a recombinação pode reconstruir algumas dessas interações positivas (Fries et al., 2000). De acordo com Demeke et al. (2003a,b), a quebra dessas interações favoráveis entre genes de origem parental parece ser a causa principal dos baixos desempenhos em crescimento de gerações avançadas de cruzamentos *Bos indicus* × *Bos taurus*.

De acordo com os resultados de Piccoli et al. (2002) e de Pimentel et al. (2006), que estudaram efeitos aditivos e não aditivos sobre o ganho pré-desmama de populações Hereford × Nelore, a adição dos componentes epistáticos ao modelo tradicional tornou mais evidente a observação da heterose e parte dos efeitos de heterose que estariam sendo estimados pelos modelos aditivo-dominante poderia ser originada da complementariedade (interação de efeitos aditivos entre raças). Roso et al. (2005a), trabalhando com 478.466 animais de diferentes genótipos de cruzamentos entre dez raças européias, também verificaram a existência de efeitos epistáticos diretos e maternos sobre o ganho de peso pré-desmama. Cardoso et al. (2002), trabalhando com dados de animais Nelore, observaram efeitos de epistasia dentro de raça pura.

Obter estimativas confiáveis dos parâmetros envolvidos no cruzamento e, assim, poder prever o desempenho dos genótipos cruzados é um passo importante para o bom desenvolvimento de um programa de cruzamento.

O objetivo neste estudo foi estimar efeitos genotípicos para características pré e pós-desmama de populações Hereford × Nelore, e utilizar estas estimativas para prever os desempenhos de cinco gerações consecutivas na formação do Braford ½.

Material e Métodos

Foram utilizadas informações referentes a 109.303 animais de diferentes composições genéticas, oriundas de 210 diferentes combinações resultantes do cruzamento entre as raças Hereford e Nelore. Esses animais pertenciam a 29 rebanhos de produtores associados da Conexão Delta G, localizados entre as latitudes 14°S e 31,5°S, nos estados de Mato Grosso, Goiás, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul; nasceram nos anos de 1974 a 1998 e foram desmamados com idade entre 120 e 300 dias e peso de 60 a 350 kg. A idade das mães ao nascimento de seus bezerros variou de 2 a 20 anos. A idade e o peso dos animais nas avaliações de pós-desmama variaram de 320 a 640 dias e de 150 a 550 kg, respectivamente.

As características avaliadas foram: ganho médio diário do nascimento à desmama (GMD), conformação (CD), precocidade (PD) e musculatura (MD) na desmama e ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMS), conformação (CS), precocidade (PS), musculatura (MS) e perímetro escrotal (PE) ao sobreano. Os conjuntos de dados analisados, referentes a cada uma destas características, contaram com observações correspondentes a 109.303, 107.243, 90.958, 91.739, 48.749, 48.581, 39.307, 39.051 e 7.328 animais, respectivamente.

Os grupos de contemporâneos à desmama foram obtidos pela concatenação de: fazenda do nascimento e da desmama, retiro, lote, ano e estação de nascimento, sexo e grupo de manejo na desmama. Informações adicionais, referentes ao período pós-desmama foram utilizadas na composição dos grupos de contemporâneos na pós-desmama. Os grupos de contemporâneos continham animais de diferentes composições genéticas. O total de grupos, para cada característica, foi de 3.227, 3.122, 2.741, 2.756, 5.109, 5.072, 4.265, 4.201 e 1.245 para GMD, CD, PD, MD, GMS, CS, PS, MS e PE, respectivamente.

Nas análises dos efeitos ambientais, empregou-se o método de quadrados mínimos, de acordo com o procedimento GLM (SAS, 1999). O efeito de grupos de contemporâneos nos modelos foram absorvidos dos dados analisados pela opção ABSORB, do procedimento GLM (SAS, 1999). Modelos genotípicos foram utilizados considerando como efeito fixo o genótipo do animal, composto pela junção das raças do pai e da mãe (com 96 níveis para GMD, 95 para CD, PD e MD, 67 para GMS, CS, PS e MS e; 52 para PE). Outros efeitos, considerados como co-variáveis, diferiram entre as características analisadas e seus coeficientes de regressão parciais foram utilizados na obtenção de fatores de correção para o ajuste dos dados de cada característica, como descrito a seguir.

Todas as características de desmama tiveram seus dados ajustados para os efeitos linear e quadrático da idade da vaca ao parto dentro de sexo na desmama, referentes à idade da vaca ao parto de 9 anos, e para os efeitos linear, quadrático e quadrático-quadrático da idade do animal à desmama e da data juliana de nascimento, referentes à média de cada característica, respectivamente. Precocidade à desmama foi uma exceção por não apresentar efeito quadrático-quadrático significativo da data juliana de nascimento, portanto, não foi ajustada para esse efeito. Os dados de GMS foram ajustados para os efeitos linear, quadrático e quadrático-quadrático da idade ao sobreano, da seguinte forma: animais com idades inferiores ou iguais a 465 dias tiveram seus dados ajustados para 420 dias de

idade ao sobreano e animais com idades superiores a 465 dias, para 550 dias de idade ao sobreano. Os valores de CS, PS e MS foram ajustados para os efeitos linear e quadrático da idade da vaca ao parto e da idade do animal ao sobreano, referentes a 9 anos de idade e à média da característica, respectivamente. Os dados de PE foram ajustados para os efeitos linear e quadrático da idade da vaca ao parto, da idade do animal na data de medição e do peso corporal ao sobreano, referentes a oito anos, 420 dias e 300 kg, respectivamente, gerando a característica perímetro escrotal ajustado para idade e peso (PEip). O ajuste de PE somente para os efeitos de idade da vaca e idade do animal, gerou a característica perímetro escrotal ajustado para idade (PEi).

Os dados de C, P e M foram ajustados por meio de fatores de correção aditivos e das demais características por meio de fatores de correção multiplicativos, de acordo com os respectivos efeitos ambientais/co-variáveis observados significativos. Considerou-se que os fatores de correção foram eficientes quando as análises por quadrados mínimos sobre as características corrigidas não revelaram variações significativas decorrentes dos efeitos ambientais anteriormente observados.

A contribuição de genes Nelore nas composições genéticas dos animais e de suas mães foi utilizada para analisar os efeitos genéticos aditivos diretos (aa) e maternos (am) sobre cada característica. Para analisar os efeitos de heterose e epistasia, foram incluídos nos modelos os valores das heterozigoses diretas (Ha) e maternas (Hm) e das epistazigoses diretas (Ea) e maternas (Em).

Os valores de epistazigose direta e materna foram obtidos por meio da equação: $E = \frac{1}{2} [H_p + H_m]$, em que E corresponde à epistazigose do animal ou da mãe, H_p corresponde à heterozigose do pai do animal ou do pai da mãe e H_m corresponde à heterozigose da mãe do animal ou da mãe da mãe, respectivamente. Quando a composição genética dos pais de determinada vaca (mãe) não era conhecida (a dos produtos era obrigatória), considerou-se que esta composição foi resultante de acasalamento *inter se*. O conceito de epistazigose também foi empregado por Roso et al. (2005a,b), Pimentel et al. (2006) e Carvalheiro et al. (2006) para estimar efeitos epistáticos diretos e maternos sobre o ganho de peso pré-desmama de bovinos de corte cruzados. Segundo Fries et al. (2000, 2002), a fração esperada de gametas recombinantes (com combinações de alelos não encontradas nas raças parentais), produzidos por um indivíduo cruzado poderia ser descrita pela heterozigose racial (H) para qualquer número de locos, com respeito às raças puras originais e como uma proporção da frequência máxima de formas recombinantes possível de ser encontrada

em uma população, que é a observada em gametas de indivíduos F1. Todas as formas recombinantes, em todas as configurações espaciais, poderiam ser consideradas de uma única vez, visto que a proporção de gametas parentais em gerações avançadas é determinada por $\sum_{i=1}^n P_i^2$, em que P_i é a fração de cada uma das n raças constituintes. Essa interpretação de H foi muito próxima à perda epistática de Kinghorn (1980) e complementa a definição de perda por recombinação (r^f) de Dickerson (1973) como a proporção média de formas recombinantes nos gametas dos pais de um indivíduo. Assim, um touro ou uma vaca produzirá mais gametas de tipos recombinantes quanto maior sua heterozigose. Perdas epistáticas ou por recombinações observadas nos filhos desses indivíduos serão, conseqüentemente, proporcionais à epistazigose ou à média das heterozigoses observadas em seus pais.

As definições de Piccoli et al. (2002) para os efeitos de complementariedade direta e materna foram consideradas neste estudo empregando-se as seguintes equações: $Aaz = aa^*(1.0 - aa)$ e $Amz = am^*(1.0 - am)$, em que Aaz representa a complementariedade direta; Amz, a complementariedade materna; aa, a fração da raça zebuína do animal; e am, a fração da raça zebuína da mãe do animal. Segundo Dickerson (1973), os efeitos de recombinação entre gametas que se unem estariam confundidos com efeitos de heterose. Esses efeitos são, então, estimados como heterose ou como complementariedade se a complementariedade for incluída no modelo e representam o somatório das interações dentro de cada loco e entre todos os genes que afetam determinada característica. Se para uma característica como ganho de peso pré-desmama am representa o efeito aditivo dos genes responsáveis pelo instinto materno da vaca Nelore, de defesa e de cuidados com a cria, pelo comportamento que confere maior adaptação ao calor e resistência a parasitas e pela maior capacidade de digerir alimento de baixo valor nutricional e transformá-lo em leite com alto conteúdo de sólidos, enquanto (1-am) representa o efeito aditivo materno de genes responsáveis por alta ingestão voluntária de alimentos e alto e eficiente metabolismo, então $am^*(1.0 - am)$ representa o efeito extra proporcionado pela presença desses dois conglomerados de genes em uma população multirracial. Essa representação algébrica tenta modelar o fenômeno biológico descrito como complementariedade entre raças ou "profit heterosis".

Análises de regressão linear múltipla foram realizadas sobre dados pré-ajustados e depois da absorção do efeito de grupos de contemporâneos. A técnica de regressão de cumeira (Freund & Littell, 2000) foi empregada com o objetivo de reduzir a multicolinearidade resultante da forte

correlação entre os componentes genotípicos estudados. Roso et al. (2005), Pimentel et al. (2006) e Carvalheiro et al. (2006) utilizaram o método de regressão de cumeieira na obtenção de estimativas de efeitos genéticos e discutiram as vantagens desse método. No procedimento REG do SAS (SAS, 1999), uma constante ridge $k = 0,06$ foi utilizada e as estimativas assim obtidas, por análise de regressão de cumeieira, foram comparadas às estimativas de análises de regressão usuais, ou com $k = 0,00$. A escolha do valor $0,06$ para k baseou-se no estudo de Piccoli et al. (2002), que obtiveram estimativas de efeitos genotípicos sobre o ganho médio diário até a desmama da mesma população empregada neste estudo, utilizando também, a técnica de regressão de cumeieira. Estes autores utilizaram a função média harmônica dos valores absolutos de t (obtidos a partir do teste t de Student sobre as estimativas dos coeficientes gerados) para identificar o ponto ótimo ou o menor valor possível da constante “ridge” k (menor redução nos coeficientes é desejada) que produziu resultados significativos e uniformes.

O modelo empregado para cada característica considerou os componentes genotípicos aa, am, Aaz, Amz, Ha, Hm, Ea e Em. Nas análises realizadas para as características pós-desmama GMS, PEi e PEip, foram excluídos os componentes maternos, sem efeitos significativos sobre o fenótipo dos animais.

Considerando que a co-variável utilizada para estimar o efeito de complementariedade (interação entre os efeitos aditivos de duas raças) é proporcional ao coeficiente de perdas por recombinação da hipótese X de Kinghorn (1980) e que perdas por recombinação são estimadas neste estudo pela inclusão de epistazigose no modelo empregado, testes F foram computados para testar se a inclusão de parâmetros para os efeitos de complementariedade realmente melhoraram o modelo, em termos de ajuste, quando epistazigose já era considerada ou vice-versa. Assim, para cada característica, o modelo completo (MC) descrito anteriormente foi testado contra modelos reduzidos, dos quais foram eliminados ora as co-variáveis para complementariedade ($MR_{s/aaz,amz}$) ora as co-variáveis para epistazigose ($MR_{s/Ea,Em}$). O valor de F, conforme descrito por Weisberg (1980), foi calculado pela fórmula: $F = [(SQR_{MR} - SQR_{MC}) / (gl_{MR} - gl_{MC})] / (SQR_{MC} / gl_{MC})$, em que SQR_{MR} e SQR_{MC} representam as somas de quadrados dos resíduos dos modelos reduzidos e completos, respectivamente; e gl_{MR} e gl_{MC} representam os graus de liberdade dos resíduos dos modelos reduzidos e completos, respectivamente. Se o valor de F é maior que o valor tabelado para uma distribuição $F(gl_{MR} - gl_{MC}, gl_{MC}, \alpha)$, o teste fornece evidência contra o modelo reduzido.

Predições do desempenho de cinco gerações consecutivas (parental Nelore, F1, F2, F3 e F4) utilizadas na formação do Braford ½, em relação ao Hereford puro (co-variáveis = 0) foram realizadas considerando uma população inicial de fêmeas Nelore e touros Hereford. Para cada característica, estas predições foram calculadas de acordo com as estimativas dos efeitos genotípicos obtidas das análises com e sem o emprego da técnica de regressão de cumeieira. Todas as estimativas, inclusive as que não apresentaram efeito significativo, foram utilizadas. As predições foram representadas como desvios percentuais da média fenotípica da população estudada, como se situada na média entre as latitudes em que se encontravam os rebanhos. A comparação entre os genótipos, conforme o modelo adotado, é independente da latitude.

Resultados e Discussão

As médias das características, após a correção dos dados para os efeitos ambientais significativos foram: 0,71 kg/dia; 3,00; 3,28; 3,22; 0,37 kg/dia; 2,84; 3,38; 3,32; 28,06 cm e 28,33 cm para GMD, CD, PD, MD, GMS, CS, PS, MS, PEip e PEi, respectivamente. O uso da técnica de regressão de cumeieira ($k = 0,06$) fez com que os coeficientes de regressão dos efeitos genotípicos estudados sobre cada característica fossem alterados, em comparação às análises que não consideraram esta técnica. Em alguns casos, houve mudanças de sinais e os valores dos coeficientes foram quase sempre reduzidos, mas o uso desta técnica revelou valores mais coerentes em termos biológicos e maior número de efeitos significativos (Tabelas 1 e 2).

Com o uso da regressão de cumeieira, o componente genético aditivo materno passou a apresentar efeito significativo sobre MS, a complementariedade materna sobre CS e MS, a heterose direta sobre CS, PS e MS, a heterose materna sobre GMD, CD, MD, CS e PS, a epistasia direta sobre GMS e CS e a epistasia materna sobre PS e MS.

Quando a técnica de regressão de cumeieira não foi empregada, os fatores de inflação da variância obtidos para cada componente e em cada um dos modelos evidenciaram altas correlações entre eles. De acordo com Freund & Wilson (1998), o aumento do coeficiente de determinação (R^2) de uma co-variável pelas demais, em função das altas correlações entre as variáveis independentes, causaria inflação igual a $[1/(1-R^2)]$ na variância de β estimado, o que é conhecido como fator de inflação da variância (Tabela 3).

Os modelos com a presença do efeito materno tiveram fatores de inflação da variância (FIV) mais acentuados. O

Tabela 1 - Coeficientes de regressão dos efeitos genotípicos^a sobre características pré e pós-desmama^b de animais Hereford x Nelore, obtidos por regressão linear múltipla

	AA	AM	AAZ	AMZ	HA	HM	EA	EM
GMD	-0,03110***	0,11810***	-0,39093***	0,39402***	0,14113***	-0,01741	0,02424*	-0,07234***
EP	0,00498	0,00498	0,04933	0,06393	0,01294	0,01718	0,01238	0,01549
CD	-0,00331	0,43314***	-0,38890	0,78978*	0,24279**	0,02533	0,02533	-0,13840
EP	0,03539	0,03581	0,34721	0,44746	0,09098	0,12005	0,08665	0,10816
PD	-0,30294***	0,57570***	-1,61617***	1,25094**	0,47755***	-0,25340*	0,47869***	-0,26545*
EP	0,03825	0,03871	0,37523	0,48357	0,09833	0,12974	0,09365	0,11688
MD	-0,09545**	0,44426***	-0,49957	1,46793**	0,24364**	-0,10555	0,12334	-0,37171***
EP	0,03797	0,03842	0,37251	0,48005	0,09761	0,12880	0,09296	0,11603
GMS	-0,01672*		-0,29576***		0,12323***		0,01352	
EP	0,00869		0,06379		0,01575		0,01249	
CS	-0,23954**	0,06725	-0,02338	1,22336	0,46362	-0,06444	-0,34080	-0,34820*
EP	0,07779	0,06970	1,17652	0,80797	0,29600	0,22994	0,26226	0,18294
PS	-0,38538***	-0,02098	0,75732	0,50777	0,28463	0,16267	-0,56072*	-0,18123
EP	0,08574	0,07682	1,29672	0,89051	0,32624	0,25343	0,28905	0,20163
MS	-0,17093*	0,12344	3,13704**	0,18715	-0,35736	0,44337*	-1,09686***	-0,22961
EP	0,08660	0,07759	1,30979	0,89949	0,32953	0,25598	0,29196	0,20366
Peip	-1,81074***		2,60038		-1,02288		-1,70895**	
EP	0,43240		3,47081		0,83408		0,67849	
Pei	-2,61483***		-0,83390		0,59734		-1,89950**	
EP	0,47814		3,83791		0,92230		0,75026	

*** P<0,001; ** P<0,01; * P<0,05.

^a AA, AM, AAZ, AMZ, HA, HM, EA e EM são: efeito genético aditivo direto e materno, complementariedade direta e materna, heterose direta e materna e epistasia direta e materna, respectivamente.^b GMD, CD, PD, MD, GMS, CS, PS, MS, PEip e PEi são as características: ganho médio diário até a desmama, conformação, precocidade e musculatura na desmama, ganho médio diário da desmama ao sobreano, conformação, precocidade e musculatura no sobreano, perímetro escrotal ajustado para idade e peso do animal e perímetro escrotal ajustado para idade do animal, respectivamente. EP = erro-padrão das estimativas dos coeficientes de regressão.Tabela 2 - Coeficientes de regressão dos efeitos genotípicos^a sobre características pré e pós-desmama^b de animais Hereford x Nelore, obtidos por meio da técnica de regressão linear múltipla de cumeeira com constante k igual a 0,06

	AA	AM	AAZ	AMZ	HA	HM	E	EM
GMD	-0,02570***	0,11701***	-0,06692***	0,12110***	0,05535***	0,05182***	-0,03413***	-0,02878***
EP	0,00449	0,00453	0,01307	0,01307	0,00362	0,00481	0,00634	0,00472
CD	0,00292	0,41701***	0,04737	0,31373***	0,12416***	0,13865***	-0,02389	-0,05427*
EP	0,03178	0,03231	0,09228	0,09543	0,02548	0,03465	0,04505	0,03370
PD	-0,25513***	0,55601***	-0,29453**	0,22020*	0,13815***	0,05087	0,18052***	-0,10971**
EP	0,03435	0,03493	0,09974	0,10318	0,02754	0,03746	0,04870	0,03644
MD	-0,08039**	0,42723***	0,01393	0,43514***	0,10796***	0,15008***	0,02449	-0,15275***
EP	0,03410	0,03466	0,09900	0,10238	0,02733	0,03718	0,04834	0,03616
GMS	-0,01788*		-0,10430***		0,07363***		-0,01917**	
EP	0,00790		0,02995		0,00748		0,00716	
CS	-0,21964***	0,09180	0,29858	0,34873*	0,35038***	0,12170*	-0,36291***	-0,16507***
EP	0,07075	0,06133	0,20555	0,17232	0,05369	0,05284	0,06635	0,05245
PS	-0,35217***	0,00569	0,35669	0,27114	0,34767***	0,14991**	-0,42044***	-0,11175*
EP	0,07798	0,06760	0,22655	0,18991	0,05918	0,05823	0,07313	0,05781
MS	-0,14300*	0,13095*	0,61870**	0,42142*	0,24550***	0,21594***	-0,48735***	-0,13640**
EP	0,07877	0,06828	0,22885	0,19184	0,05978	0,05882	0,07387	0,05840
PEip	-1,68386***		0,35870		-0,50215		-1,27280**	
EP	0,39938		1,90133		0,45528		0,42256	
PEi	-2,44852***		-1,19249		0,61873		-1,77674***	
EP	0,44161		2,10237		0,50342		0,46724	

*** P<0,001; ** P<0,01; * P<0,05.

^a AA, AM, AAZ, AMZ, HA, HM, EA e EM são: efeito genético aditivo direto e materno, complementariedade direta e materna, heterose direta e materna e epistasia direta e materna, respectivamente.^b GMD, CD, PD, MD, GMS, CS, PS, MS, PEip e PEi são as características: ganho médio diário até a desmama, conformação, precocidade e musculatura na desmama, ganho médio diário da desmama ao sobreano, conformação, precocidade e musculatura no sobreano, perímetro escrotal ajustado para idade e peso do animal e perímetro escrotal ajustado para idade do animal, respectivamente. EP = erro-padrão das estimativas dos coeficientes de regressão.

emprego da técnica de regressão de cumeieira com $k = 0,06$ reduziu consideravelmente esses FIV, que passaram a apresentar valores entre 1 e 2 para todos os componentes dos modelos, e forneceu resultados que podem ser mais facilmente explicados. A adição de k à matriz de correlações entre os componentes genotípicos promoveu redução destas correlações e dos erros-padrão das estimativas, permitindo evidenciar com clareza a presença de efeitos genotípicos. Portanto, a determinação de efeitos não-aditivos de forma mais acurada é possível quando se reduz a multicolinearidade entre os componentes do modelo, empregando-se a técnica de regressão linear múltipla de cumeieira. Estudando modelos de avaliação para dados de cruzamentos, Demeke et al. (2003a) observaram também que as correlações amostrais entre os parâmetros estudados aumentavam de acordo com o número de parâmetros considerados no modelo e que, quando as dependências lineares entre os parâmetros eram altas, as estimativas se tornavam instáveis e com grandes erros-padrão. A alta colinearidade dos componentes de dominância e epistasia seria também, de acordo com Arthur et al. (1999), o motivo pelo qual alguns autores não observaram efeito epistático significativo sobre predições de genótipos *Bos indicus* × *Bos taurus*. O método de regressão de cumeieira foi aplicado também por Roso et al. (2005b), Pimentel et al. (2006) e Carvalheiro et al. (2006), todos com o objetivo de obter estimativas estáveis de efeitos genéticos aditivos e não-aditivos. Roso et al. (2005b), que analisaram o ganho de peso pré-desmama de animais cruzados europeus utilizando métodos de regressão de cumeieira como alternativas ao método de quadrados mínimos ordinários, concluíram que as regressões de cumeieira apresentaram melhores resultados quanto ao quadrado médio do erro de predição e quanto aos fatores de inflação da variância e foram particularmente efetivos na redução da multicolinearidade envolvendo as variáveis preditoras dos efeitos aditivos raciais. De acordo com Pimentel et al. (2006), a regressão de cumeieira viabilizou a obtenção de estimativas para os efeitos aditivo-conjunto (complementariedade) e epistático, mesmo na presença de forte multicolinearidade. Carvalheiro et al. (2006) avaliaram modelos incluindo interações de efeitos genéticos e latitude e observaram problemas de multicolinearidade. Esses autores também concluíram que a regressão de cumeieira pode ser uma ferramenta potencial na obtenção de estimativas mais estáveis e plausíveis, pois observaram que as variâncias dos erros de predição e os fatores de inflação da variância foram significativamente reduzidos e muitos dos efeitos não-significativos pelo método de quadrados mínimos ordinários passaram a ser sob regressão de cumeieira.

Os valores de F obtidos no intuito de verificar a existência de diferença de ajuste significativa entre os modelos reduzidos, que consideraram apenas os efeitos de epistasia ($MR_{s/aaZ,amZ}$) ou apenas os efeitos de complementariedade ($MR_{s/Ea,Em}$) aos efeitos aditivos e de heterose, e o modelo completo (MC) foram altamente significativos para as características que apresentaram ambos os efeitos significativos nas análises de regressão de cumeieira (Tabela 2). Essas características e os valores de F que contrastaram os modelos $MR_{s/aaZ,amZ}$ e MC e $MR_{s/Ea,Em}$ e MC, respectivamente, foram: GMD (41,20 ($P < 0,01$); 12,81 ($P < 0,01$)), PD (10,65 ($P < 0,01$); 15,62 ($P < 0,01$)), MD (5,04 ($P < 0,01$); 6,49 ($P < 0,01$)) e MS (3,70 ($P < 0,05$); 8,32 ($P < 0,01$)). Para a característica GMS, observou-se diferença de ajuste significativa entre os modelos $MR_{s/aaZ,amZ}$ e MC (21,48, ($P < 0,01$)) e, para as características CS, PS, PEip e PEi, diferença significativa entre os modelos $MR_{s/Ea,Em}$ e MC (3,44, ($P < 0,05$); 2,83 ($P < 0,10$); 6,39 ($P < 0,05$) e 6,48 ($P < 0,05$), respectivamente). Apenas CD não mostrou diferença de ajuste significativa entre ambos os modelos reduzidos e o modelo completo. De modo geral, os valores de F indicaram superioridade do modelo completo em relação aos modelos reduzidos e justificam a inclusão de ambos os componentes, complementariedade e epistasia, por meio das respectivas co-variáveis obtidas como descrito anteriormente, aos modelos de avaliação de animais cruzados.

Uma vez que as discussões sobre os desempenhos preditos de gerações avançadas referem-se a cálculos realizados em relação ao uso de animais da raça Hereford (co-variáveis = 0), espera-se que animais da raça Nelore apresentem expressão máxima do efeito aditivo direto (co-variável = 1) e animais da geração F_1 e das gerações posteriores de acasalamentos “inter se” a partir da geração F_1 , metade deste efeito, por terem 50% de genes zebuínos. Uma vez que foi utilizada vaca zebuína na formação da geração F_1 , animais Nelore e F_1 devem apresentar efeito genético aditivo materno máximo e animais das gerações posteriores, metade desse efeito. A complementariedade direta deve ter sua expressão máxima no animal de composição genética $\frac{1}{2}$ zebuino + $\frac{1}{2}$ taurino, com co-variável igual a 0,25. Assim, para a característica GMD, por exemplo, cujos efeitos estimados para complementariedade direta e materna foram iguais a -0,067 e 0,121 kg/dia, a expressão máxima da complementariedade direta observada a partir da geração F_1 deve ser de -0,017 kg/dia e da complementariedade materna, a partir da geração F_2 , de 0,03 kg/dia. Animais F_1 , contendo 100% dos locos em heterozigose, devem apresentar expressão total do efeito da heterose direta. Essa expressão deve ser reduzida à metade para as demais gerações de

Tabela 3 - Estimativas dos fatores de inflação da variância resultantes das análises de regressão linear múltipla ($k = 0$) sobre os modelos utilizados para avaliar as características pré e pós-desmama^a de animais Hereford x Nelore

Efeito	GMD	CD	PD	MD	GMS	CS	PS	MS	PEi	Peip
AA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AM	1	1	1	1		2	2	2		
AAZ	26	26	26	26	10	43	43	43	7	7
AMZ	41	39	39	39		38	38	38		
HA	22	22	22	22	9	40	40	40	7	7
HM	20	19	19	19		29	29	29		
EA	6	6	6	6	4	22	22	2	4	4
EM	14	14	14	14		16	16	16		

^a GMD, CD, PD, MD, GMS, CS, PS, MS, Peip e PEi são as características: ganho médio diário até a desmama, conformação, precocidade e musculatura na desmama, ganho médio diário da desmama ao sobreano, conformação, precocidade e musculatura no sobreano, perímetro escrotal ajustado para idade e peso do animal e perímetro escrotal ajustado para idade do animal, respectivamente.

^b aa, am, aaz, amz, ha, hm, ea e em são: efeito genético aditivo direto e materno, complementariedade direta e materna, heterose direta e materna e epistasia direta e materna, respectivamente.

acasalamento “inter se”, uma vez que esses animais devem apresentar 50% de genes em heterozigose. Da mesma forma, animais F2 devem apresentar o efeito máximo da heterose materna e animais das gerações posteriores, metade desse efeito. O efeito epistático direto, calculado de acordo com o conceito de epistazigose, deve ter sua expressão máxima em animais F2 e sua manifestação se reduz à metade para os animais das gerações posteriores, uma vez que a partir da geração F2 os animais passam a apresentar 50% de genes em heterozigose. Animais da geração F3 devem apresentar efeito epistático materno máximo, pois suas mães F2 possuem epistazigose máxima.

Apesar de resultados mais consistentes terem sido gerados pela técnica de regressão de cumeieira, as estimativas dos efeitos genotípicos, com e sem o uso desta técnica, geraram valores preditos semelhantes e isto ocorreu para todas as características. A comparação entre os gráficos 1 e 2 de cada característica, nas Figuras 1 e 2, pode facilitar a visualização desse resultado. As discussões que se seguem, no entanto, referem-se apenas às predições resultantes das análises de regressão de cumeieira.

Animais da raça Nelore revelaram superioridade em GMD (Gráfico A2 da Figura 1) de 12,88% da média, principalmente em virtude do efeito genético aditivo materno. Para a primeira geração de cruzamento (F₁), a superioridade predita foi de 20,15%, como consequência da heterose direta e, principalmente, do efeito aditivo materno. A geração F₂ apresentou superioridade de 14,76%, principalmente em razão dos efeitos de heterose e de complementariedade maternas, apesar da expressão do efeito epistático direto. Os animais da geração F₃ foram 9,45% superiores à média e apresentaram valores inferiores aos da raça Nelore. Além da perda decorrente da manifestação de metade da epistasia

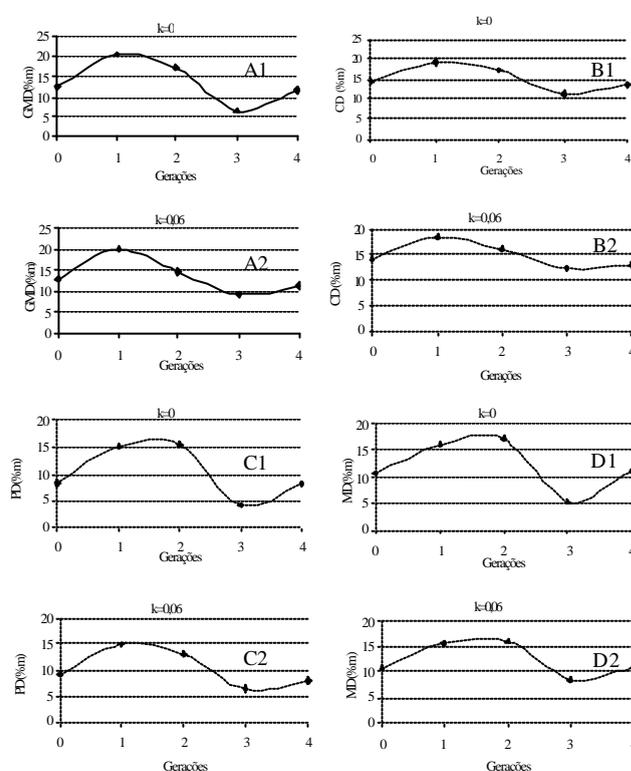


Figura 1 - Desempenhos preditos das gerações Nelore, F₁, F₂, F₃ e F₄, na formação do Braford ½, partindo-se de vacas Nelore, em porcentagem da média das populações estudadas e em relação ao Hereford puro, utilizando-se os efeitos observados em análises de regressão linear múltipla de cumeieira com $k = 0$ ^(a) e $k = 0,06$ ^(b) para as características de desmama: A1 - ganho médio diário (GMD^(a)), A2 - GMD^(b), B1 - conformação (CD^(a)), B2 - CD^(b), C1 - precocidade (PD^(a)), C2 - PD^(b), D1 - musculatura (MD^(a)) e D2 - MD^(b).

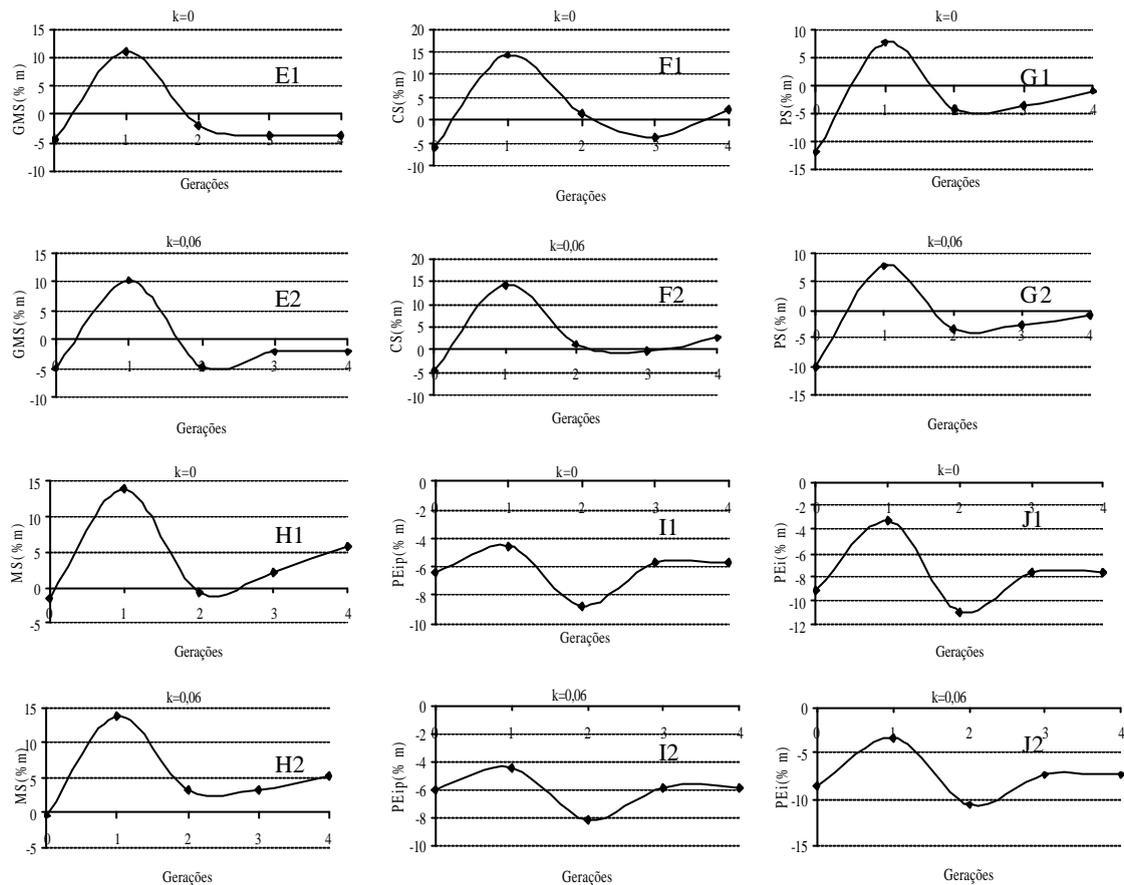


Figura 2 - Desempenhos preditos das gerações Nelore, F1, F2, F3 e F4, na formação do Braford $\frac{1}{2}$, partindo-se de vaca Nelore, em porcentagem da média das populações estudadas e em relação ao Hereford puro, utilizando-se os efeitos observados em análises de regressão linear múltipla de cumeeira com $k = 0^{(a)}$ e $k = 0,06^{(b)}$, para as características de sobreano: E1 - ganho médio diário (GMS^(a)), E2 - GMS^(b), F1 - conformação (CS^(a)), F2 - CS^(b), G1 - precocidade (PS^(a)), G2 - PS^(b), H1 - musculatura (MS^(a)), H2 - MS^(b), I1 - perímetro escrotal ajustado para idade e peso (PEip^(a)), I2 - PEip^(b), J1 - perímetro escrotal ajustado para idade (PEi^(a)) e J2 - PEi^(b).

direta e de toda a epistasia materna, os animais da geração F₃ passaram a expressar apenas metade da heterose materna em relação à geração F₂. O GMD estabilizou-se na geração F₄, com valor superior aos da raça Hereford, mas inferior ao da raça Nelore.

As características CD, PD e MD (Gráficos B2, C2 e D2, respectivamente, da Figura 1) apresentaram comportamentos muito semelhantes ao do GMD ao longo das gerações: a raça Nelore foi superior à Hereford 14; 9,17 e 10,76%, respectivamente, como resultado do efeito genético aditivo materno. Não se deve ignorar o fato de que CD resulta de uma avaliação visual e que, quanto maior a contribuição de Nelore para a composição genética do animal, maior será e parecerá ser a carcaça desse animal. O forte efeito genético aditivo e de complementariedade diretos negativos sobre PD revelam a tendência para a terminação mais tardia dos animais Nelore e a tendência de os avaliadores em atribuírem

escores de PD superiores para animais que mais se aproximem do biótipo taurino/britânico. Escores menores de PD geralmente são atribuídos a animais mais esguios e altos em relação àqueles com maior profundidade e estrutura mais compacta e caracteristicamente mais precoces, como os europeus, o que explica o efeito aditivo negativo para PD. Assim, também existe a tendência de atribuição de maiores escores a animais criados em melhor ambiente, o que explica a obtenção de importantes efeitos maternos.

Na geração F1, o efeito da heterose direta, juntamente com o efeito aditivo materno completo, resultou em superioridade de 18,49; 15,02 e 15,46% para CD, PD e MD em relação à média. Os animais da geração F2 foram 15,91% superiores para a característica CD e esse percentual foi 13,61% superior ao predito para a raça Nelore. A manifestação da heterose materna em sua totalidade foi a principal responsável pela superioridade predita para os animais F2.

Em PD e MD, os animais F2 apresentaram superioridade de 13,17 e 15,95%, respectivamente, desempenhos próximos aos dos F1, em virtude dos altos efeitos de heterose direta e materna sobre estas características. Entretanto, a maior contribuição para PD foi do efeito aditivo materno, mesmo com sua expressão reduzida à metade nos animais F2. Contribuíram ainda para os valores de PD e MD dos animais F2 os efeitos da complementariedade materna e da epistasia direta completa, que foi relativamente alta e positiva. Nos animais da geração F3, assim como observado para GMD, esta superioridade caiu para 12,18% da média (CD), 6,3% da média (PD) e 8,5% da média (MD), inferiores aos valores preditos para a raça Nelore. Esses animais, além de expressarem metade do efeito epistático direto, suas mães F2 expressaram apenas metade do valor observado para a heterose materna e, ainda, o efeito completo de epistasia materna, que reduziu a predição para os escores de CD em 2,21% da média. O valor predito para PD nestes animais foi 31,23% inferior ao da raça Nelore. Para os animais da geração F4, a redução na manifestação da epistasia materna pela metade fez com que o valor predito para CD nestes animais fosse um pouco superior ao dos animais F3, ou 13,1% acima da média. Para PD e MD, este valor estabilizou próximo ao da raça Nelore, com superioridade de 7,98 e 10,87% em relação à média, respectivamente.

Apesar das magnitudes e direções diferentes para algumas estimativas dos componentes genotípicos para as características de desmama avaliadas, promovendo diferenças em cada efeito para cada geração, o somatório de todos os efeitos gerou mudanças, ao longo das gerações, muito semelhantes para todas as características. Esse comportamento confirma que o balanço de todos na promoção da característica é mais importante que a estimativa isolada de cada efeito genotípico.

Ao contrário do que ocorreu com as características de desmama, quase sempre beneficiadas pelos efeitos maternos ao longo das gerações, a característica GMS apresentou inferioridade de 4,8% em relação à média, em decorrência do efeito direto negativo para a raça Nelore (Gráfico E2 da Figura 2).

A expressão completa do efeito da heterose direta sobre os animais F1, no entanto, fez com que o valor de GMS predito para esses animais fosse 10,37% superior à média, apesar dos efeitos negativos aditivo e de complementariedade diretos. Para os animais da geração F2, o valor predito para GMS foi próximo ao obtido para a raça Nelore (4,67% inferior à média). A partir da geração F3, o balanço dos efeitos, agora com a manifestação de metade do efeito epistático, estabilizou seu valor predito em -2,09% em relação à média.

O forte efeito aditivo direto negativo sobre CS e MS

(Gráficos F2 e H2, respectivamente, da Figura 1) para os animais da raça Nelore foi amenizado pela estimativa (embora não-significativa para CS) do efeito aditivo materno acumulado; os valores preditos para CS e MS para esses animais foram de -4,5 e -0,36% em relação à média. Esses animais apresentaram valor predito para PS de -10,24% em relação à média (Gráfico G2 da Figura 2), como resultado do efeito aditivo direto negativo sobre PS, reafirmando o caráter tardio desses animais.

Os valores preditos para CS, PS e MS dos animais da geração F1 foram 14,33; 7,87 e 13,84% superiores à média, respectivamente. Esses valores foram bastante beneficiados pela expressão total da heterose direta sobre estas características, além da contribuição dos efeitos aditivos maternos e de complementariedade direta. Para os animais da geração F2, os ganhos para CS, PS e MS atribuídos à manifestação da heterose materna (máxima pela utilização de fêmeas F1), da complementariedade direta e materna e de metade dos efeitos aditivos maternos e de heterose direta foram fortemente reduzidos pela expressão máxima da epistasia direta, o que resultou em predições de 1,12; -3,34 e 3,17% em relação à média para CS, PS e MS, respectivamente. A redução da expressão da heterose direta sobre os animais da geração F3 e, principalmente, a manifestação completa do efeito de epistasia materna e de metade da epistasia direta, fizeram com que a predição de CS nestes animais reduzisse para -0,44% em relação à média. Para PS, este valor foi um pouco superior ao dos animais F2 (-2,64% em relação à média) e para MS, muito próximo (3,15% em relação à média) à média, em virtude da redução da manifestação da epistasia direta.

Na geração F4, a redução da expressão do efeito epistático materno fez com que os valores preditos para CS, PS e MS se estabilizassem em 2,46%, -0,99% (inferiores ao dараça Hereford) e 5,21% em relação à média, respectivamente, e se mantivessem acima dos valores observados para a raça Nelore, geração F2 e geração F3.

Entre os componentes de efeito direto dos modelos reduzidos, apenas o efeito aditivo e a epistasia revelaram efeitos significativos para as características perímetro escrotal ajustado para a idade (PEi) e idade e peso (PEip) (Tabela 4). Apesar de não-significativo, observou-se efeito estimado negativo da heterose direta sobre a característica PEip. Esse resultado pode ser explicado pelo fato de esta característica consistir em um ajuste do perímetro escrotal para o peso do animal e, possivelmente, pelo desenvolvimento ponderal do animal receber maiores efeitos de dominância que o desenvolvimento testicular. Para PEi, embora não-significativo, o efeito da heterose direta passou a apresentar estimativa positiva. Em estudo sobre efeitos

raciais e de heterose em gerações avançadas de populações compostas, Gregory et al. (1991) observaram que a inclusão do peso aos 368 dias e da interação de peso aos 368 dias com grupo racial como co-variáveis no modelo removeu muito do efeito de heterose sobre as características perímetro escrotal e volume testicular, concluindo que grande parte da heterose sobre estas características é decorrente dos efeitos de heterose sobre o peso. Para as gerações F2 e F3/F4 (analisadas conjuntamente) de uma das populações avaliadas, a redução na heterose para o perímetro escrotal, causada pela consideração destas co-variáveis no modelo, foi de 0,70 cm para -0,30 cm. Teixeira et al. (2002) obtiveram também estimativa negativa para o efeito da heterose direta sobre o perímetro escrotal (-0,33 cm) de animais cruzados Angus \times Nelore e Hereford \times Nelore quando o peso ao sobreano foi incluído no modelo de análise e estimativa positiva (0,95 cm) quando esta co-variável não foi incluída.

As curvas dos valores preditos para PEip e PEi (Gráficos I2 e J2, respectivamente, da Figura 2) ao longo das gerações Nelore, F1, F2, F3 e F4 foram muito semelhantes. Todas as predições tiveram valores negativos, porém, para PEi, foram observadas distâncias mais acentuadas das gerações Nelore e F2 em relação à F1. Os efeitos genotípicos significativos sobre estas características diferiram apenas em intensidade e a direção das mudanças entre as gerações se manteve a mesma.

O valor predito para PEip para a raça Nelore, devido ao efeito aditivo direto negativo, foi de -6,0% em relação à média. Uma vez que esta característica é indicadora da precocidade sexual, esse valor está alinhado à reprodução mais tardia dos zebuínos. O efeito aditivo direto sobre PEi foi mais acentuado, possivelmente em virtude da correlação entre esta característica e o peso do animal, e o valor predito de PEi para a raça Nelore foi de -8,64% em relação à média.

O efeito da heterose sobre PEip, apesar de não-significativo, contribuiu para manter alto e negativo o valor predito para a geração F1, -4,47% em relação à média. Esse valor foi 25,5% superior ao predito para a raça Nelore, uma vez que, além de metade do efeito genético aditivo direto, estes animais tiveram contribuição positiva, apesar de pequena, do efeito da complementariedade direta. A redução do efeito aditivo e a presença de heterose positiva sobre PEi na geração F1, apesar da contribuição negativa do efeito de complementariedade direta, promoveram grande distanciamento no valor predito desses animais (-3,18% em relação à média) em comparação aos da raça Nelore.

Por expressarem efeito de epistasia direta alto e negativo, os animais da geração F2 apresentaram valores preditos para PEip e PEi 35,17 e 22,11% inferiores aos da raça Nelore, ou -8,11 e -10,55% em relação à média, respectivamente. A partir da geração F3, esses valores estabilizaram-se próximos aos valores preditos para a raça Nelore, em -5,84 e -7,42% em relação à média, respectivamente.

Efeitos epistáticos negativos sobre PEip podem estar relacionados ao alto percentual de animais sintéticos rejeitados em exames andrológicos em relação aos touros jovens de raças puras, criados e manejados em condições semelhantes. No entanto, mais estudos direcionados à determinação das interações gênicas sobre características de fertilidade em bovinos visando esclarecer sua direção e magnitude são necessários para a interpretação desses fatos.

Conclusões

Na média das latitudes em que se encontram os rebanhos avaliados e para a qual todas as estimativas foram obtidas, pode-se afirmar que: os efeitos aditivos diretos negativos e os maternos positivos ressaltam o caráter tardio da raça Nelore e a excelente habilidade materna das fêmeas desta raça; animais F1 beneficiam-se, em praticamente todas as características avaliadas, dos efeitos aditivos maternos e de heterose direta e apresentam desempenhos superiores aos da geração parental; os efeitos de complementariedade observados sobre as características pré e pós-desmama são tão importantes quanto os demais efeitos sobre a predição dos desempenhos das gerações cruzadas na formação do Braford $\frac{1}{2}$; e os efeitos epistáticos influenciam forte e negativamente os níveis de produção de animais cruzados após a segunda geração de acasalamentos, praticamente para todas as características de desmama e de pós-desmama, portanto, não se recomenda a utilização de fêmeas F2 para reprodução.

É possível obter bons desempenhos para as características pré-desmama por meio da utilização de animais das gerações F1 e F2, principalmente em razão dos efeitos aditivos e de heterose materna. A partir da geração F3, devido a manifestação de efeitos epistáticos maternos, esperam-se desempenhos próximos ou inferiores aos da raça Nelore. Para características pós-desmama, é possível a obtenção de melhores desempenhos utilizando-se animais da geração F1 ou da raça Hereford em relação à Nelore e às demais gerações na formação do Braford $\frac{1}{2}$.

Agradecimento

À FAPESP, pelo financiamento do projeto que originou este trabalho. À Conexão Delta G e à GenSys, pelo fornecimento e pela preparação dos dados.

Literatura Citada

- ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P.D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, v.57, p.231-241, 1999.
- CARDOSO, V.C.; QUEIROZ, S.A.; BRITO, F.V. et al. Evidence of heterotic and epistatic effects on postweaning weight gain of Nelore calves. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7., 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: Organizing Committee, 2002. p.279-282.
- CARVALHEIRO, R.; PIMENTEL, E.C.G.; CARDOSO, V. et al. Genetic effects on preweaning weight gain of Nelore-Hereford calves according to different models and estimation methods. **Journal of Animal Science**, v.84, p.2925-2933, 2006.
- DEMEKE, S.; NESER, F.W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of *Bos taurus* x *Bos indicus* cattle crosses in Ethiopia: evaluation of different crossbreeding models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.120, p.39-50, 2003a.
- DEMEKE, S.; NESER, F.W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of *Bos taurus* x *Bos indicus* cattle crosses in Ethiopia: estimation of individual crossbreeding effects. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.120, p.245-257, 2003b.
- DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF DR. JAY L. LUSH, 1973, Champaign. **Proceedings...** Champaign: American Society of Animal Science, 1973. p.54-77.
- FREUND, R.J.; LITTEL, R.C. **SAS® system for regression**. Cary: SAS Institute, 2000. (CD-ROM).
- FREUND, R.J.; WILSON, W.J. **Regression analysis: statistical modeling of a response variable**. San Diego: Academic Press, 1998. 144p.
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H. et al. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Science**, v.13, p.242, 2000 (supl. B).
- FRIES, L.A.; SCHENKEL, F.S.; ROSO, V.M. et al. Epistasygosity and epistatic effects. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7., 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: Organizing Committee, 2002. p.271-274.
- GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for puberty and scrotal traits of beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.69, p.2795-2807, 1991.
- KINGHORN, B.P. The expression of 'Recombination Loss' in quantitative traits. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.97, p.138-143, 1980.
- PICCOLI, M.L.; ROSO, V.M.; BRITO, F.V. et al. Additive, complementarity (additive*additive), dominance, and epistatic effects on preweaning weight gain of Hereford x Nelore calves. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7., 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: Organizing Committee, 2002. p.275-278.
- PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A.; CARVALHEIRO, R. et al. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.1020-1027, 2006.
- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P. et al. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1780-1787, 2005a.
- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P. et al. Estimation of genetic effects in the presence of multicollinearity in multibreed beef cattle evaluation. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1788-1800, 2005b.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM – SAS. **SAS/STAT: user's guide**. Version 8., Cary: 1999. (CD-ROM).
- TEIXEIRA, R.A.; DIAS, L.T.; ALBUQUERQUE, L.G. Estimates of genetic parameters for age at first calving and scrotal circumference in a beef cattle crossbred population. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7., 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: Organizing Committee, 2002. p.677-679.
- WEISBERG, S. **Applied linear regression**. 1.ed. New York: Wiley Series in probability and mathematical statistics, 1980. 283p.