

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE ZOOTECNIA E ENGENHARIA DE ALIMENTOS

HELOISE PATRÍCIA QUINTINO DE OLIVEIRA

**Análise genética dos efeitos de linhagem
materna em um rebanho Nelore**

HELOISE PATRÍCIA QUINTINO DE OLIVEIRA

**Análise genética dos efeitos de linhagem materna em um
rebanho Nelore**

Dissertação apresentada à
Faculdade de Zootecnia e
Engenharia de Alimentos da
Universidade de São Paulo, como
parte dos requisitos para a obtenção
do Título de Mestre em Zootecnia.

Área de Concentração: Qualidade e
Produtividade Animal

Orientador: Prof. Dr. José Bento
Serman Ferraz

Pirassununga

2005

DEDICATÓRIA

A meus pais Jonas e Maria Inêz, que sempre incentivaram meus estudos e tiveram uma colaboração fundamental nessa empreitada. Aos meus irmãos, Camila e Thiago, pelo carinho e compreensão.

Ao meu marido, Marcos, companheiro, amigo e pai maravilhoso, por estar a meu lado e nunca ter me deixado fraquejar.

A minha filha, Beatriz, razão do meu viver.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por dar vida e força para enfrentar e realizar este momento de conquista.

Ao Professor Doutor José Bento Sterman Ferraz, não só pela orientação acadêmica, mas também pela amizade e ensinamentos que contribuíram para minha formação pessoal e profissional.

Aos Professores Doutor Joanir Pereira Eler e Júlio César de Carvalho Balieiro pela importante colaboração.

À Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo, pela importância na minha formação acadêmica e profissional.

A CIPEC Agropecuária, pelos dados fornecidos para a realização deste trabalho.

Aos amigos e companheiros de GMA, Sancho, Gerson e Elisângela, pela colaboração direta e sem as quais muita coisa não seria possível.

Aos demais colegas de GMA: Andréa, Marcelo, Sandra, Ivan, Leila, Daniele, Aline, Rodrigo, Flávia, Ricardo e Érica, pela convivência.

Ao funcionário Gilson, as funcionárias da biblioteca, em especial à Bernadete, Iara e Patrícia, e aos demais funcionários da FZEA que de alguma maneira contribuíram com o desenvolvimento deste trabalho.

A todos que estiveram presentes direta ou indiretamente em alguma etapa deste trabalho ou colaboraram no enriquecimento da minha formação profissional e pessoal.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	i
Lista de Tabelas	iii
Resumo	9
Abstract	10
1. Introdução	11
2. Revisão Bibliográfica	12
2.1. Por quê estudar a raça Nelore?	12
2.1.1 <i>Histórico do Nelore Lemgruber</i>	17
2.2. O complexo de efeitos maternos	20
2.3. Linhagem materna: o que é isso e qual a sua influência	25
2.3.1. <i>Efeitos citoplasmáticos na bovinocultura de leiteira</i>	28
2.3.2. <i>Efeitos citoplasmáticos em suínos</i>	32
2.3.3. <i>Efeitos citoplasmáticos em animais de laboratório</i>	32
2.3.4. <i>Efeitos citoplasmáticos em ovinos</i>	33
2.3.5. <i>Efeitos citoplasmáticos em bovinos de corte</i>	33
2.3.6. <i>Implicações da avaliação dos efeitos citoplasmáticos</i>	36
2.4. Objetivos	38
3. Material e Métodos	39
3.1. Dados	39
3.2. Modelos	41
3.3. Metodologia de Análise	43
3.4. Teste de máxima verossimilhança	44
4. Resultados e Discussão	46
4.1. Estimativas de componentes de (co)variâncias e impacto da inclusão da linhagem materna	46
4.2 Erros de seleção	59
5. Conclusões	65
6. Referências Bibliográficas	66
7. Apêndice	73

Lista de Figuras

- Figura 1:** Contribuições do pai e da mãe para o genótipo de um filho (Adaptado de Fries e Albuquerque, 1998). 21
- Figura 2:** Contribuições do pai e da mãe para o fenótipo de um filho (Adaptado de Fries e Albuquerque, 1998). 21
- Figura 3 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao nascer (PN). 50
- Figura 4 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso aos 120 dias de idade (P120). 51
- Figura 5 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso do nascer aos 120 dias de idade (GP120). 52
- Figura 6 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso a desmama (PD). 53
- Figura 7 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso do nascer a desmama (GPD). 53
- Figura 8 –** Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao ano (P12). 54

- Figura 9** – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h_m^2), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso da desmama ao ano (GP12). 55
- Figura 10** – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao sobreano (PSOB). 56
- Figura 11** – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB). 56
- Figura 12** – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para perímetro escrotal (PE). 57
- Figura 13** – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para temperamento (TEMP). 58
- Figura 14** - Erro de seleção promovido pela não utilização do efeito de linhagem materna considerando os 1000 melhores machos classificadas pela DEP para peso a desmama. 60
- Figura 15** – Erro de seleção promovido pela não utilização do efeito de linhagem materna considerando as 1000 melhores fêmeas classificadas pela DEP para peso a desmama. 62
- Figura 16** – Comparação dos valores genéticos médios e do efeito genético citoplasmático para peso a desmama de quatro diferentes linhagens maternas. 64
- Figura 15** – Comparação do progresso genético para peso a desmama, 1992 a 2003, com a inclusão ou não do efeito de linhagem materna no modelo de avaliação. 64

Lista de Tabelas

Tabela 1 – Registro cronológico das entradas de gado Zebu no Brasil.	13
Tabela 2 – Coeficiente de herdabilidade para efeitos diretos (h^2) e efeitos maternos (h^2m) utilizadas no Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004	20
Tabela 3 – Número de observações (N), média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de linhagens maternas (NL_c) das características avaliadas no estudo dos efeitos de linhagem materna no rebanho Nelore Lemgruber.	41
Tabela 4 – Estimativas de componentes de (co)variâncias ^a para peso ao nascer (PN), peso aos 120d (P120), ganho de peso aos 120d (GP120), peso à desmama (PD), ganho de peso a desmama (GPD), peso ao ano (P12), ganho de peso da desmama ao ano (GP12), peso ao sobreano (PSOB), ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB), perímetro escrotal (PE) e temperamento (TEMP) analisadas através dos modelos 1 e 2.	47
Tabela 5 – Estimativas de parâmetros genéticos ^a para peso ao nascer (PN), peso aos 120d (P120), ganho de peso aos 120d (GP120), peso à desmama (PD), ganho de peso a desmama (GPD), peso ao ano (P12), ganho de peso da desmama ao ano (GP12), peso ao sobreano (PSOB), ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB), perímetro escrotal (PE) e temperamento (TEMP) analisadas através dos modelos 1 e 2.	49
Tabela 6 – Teste de máxima verossimilhança (comparação entre os $-2\log L$) entre os dois modelos utilizados.	59
Tabela 7 – Correlação de ranking entre o modelo que não inclui efeitos linhagem materna (rank 1) e o modelo que inclui os efeitos de linhagem materna (rank 2) e as diferenças no ranking dos melhores 1000 machos classificados pela DEP para peso a desmama.	60

Tabela 8 – Correlação de ranking entre o modelo que não inclui efeitos linhagem materna (rank 1) e o modelo que inclui os efeitos de linhagem materna (rank 2) e as diferenças no ranking das melhores 1000 fêmeas classificadas pela DEP para peso a desmama. 61

Tabela 9 – Mínimo, máximo e desvio-padrão das soluções para efeitos de linhagem materna para cada característica. 63

RESUMO

OLIVEIRA, H.P.Q. Análise genética dos efeitos de linhagem materna em um rebanho Nelore. 2005. 90 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2005.

O presente trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos da introdução da linhagem materna, representando a herança mitocondrial, no modelo de avaliação genética para características de desenvolvimento (peso ao nascer, aos 120 dias, a desmama, ao ano e ao sobreano), perímetro escrotal e temperamento de um rebanho Nelore. O banco de dados era composto pelo registro de produção de 24.498 animais e o de genealogia, de 27.476. Com o intuito de estimar componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos, os dados foram analisados sob dois modelos, o primeiro igual ao atualmente utilizado nas avaliações genéticas desse rebanho, e o segundo incluiu o efeito de linhagem materna como efeito aleatório. A linhagem materna foi obtida traçando-se a partir de uma fêmea, uma linha até a última fêmea com registro no banco de dados, considerando-a uma fundadora. Dentre as características analisadas, o efeito de linhagem materna foi significativo ($P < 0,05$) somente para peso à desmama. Para essa característica, o efeito de linhagem materna foi responsável por grande alteração do “ranking” dos 1000 melhores animais, tanto para machos quanto para fêmeas. A variação entre as linhagens maternas pode promover diferenças de mais de 22 kg no peso a desmama, o que corresponde a 12,9% da média fenotípica.

Palavras – chave: linhagem materna, efeito citoplasmático, Nelore, bovinos de corte.

ABSTRACT

OLIVEIRA, H.P.Q. Genetic analysis of the effects of maternal lineage for one Nelore herd. 2005. 90 f. M.Sc. Dissertation – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2005.

The present work had the objective to evaluate the effect of the introduction of the maternal lineage, representing the mitochondrial inheritance, in the model of genetic evaluation for growth characteristics (weights at birth, 120 days, weaning, year and 18 months), scrotal perimeter and temperament of one Nelore herd. The data base was composed of 24.498 animals and pedigree, of 27.476. With intention of estimating the (co)variance components and genetic parameters, data were analyzed under two models: first the equal one that currently used in the genetic evaluations of this herd and second that included the maternal lineage effect as random effect. The maternal lineage was gotten tracing itself from a female, a line until the last female with register in the data base, considering she as a founder. Amongst the analyzed characteristics, the maternal lineage effect was significant ($P < 0,05$) only for weight weaning. For this characteristic, the maternal lineage effect was responsible for great alteration in the ranking of the 1000 better animals, as much for males and females. The variation of the maternal lineages can promote difference of more than 22 kg in the weight at weaning, corresponding to 12,9% of the phenotypic mean.

Keywords: maternal lineage, cytoplasmic effect, Nelore, beef cattle.

1. Introdução

No Brasil, país detentor do maior rebanho bovino comercial do mundo, a raça Nelore, ou melhor os animais anelorados, são predominantes. Muitos fatores contribuem para isso. O sistema extensivo de criação utilizado na maioria das propriedades, a adaptabilidade da raça ao clima tropical e sua resistência a parasitas, entre outros.

É dada aos touros maior importância em programas de seleção, uma vez que esses têm maior contribuição na formação dos rebanhos por produzirem maior número de descendentes.

Porém a contribuição maior no fenótipo de um filho é dada pela mãe. Além da contribuição no genótipo, é de responsabilidade da fêmea prover condições ideais para a geração, sobrevivência e crescimento da prole. A isso chamamos de efeitos maternos.

No sistema de produção brasileiro, efeito materno é significado de produção leiteira das vacas. Mas, esse efeito não compreende só isso.

O efeito materno compreende aspectos comportamentais e genéticos. Dentre os genéticos estão os efeitos citoplasmáticos que representam a herança do DNA mitocondrial. No caso da herança mitocondrial em mamíferos, ela é estritamente materna, que permite traçar um linha a partir de uma fêmea e voltar em uma fêmea fundadora num rebanho e associar isso a um efeito de linhagem materna.

Muitos trabalhos com o objetivo de investigar os reais efeitos da origem citoplasmática em características de desenvolvimento e de produção vêm sendo realizados em muitos países abrangendo muitas espécies de produção.

O objetivo principal, neste trabalho, foi investigar a existência do efeito da linhagem materna em características de desenvolvimento e temperamento de um rebanho Nelore brasileiro.

2. Revisão Bibliográfica

2.1. Por quê estudar a raça Nelore?

O Brasil possui aproximadamente 165 milhões de cabeças de bovinos de corte (ANUALPEC, 2004). Desse total 80% possuem genes da raça Nelore em sua constituição genotípica (SIMÃO, 2005).

Dados do Anualpec (2004), mostram que a raça representou 48% do total de sêmen comercializado no país no último ano. Fato que mostra a grande utilização da mesma, em programas tecnificados (utilização de inseminação artificial, transferência de embriões) de seleção, melhoramento genético e cruzamentos.

Historiadores, em suas pesquisas sobre a origem da raça Nelore, ressaltam que a mesma é fruto do cruzamento de exemplares de *Bos indicus* importados da Índia com o rebanho bovino originário da Península Ibérica pré-existente no país.

Os primeiros exemplares de gado zebuino chegaram ao Brasil nos séculos XVII e XVIII, junto com os escravos. Esses animais devem ter sido embarcados como reserva de alimento ou mesmo como objeto de transação. Dessa forma, fica evidente, que os primeiro Zebus tenham sido do tipo africano e, só posteriormente, do indiano (SANTIAGO, 1983).

Pequenas importações ocorreram entre os anos de 1850 e 1890. Como o produto desses animais importados começou a agradar aos criadores, posteriormente foram feitas importações em larga escala.

Os primeiros criadores foram, necessariamente, os primeiros importadores. Além disso haviam firmas importadoras, sediadas no Rio de Janeiro, que intermediavam os negócios. Dentre elas podem ser citadas: a Casa Hagenbeck, de origem alemã, grande fornecedora de animais para as famílias Lemgruber e Lutterbach; Friburgo & Filhos, formada por membros da família Clemente Pinto; Crashley & Co., de negociantes ingleses, que importou animais a pedido de Joaquim Carlos Travassos; a importadora Hopkins,

também inglesa, realizou importações principalmente entre 1908 e 1910, inclusive para o governo de Minas Gerais; e a Casa Arens S/A.

Entre 1890 e 1921, mais de 5.000 animais zebuínos originários da Índia foram trazidos para o Brasil, conforme pode-se conferir na Tabela 1 que traz um resumo da entrada cronológica dos animais zebuínos em nosso país (SANTIAGO, 1985). Entre 1921 e 1930, as importações foram proibidas pelo governo brasileiro.

Depois de 1900, pouco Nelore foi importado, a maioria dos zebuínos que entraram no país pertenciam às raças Gir e Guzerá.

Tabela 1 – Registro cronológico das entradas de gado Zebu no Brasil.

Ano	Nº de cabeças	Histórico
1813	2	Um casal de bovinos da costa do Malabar é deixado no porto de Salvador. Seriam esses os responsáveis pelo tipo nacional conhecido por esse nome.
1822	(?)	Entram na Bahia os Zebus que teriam dado origem ao tipo asiático nacional conhecido por Guadamar.
1826	(?)	Gado zebu de origem africana, provavelmente do Nilo, é estabelecido por D. Pedro I na Fazenda Real de Santa Cruz.
1837	1	Um touro indiano entra no Rio de Janeiro, sendo vendido em hasta pública em 30 de setembro do mesmo ano.
1850	1	Um reprodutor indiano, de origem Sindi é recebido na Bahia pelo Visconde de Paraguaçu.
1854 - 56	(?)	Casais Sindi, vindos da Índia portuguesa, são introduzidos na Baixada Fluminense.
1868	2	Um casal da raça Nelore, destinado à Inglaterra, é desembarcado e vendido em Salvador.
1870	1	Data provável da importação de um touro Guzerá para o Barão de Duas Barras, criador em Cantagalo.
1873	1	Navio inglês, com a tripulação revoltada, aporta ao Recife onde deixa um touro, provavelmente Misore.

1875	2	Casal de Zebus chega ao Rio, vindo do Jardim Zoológico de Londres, para o criador fluminense Acácio Américo de Azevedo.
1878	(?)	Lote de reprodutores Nelore, chefiado pelo touro Hanomet, é enviado pela firma Hagenbeck, para Manoel Ubelhart Lemgruber, de Sapucaia.
1880	(?)	Chega ao Rio o segundo lote Nelore, inclusive o reprodutor Nero, de M. U. Lemgruber; Acácio A. Azevedo traz da Inglaterra uma novilha para o Barão do Paraná.
1881	1	Touro Guzerá chega diretamente da Índia para A. A. Azevedo.
1883	(?)	Desembarca no Rio o terceiro lote encomendado a Hagenbeck pelo criador M. U. Lemgruber, cujo reprodutor era Castor.
1887	(?)	Alguns reprodutores são importados por Antonio Lutterbach, para a Fazenda Santo Antonio, no Carmo.
1891	1	Reprodutor Zebu, da Ilha de Madagascar, é enviado por H. G. Saint-Hilaire para Domingos Theodoro de Azevedo.
1890 -95	200	Reprodutores, inclusive muitos Misore, são importados, pela Hagenbeck, para criadores fluminenses.
1898	8	Em sua primeira viagem a Índia, Teófilo de Godoy traz 6 touros e 2 vacas, para criadores de Uberaba.
1904	17	Teófilo de Godoy desembarca em Santos com um lote de 15 animais, para a sua criação, em Araguari. Um casal de Nelore chega de Madras, por iniciativa de J. C. Travassos, para um criador de Passos.
1905	2	Outro casal, Cacique e Araci, de mesma origem, é importado para a Usina Capimirim, do Com. Manoel S. Machado, na Bahia.
1900 - 05	(?)	Pequenos lotes são importados pelas Casas Crashley, Arens e Hopkins para criadores fluminenses.
1906	150	Ângelo Costa traz da Índia 48 cabeças para José Caetano Borges. Aquisições da Casa Arens; da firma Borges & Irmãos e de outras firmas importadoras.

1907	98	Ângelo Costa e Antonio Gonçalves da Costa importam 64 cabeças, enquanto Alberto Parton traz 34, tendo perdido em viagem outros 36 animais.
1908 - 09	200	Compras estimuladas pelo governo mineiro, por intermédio de casas importadoras. Alaôr Prata traz reprodutores para sua criação e para os Borges, Prata e Rodrigues da Cunha.
1910	620	Grandes levas desembarcaram em Santos e no Rio de Janeiro. do total, 242 exemplares foram importados com auxílio do Ministério da Agricultura, para criadores de Uberaba, Araxá, Sacramento e Cachoeira, no Pará. Compras de Felipe Ache para o governo e para a firma Alexandre, Campos e Cia., de Uberaba.
1911	93	Restante das compras do ano anterior, em parte devida ao Ministério.
1912	12	Destes animais importados, 6 se destinam a Minas e 3 a criadores baianos
1913	264	Partida adquirida por Armel de Miranda e Georges de Chirée
1914	350	Importação dos criadores mineiros Armel de Miranda (300) e João Martins Borges (50).
1915 - 16	205	Chegam ao Brasil os reprodutores comprados por Celso Rosa (91) e Adelino de Paula Leite (114).
1917 - 18	248	Armel de Miranda e seus companheiros, Josias Ferreira de Moraes e Quirino Pucci, trazem gado do Oriente.
1919	944	Compras de Militino Pinto de Carvalho (72); Josias de Almeida e Antonio Costa; Pedro Santerre Guimarães e Manoel Alves Caldeira Jr. Regressaram da Índia, Virmondes Martins Borges e Otaviano Borges, que em diversas viagens trazem 460 reprodutores.
1920	1.904	Desembarcam em Santos 1.006 animais e 989 animais no Rio de Janeiro. Compras de Gabriel Bernardes, Pedro Santerre Guimarães e Manoel A. Caldeira, Manoel de Oliveira Prata e Adroaldo Cunha Campos; Ranulfo Borges do Nascimento,

		Ismael Machado, Luiz de Oliveira Valle, Godofredo do Nascimento, Armando Veloso, Luitprant Prata, Isídio Pereira e Álvaro Rocha.
1921	171	Chegam os três últimos lotes das compras do ano anterior, inclusive os de Moacir Azevedo e Manoel A. Caldeira Jr. Aparecimento da peste bovina, sendo proibida pelo governo federal a importação de gado da Índia.
1930	192	Manoel de Oliveira Prata e Ravísio Lemos conseguem licença para trazer gado da Índia. Desembarque e três meses de quarentena na Ilha do Governador. Renova-se a proibição de entrada de gado indiano.
1939	4	Chegam a Santos dois casais de bovinos Africânder, importados por Orlando de Almeida Prado e adquiridos pelo conde Francisco Matarazzo.
1940	1	Reprodutor Zebu americano, proveniente do Texas, é recebido pelo criador Sérgio da Rocha Miranda, de Itaí, SP.
1952	2	Vindos dos EUA, chegam a São Paulo, para a Faculdade de Medicina Veterinária, dois garrotes mestiços Sindi.
1952	31	Vencendo grandes dificuldades, o agrônomo Felisberto de Camargo, diretor do Instituto Agrônomo do Norte, traz do Paquistão um lote Sindi. Desembarque e quarentena na Ilha de Fernando de Noronha.
1955	114	Paulo Roberto Rodrigues da Cunha, a serviço de Joaquim Martins Borges, traz um lote de gado Gir da Índia. Impedido de entrar no país, desembarca o gado na Bolívia que, aos poucos, vai atravessando a fronteira.
1960	102	Desembarque em Paranaguá, Paraná, onde passa por severa quarentena, um lote de zebuínos das raças Gir (70), Nelore (20) e Guzerá (12), trazidos da Índia pelo criador Celso Garcia Cid, liberado mediante autorização especial do Governo Federal.
1961		O Governo brasileiro suspende a proibição de importações de gado da Índia, mas com a obrigatoriedade de quarentena na

		Ilha de Fernando de Noronha.
1962	318	Vão à Índia os criadores Celso Garcia Cid, Veríssimo Costa Jr., Jacintho Honório da Silva, José Deutch, Francisco José de Carvalho Neto, José da Silva (Dico), Vicente Rodrigues da Cunha, Joaquim Vicente Prata Cunha e D. Olinda Arantes Cunha, tendo trazido gado Gir (153), Guzerá (46), Nelore (84), Kangayam (10) e búfalos das raças Murrah e Jafarabadi.
1964		Renova-se a proibição de importação de animais da Ásia e da África.

Adaptado do Livro "O Nelore" de Alberto Alves Santiago de 1983.

As importações realizadas entre 1960 e 1962 foram responsáveis pela entrada no país dos reprodutores Nelore conhecidos pela grande descendência e contribuição decisiva para o melhoramento da raça, dentre eles: Karvadi , Golias, Rastã, Taj Mahal, Kurupathy, Godhavari (SANTIAGO, 1983 e ABCZ, 2004).

Mais de 80% do gado Zebu importado pelos EUA, que posteriormente veio a contribuir para a formação da sua raça zebuína, o Brahman, foram provenientes de importações diretas e indiretas do Brasil (SANDERS, 1980).

No Brasil, o Nelore é a raça de maior importância no sistema de produção de carne. Por suas qualidades como adaptabilidade ao clima tropical, resistência a parasitas, rusticidade e produtividade.

Vale ressaltar, que o país possui uma linhagem muito interessante do ponto de vista da seleção para temperamento, que é o Nelore Lemgruber.

2.1.1. Histórico do Nelore Lemgruber

Manoel Uberlhart Lemgruber, fazendeiro de ascendência suíça em Sapucaia – RJ, já conhecia as vantagens e possibilidades dos zebuínos (*Bos indicus*) em nosso país, pois sua propriedade se localizava próximo a criatórios que haviam importado os primeiros zebuínos.

Após uma visita ao Jardim Zoológico de Hamburgo, ele importou, em 1878, os primeiros animais Nelore, chefiado pelo touro Hanomet, por

intermédio da firma Hagenbeck (SANTIAGO, 1983). O detalhe mais curioso dessa importação é o fato de que, junto com o reprodutor, veio o indiano que o criou, que não se conformou com a separação do animal que lhe era “sagrado”.

Como o desenvolvimento dos exemplares importados foi satisfatório, Manoel Lemgruber, decidiu fazer novas importações. Com a finalidade de possuir linhagens diferentes exigiu que os novos animais viessem de áreas da Índia distantes da primeira importação. Em 1880, chega um grupo que tinha como reprodutor um belo animal que recebeu o nome de Nero. Em 1883, desembarca o terceiro lote, importando junto a Hagenbeck, cujo reprodutor, o touro Castor, se tornaria famoso em virtude de suas qualidades e pela notável descendência (SANTIAGO, 1983).

Tal rebanho foi mantido em condições de pureza, dando origem à linhagem Lemgruber (originária do Ongole). Essa foi passando pelas mãos dos herdeiros da família até que em 1962, Paulo Lutterbach Lemgruber assumiu, com o falecimento do pai, a Fazenda São José, município de Carmo (RJ), que contava com um rebanho de 430 cabeças da antiga linhagem Lemgruber selecionada pelos seus antepassados. O mesmo afirmava que a principal virtude dessa linhagem era a habilidade materna das vacas, que apresentam boa produção de leite e extraordinária mansidão. Até hoje, Paulo, mantém a marca OL, herdada de seu pai, procurando conservar um patrimônio genético valioso, plasmado por três gerações de sua família.

Desde essa época até os nossos dias, essa linhagem está em mãos de herdeiros ou criadores que reconheceram suas particularidades.

Em maio de 1942, Geraldo Soares de Paula, adquiriu da família Lemgruber, 30 fêmeas e os touros Retaco e Carinho, levando-os para a Fazenda Papagaio, em Curvelo (MG). Posteriormente, em 1962, fez numerosas aquisições da própria família Lemgruber. A maior parte do rebanho selecionado em sua propriedade era descendente de Castor e Mistério Velho, este, pai de Cacique, que originou o touro Mistério, vendido para a Fazenda Mundo Novo (SP), que formava seu rebanho da linhagem Lemgruber no município de Brotas, interior do Estado de São Paulo.

A linhagem Lemgruber tem como principais características: couro abundante e pigmentado, ossatura forte, temperamento dócil, fêmeas com

precocidade sexual e habilidade materna, machos com altos índices de ganho de peso a pasto, tudo sem prejuízo ao padrão da raça Nelore (SANTOS, 1998).

A ABCZ de início não queria registrar os animais dessa linhagem, mas acabou cedendo depois de muita insistência do criador Geraldo de Paula. Muitos combatiam sua seleção, dificultando a comercialização de reprodutores. Nunca conquistou títulos em exposições, mesmo sendo seus animais os mais pesados entre todos os exemplares expostos (SANTIAGO, 1983).

Porém a partir de 1970 essa situação começou a mudar, havendo crescente procura desses animais por ser um rebanho fechado com ausência de prognatismo, cupim tombado ou nanismo.

A partir de 1974 a Fazenda Mundo Novo, localizada em Brotas – SP, de propriedade do grupo Manah, por conselho de técnicos renomados e desprovidos de preconceito, passou a utilizar apenas touros Lemgruber em sua vacada Nelore, com bons resultados (SANTIAGO, 1985). Os quatro touros que alicerçaram o atual Nelore Lemgruber foram “Mistério”, “Tango” (velho), “Barranco” e “Bangüê”.

Para a formação da Fazenda Mundo Novo, contribuíram os criadores Paulo Lutterbach Lemgruber (Fazenda São José – RJ) e Geraldo Soares de Paula (Fazenda Papagaio – MG). No início dos anos 80, Geraldo vendeu quase todo seu rebanho ao grupo empresarial paulista, confiante na continuidade da seleção da linhagem Lemgruber.

Desde então, a Manah Agropastoril Ltda, fez da linhagem Lemgruber selecionada exclusivamente a pasto, um dos mais importantes e conceituados rebanhos da raça Nelore no Brasil.

Em julho de 2001, em comunicado publicado na revista DBO Rural, a CIPEC Agropecuária, de propriedade dos irmãos Fernando e Eduardo Penteado Cardoso, comunica que adquiriu todo o rebanho Nelore Lemgruber (aproximadamente 3.600 animais PO) da Manah Agropastoril Ltda. E, com isso, pretende dar continuidade ao trabalho de melhoramento genético dessa linhagem, baseado nos mesmos princípios de seleção até então adotados, na Fazenda Mundo Novo, localizada no município de Uberaba (MG).

O rebanho Nelore Lemgruber da Fazenda Mundo Novo tem suas avaliações genéticas realizadas pelo Grupo de Melhoramento Animal da FZEA

sob a coordenação dos professores Dr. Joanir Pereira Eler e Dr. José Bento Sterman Ferraz, desde 1995.

No Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004 (Eler et al., 2004), os parâmetros genéticos utilizados para a avaliação estão apresentados na Tabela 2:

Tabela 2 - Coeficiente de herdabilidade para efeitos diretos (h^2) e efeitos maternos (h^2_m) utilizadas no Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004.

Característica	h^2	h^2_m
Peso ao nascer (PN)	0,28	0,04
Peso aos 120 dias (P120)	0,25	0,13
Peso à desmama (PD)	0,36	0,10
Peso aos 12 meses (PES12)	0,25	0,09
Ganho da desmama ao sobreano (GPSOB)	0,19	-
Perímetro escrotal (PE)	0,41	-
Temperamento (TEMP)	0,17	-

Adaptado do Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004 (ELER et al., 2004).

Na tabela acima, temos dados para efeitos diretos e para efeitos maternos. Mas quais são as reais contribuições dos efeitos maternos nos indivíduos?

2.2. O complexo de efeitos maternos

Quando se fala em melhoramento genético ou seleção de rebanhos, uma pergunta surge: “Quem é mais importante: o touro ou a vaca?” E a resposta ouvida mais freqüentemente é que o touro é mais importante, pois sua contribuição dentro de um rebanho, ou até mesmo dentro da pecuária nacional, é muito maior do que a de uma vaca.

Do ponto de vista do genótipo de um indivíduo, a contribuição do touro e da vaca é exatamente igual, quando tratamos de efeitos genéticos aditivos. O

indivíduo tem metade dos genes vindos do pai e a outra metade da mãe, como pode ser visto na Figura 1.

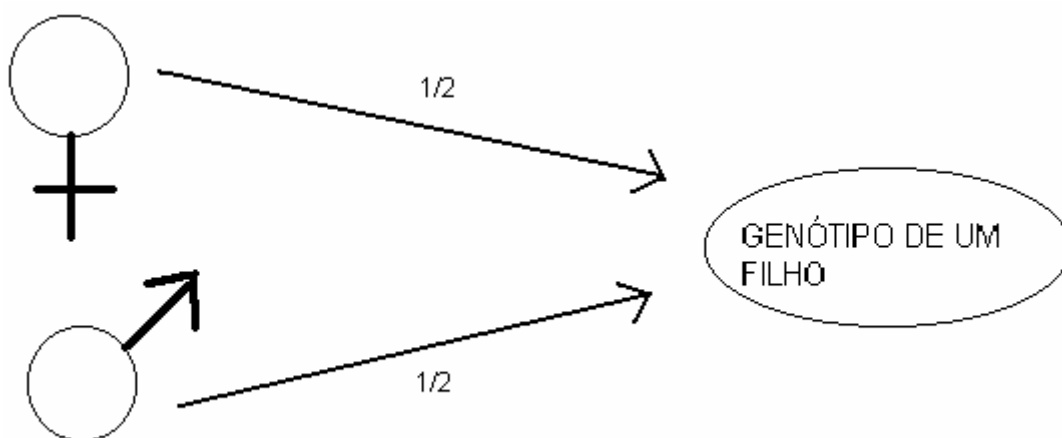


Figura 1: Contribuições do pai e da mãe para o genótipo de um filho (Adaptado de Fries e Albuquerque, 1998).

Mas, é verdade também que o fenótipo de um animal depende muito mais da mãe do que do próprio pai. A contribuição da mãe, para o fenótipo de seu filho, não está somente relacionado com sua contribuição genética, como também com um complexo de efeitos denominado efeitos maternos. Fato esse que permite concluir que a contribuição da mãe no fenótipo do indivíduo é superior à contribuição do pai, como pode ser visualizado na Figura 2.

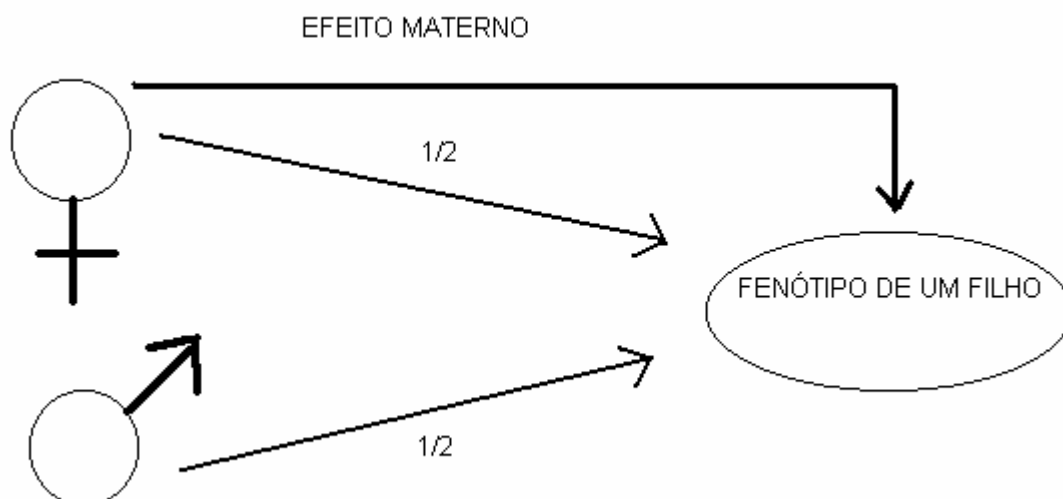


Figura 2: Contribuições do pai e da mãe para o fenótipo de um filho (Adaptado de Fries e Albuquerque, 1998).

Hohenboken (1985) definiu efeito materno como “qualquer contribuição, influência ou impacto sobre o fenótipo de um indivíduo que é atribuída diretamente ao fenótipo de sua mãe”.

É uma definição bastante clara, não deixando margens a discussão. Mas o que, ou qual a porção desse efeito é genético, o que é devido ao comportamento ou instinto animal, o que é efeito de produção de leite, entre outros fatores é discutível.

Ainda segundo Hohenboken (1985) que dividiu os efeitos maternos em 5 tipos.

- 1) Efeitos citoplasmáticos não envolvendo DNA extranuclear.
- 2) Efeitos citoplasmáticos envolvendo DNA extranuclear (especificamente as mitocôndrias)
- 3) Efeitos pré-natais (que compreende gestação e meio uterino)
- 4) Transferência de anticorpos maternos para progênie (principalmente da importância do colostro)
- 5) Efeitos pós-natais, que parece ser o de maior importância, pois compreende a produção de leite, quantidade e qualidade, meio (macro e micro) que a mãe provê à cria.

As evidências dos tipos de efeitos maternos relacionados acima têm sido objeto de estudos de muitos pesquisadores. Esses resultados vêm contribuir para uma melhor compreensão do complexo de efeitos maternos.

Durante o desenvolvimento embrionário, no útero, e durante o período de amamentação a mãe pode ter uma única influência sobre a cria e a taxa de crescimento da prole pode ser influenciado pela produção de leite da mãe (LEGATES, 1972).

Stormont, em 1972, já ressaltava a importância da transferência de imunidade da mãe para seu filho via placenta e via colostro. Essa imunização passiva dos filhos para doenças as quais a mãe foi vacinada ou exposta, garante a sobrevivência dos animais neonatos (HOHENBOKEN, 1985).

Robison (1981) afirmou que os efeitos maternos são importantes para todas as espécies. O mesmo autor afirma que a importância dos efeitos maternos no crescimento dos mamíferos jovens, tende a diminuir com a idade,

confirmando o que Legates (1972) afirmou em seu estudo com mamíferos de laboratórios, que essa influência diminui após a desmama.

O crescimento durante a fase de amamentação é mensurado pelo fenótipo da prole, mas é composto pelo crescimento da prole associada a um efeito materno contribuindo pelo indivíduo, a mãe. O efeito materno é estritamente relativo à prole, mas as diferenças fenotípicas entre as mães para efeito materno são expressas nos valores fenotípicos de suas proles (WAGNER, 1972).

Os aspectos biométricos do efeito materno foram desenvolvidos por Dickerson (1947 apud WILLHAM, 1972)¹, Koch e Clark (1955 apud WILLHAM, 1972)² e Kempthorne (1955 apud WILLHAM, 1972)³. Willham (1963 apud WILLHAM, 1972)⁴ concebeu o efeito materno em termo de modelo genético linear. Já Falconer (1965 apud WILLHAM, 1972)⁵ desenvolveu um modelo genético no qual o efeito materno era linearmente relatado pelo fenótipo da mãe.

Robison (1981) afirmou que bons programas de seleção deveriam incluir a variância materna e a covariância entre os efeitos direto e materno.

Waldron et al. (1993) em um estudo com bovinos de corte, afirmaram que quando os efeitos maternos são ignorados numa avaliação genética, os efeitos diretos são superestimados.

Vários pesquisadores observaram em seus estudos que a correlação genética entre os efeitos diretos e maternos é negativa (WAGNER, 1972; WILLHAM, 1972; ROBISON, 1981; ELER et al., 1994 e ELER et al., 1995) e prevalente em bovinos de corte e suínos (ROBISON, 1981 e HONENBOKEN, 1985).

¹ DICKERSON, G.E. Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain. **Iowa Agr. Exp. Sta. Res. Bull.** p. 354 – 489, 1947.

² KOCH, R.M. e CLARK, R.T. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle. III. Evaluating maternal environment. **Journal of Animal Science.** v. 14, p. 979, 1955.

³ KEMPTHORNE, O. The correlation between relatives in random mating population. **Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.** v. 22, p. 60, 1955.

⁴ WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. **Biometrics.** v. 19, p. 18, 1963.

⁵ FALCONER, D.S. Maternal effects and selection response. In: GURTS, S. (Ed.) **Genetics Today.** New York: Pergamon Press. 1965.

Em suínos a correlação entre efeitos direto e materno é negativa para gordura e positiva para músculo, e de grande importância para tamanho de leitegada (ROBISON, 1981). Em alguns casos, como composição de carcaça em suínos, os efeitos maternos podem persistir por longo tempo pós desmama (HOHENBOKEN, 1985).

Robison (1981) afirmou que para bovinos de corte, é necessário considerar o efeito materno para características de peso até a desmama em programas de seleção.

Como no Brasil, o sistema de produção predominante na bovinocultura de corte é o extensivo, o efeito materno é, na maioria das vezes, confundido ou definido como produção de leite das vacas.

Os trabalhos de Eler et al. (1994) e Eler et al. (1995), utilizando diferentes metodologias, demonstraram grande influência dos efeitos maternos em características de pesos até a desmama e também para peso aos 365 dias em gado Nelore. O mesmo resultado, para peso aos 12 meses, foi encontrado por Rumph et al. (2002) para um rebanho Hereford.

Esses resultados mostram que mesmo havendo o ganho compensatório, esse não é capaz de anular o efeito materno, mesmo após a desmama.

Outra possibilidade de efeito materno levantado por Wagner (1972) é a influência do efeito materno da avó materna sob a prole. Por exemplo, Dodenhoff et al. (1998), em um estudo para avaliar o efeito da avó materna no peso ao nascer e peso a desmama de bovinos Hereford, concluíram não haver influência da avó sobre o peso ao nascer. Já para o peso a desmama, os resultados sugerem que o efeito da avó materna possa ser importante.

Deste modo, considerações precedem para especulações sobre a pequena, porém talvez importante, contribuição de todas as mães anteriores no pedigree.

Legates, em 1972, especulou sobre um efeito materno proveniente da contribuição do óvulo. Isso porque o óvulo, além de carregar em seu núcleo a contribuição da mãe para os efeitos genéticos aditivos de sua prole, carrega em seu citoplasma organelas possuidoras de seu próprio DNA: as mitocôndrias. E quais as influências que esse DNA extranuclear pode exercer nas características de desenvolvimento e produção?

2.3. Linhagem materna: o que é isso e qual a sua influência

A mitocôndria é uma organela citoplasmática que possui DNA próprio, que consiste em uma fita de DNA circular capaz de se autoduplicar independentemente do núcleo. Em bovinos, cada molécula de mtDNA (DNA mitocondrial) contém 16.338 pb, 37 genes, 13 dos quais codificam proteínas da cadeia de transporte de elétrons, essencial para produzir ATP a partir do ADP. Dentre eles, citocromo b, outras subunidades do citocromo oxidase e ATP sintetase (ANDERSON et al., 1982).

Inclusão do mtDNA justificado pela produção de proteínas envolvidas na atividade respiratória mitocondrial, que podem incrementar funções metabólicas celulares e promover aumento de produção.

Em bovinos, o DNA mitocondrial, apresenta cerca 10^3 cópias nas células somáticas. Já o citoplasma do oócito bovino possui cerca de 10^5 a 10^6 cópias (MICHAELS et al., 1982 apud BROWN et al., 1989)⁶, porém somente são encontrados de 10^2 a 10^3 cópias na peça intermediária do espermatozóide bovino (BAHR e ENGLER, 1970 apud BROWN et al., 1989)⁷. O DNA mitocondrial é transmitido efetivamente somente pela mãe através do citoplasma do oócito (HAYASHI et al., 1978 apud BROWN et al., 1989)⁸, embora o mecanismo desta restrição seja incerto.

Segundo Birky (1994), a herança do mtDNA não obedecem às leis de segregação de Mendel por ter uma forma distendida, enquanto o DNA nuclear encontra-se condensado. Nessa condição, o DNA mitocondrial se replica aleatoriamente. O único controle é sobre o número de cópias produzidas. São características da mitocôndria: a segregação vegetativa (tanto na mitose quanto na meiose um indivíduo heteroplasmático (semelhante a heterozigoto no DNA nuclear) pode gerar homoplasmáticos (semelhante a homozigoto no DNA nuclear) como descendentes); herança uniparental (proveniente somente

⁶ MICHAELS, G.S.; HAUSWIRTH, W.W. e LAIPIS, P.J. Mitochondrial DNA copy number in bovine oocytes and somatic cells. **Dev. Biol.** v. 94, p. 246, 1982.

⁷ BAHR, G.F. e ENGLER, W.F. Considerations of volume, mass, DNA, and arrangement of mitochondria in the midpiece of bull spermatozoa. **Exp. Cell Res.** v. 60, p. 338, 1970.

⁸ HAYASHI, J.I.; YONEKAWA, H.; GOTOH, O.; WATANABE, J. e TAGASHIRA, Y. Strictly maternal inheritance of rat mitochondrial DNA. **Biochem. Biophys. Res. Commun.** v. 83, p. 1032, 1978.

de um dos pais; em animais a transmissão do mtDNA é primária e exclusivamente materna); e a seleção intracelular.

Em seu trabalho, Birky (1994) exemplificou a seleção intracelular de mtDNA em um meio contendo antibiótico e o observado foi o seguinte:

1. um mtDNA resistente pode replicar e dar a uma célula sensível o caráter resistente. Conforme o mesmo autor como a replicação e a divisão do mtDNA é distendida, algumas moléculas de DNA das organelas podem replicar mais que outras, pela oportunidade.
2. uma mutação, ou melhor, seleção para determinado meio pode selecionar outros fatores benéficos ou maléficos (por exemplo, em relação a doenças).

A herança não-Mendeliana dos genes da mitocôndria tem efeitos importantes na genética populacional e na evolução, como revisado por Birky (1991).

Dessa forma, desconsiderando mutações ou heterogeneidade do citoplasma, todos os filhos de uma mesma mãe possuem cópias idênticas do seu DNA mitocondrial.

Os machos recebem material citoplasmático de suas mães, mas são incapazes de transmitir isso para suas filhas. Entretanto, a seleção de mães de touros é baseada, exclusivamente, no valor genético de suas mães. O ajuste para efeito de linhagem materna, se esse for importante, ainda não é realizado na prática. Mães passam metade de seu efeito genético aditivo e todo seu efeito citoplasmático para sua prole. Deste modo, as correlações entre valores genéticos e a contribuição genética predita para prole feminina foi também calculado para todas as vacas. Para o modelo sem a inclusão da linhagem materna, a contribuição genética esperada da vaca i para sua filha é simplesmente $0,5 EBVi$ (EBV é o valor genético para a característica selecionada), o que é igual à contribuição esperada para os filhos da vaca i . Com um modelo que inclua o efeito da linhagem materna (ML), a contribuição da vaca i da MLk é $0,5 EBVi + MLk$. Em um rebanho de vacas leiteiras isso é especialmente importante, porque as vacas com maiores valores de linhagem materna poderiam ser eleitas para terem maior número de descendentes (BOETTCHER e GIBSON, 1997).

É a partir dessa afirmação que podemos tratar a herança do DNA proveniente do citoplasma como linhagem materna ou linhagem citoplasmática. A linhagem materna é obtida traçando-se uma linha a partir de uma fêmea até a última fêmea do banco de dados, considerando essa última fêmea conhecida, como fundadora e sua identificação será a mesma atribuída à linhagem materna.

A linhagem materna precisa ser determinada para a população somente uma vez porque as vacas subseqüentes são de linhagens maternas como suas mães.

Segundo Gibson; Freeman; Boettcher (1997) os argumentos a favor da contribuição mitocondrial na variação são que:

- a) As mitocôndrias são centros da função celular, particularmente metabolismo energético.
- b) Há provavelmente centenas de milhares de cópias de mtDNA em uma célula e somente 2 cópias de DNA nuclear.
- c) O mtDNA pode codificar mais de 10% de genes produtos expressados na mitocôndria.
- d) O mtDNA tem cerca 10 vezes mais taxa de mutação que o DNA nuclear (BROWN, 1985 apud GIBSON; FREEMAN; BOETTCHER, 1997)⁹. O último argumento é duvidoso, uma vez que os altos níveis da variabilidade genética geralmente ocorrem em regiões que não afetam a codificação dos genes, conseqüentemente não afetam o fenótipo.

Com os argumentos descritos acima, pode haver um incremento das funções metabólicas celulares e, conseqüente, promoção de um aumento de produção. É por isso que muitos pesquisadores têm trabalhado para tentar identificar a contribuição e/ou efeitos do mtDNA nas características produtivas dos mamíferos.

⁹ BROW, W.M. The mitochondrial genome of animal. In: MacINTYRE, R.J. (Ed.) **Molecular Evolutionary Genetics**. New York: Plenum Press, 1985. p. 95 – 130.

2.3.1 Efeitos citoplasmáticos na bovinocultura leiteira

Como as enzimas relacionadas com a síntese de ATP, codificadas pelo mtDNA, também estão envolvidas na síntese de leite, a variação das características de lactação ocasionada por esses genes deve ser discutida (KIRKPATRICK e DENTINE, 1988).

Bell; McDaniel; Robison (1985) observaram, através da metodologia dos quadrados mínimos, que a influência da linhagem citoplasmática sobre a produção de leite foi de 2% em relação a variância fenotípica e sobre a porcentagem de gordura de 3,5%, sendo significativa. Segundo esses autores, a maior influência na porcentagem de gordura é explicada pelo papel da mitocôndria na síntese de ácidos graxos.

Huizinga et al. (1986) também encontraram resultados significativos da influência da origem citoplasmática para quilograma de gordura e de proteína produzidos no leite (10% da variância fenotípica) e para o retorno financeiro do leite (13% da variância fenotípica).

Trabalhos com simulação de dados de rebanhos leiteiros, realizados por Kennedy (1986) e utilizando o método III de Henderson¹⁰, confirmaram os resultados encontrados por Bell; McDaniel; Robison (1985).

O'Neill e Van Vleck (1988) realizaram um estudo com o objetivo de determinar os efeitos sobre seleção e ganho genético resultante de seleção não acurada para efeitos citoplasmáticos em bovinos leiteiros. Os resultados mostraram que, mesmo se os efeitos citoplasmáticos causarem variação na herdabilidade estimada e uma superestimativa da resposta esperada ou se os efeitos citoplasmáticos forem ignorados durante a seleção, há muito pouco efeito no ganho genético. Os índices de seleção para pesos são menos acurados do que poderiam ser, mas o efeito na resposta da seleção é ligeiramente menor que o ótimo. Contudo, se os efeitos citoplasmáticos causam uma grande proporção da variância fenotípica ou seleção para mães entre as vacas é intenso, as conclusões de uma análise como o descrito aqui pelo exemplo deve ser diferente. Estes resultados não assumem interação entre efeitos citoplasmáticos e efeitos genéticos nucleares aditivos. Se a

¹⁰ HENDERSON, C.R. **Applications of linear models in animal breeding**. Guelph: Univ. Guelph Press, 1984.

interação é linear com os efeitos aditivos genéticos e for conhecida, então o método deste artigo pode ser aplicado para considerar as interações.

Portanto, existe um potencial ganho na seleção para genótipos maternos mais eficientes baseados em diferenças citoplasmáticas.

Normalmente, os efeitos citoplasmáticos são ignorados nas avaliações de touros. Os valores genéticos desses animais são baseados somente na performance de suas filhas, sem levar em conta a influência mitocondrial em suas produções, influências essas que não serão transmitidas por elas para filhos da progênie desse touro.

Partindo de uma população em que a expressão dos efeitos genéticos citoplasmáticos implicou na variação de produção (SCHUTZ e FREEMAN, 1988), Brown et al. (1989) separaram um grande número de linhagens maternas holandesas para uma verificação da variação genética citoplasmática molecular através de análise de restrição endonuclease do DNA. Os resultados deste estudo confirmam que a variação genética citoplasmática existe entre as linhagens holandesas e que poderão implicar nas análises genética quantitativa para expressão dos efeitos citoplasmáticos nas características produtivas.

Southwood et al. (1989) afirmaram que os modelos genéticos para avaliação de características de performance não são completamente conhecidos. Para cada característica assume-se estar sob o controle de muitos efeitos genéticos aditivos diretos, cada qual com um efeito pequeno. Análise sob modelos mais complexos, incluindo dominância, efeitos epistáticos e genético materno, tem sido proibitiva por problemas computacionais (SOUTHWOOD et al., 1989).

Segundo os mesmos autores, o modelo animal é capaz de separar os efeitos maternos em efeitos genéticos aditivos e citoplasmáticos. Os resultados demonstram que o uso do modelo animal para estimação de componentes de variância, apesar da dificuldade computacional, pode corretamente dividir a variação devido aos efeitos aditivo direto, aditivo materno e citoplasmáticos quando o modelo correto é aplicado nos dados. Seu uso deve ser encorajado.

Schutz et al. (1992) propuseram determinar os efeitos de linhagem materna, como sendo indicativo da herança citoplasmática, sobre características de produção de leite num rebanho de gado leiteiro, onde

variação do mtDNA é conhecida ao nível molecular. A variância causada pelos efeitos citoplasmáticos representou valores entre 4 a 10% em relação à variância fenotípica. Como a gordura é o componente que contém maior energia no leite e foi significativamente influenciado pela linhagem materna, talvez esses efeitos sejam exibidos através de diferenças na eficiência de conversão dos precursores de gordura do leite pela vaca.

O uso da simulação de banco de dados é bastante freqüente pelos pesquisadores que buscam avaliar as reais influências dos efeitos citoplasmáticos sobre os animais de produção.

Boettcher; Kuhn; Freeman (1996) utilizaram a simulação para examinar o efeito da herança citoplasmática na estimação de componentes de variância e acurácia das avaliações genéticas, no impacto sobre a seleção, para comparar os vários níveis de variabilidade de linhagem materna e comparar sua inclusão como efeito fixo ou aleatório.

A diferença entre os modelos de análise não foi significativa, menor que 1%. Porém, quando se ignorou o efeito de linhagem materna, os componentes de variância foram estimados não somente causando uma superestimativa da herdabilidade direta, com também uma subestimativa da variância de ambiente permanente. Quando a variância de linhagem materna foi maior que zero, as avaliações que continham efeitos citoplasmáticos resultaram em maior acurácia. Os resultados mostraram não haver diferença com a inclusão da linhagem materna como efeito fixo ou aleatório.

Boettcher et al. (1996), em outro estudo, também estimaram a influência da linhagem materna em características de produção de leite com modelo animal e dados de vários rebanhos e compararam as análises utilizando a linhagem materna como efeito fixo e efeito aleatório. As conclusões deste trabalho mostraram que a relação entre linhagem materna e características de produção de leite foi estatisticamente significativa ($P < 0,05$) somente para características de composição do leite. Resultados para quatro análises indicaram que linhagem materna tem relação com a porcentagem de gordura e a concentração de energia no leite.

Utilizando um grande número de registros do rebanho de gado holandês canadense, Boettcher e Gibson (1997) estimaram a variância de linhagem

materna para características de produção de leite. A simulação também foi usada para ajudar a concretizar e facilitar a interpretação dos resultados. As estimativas de variância para linhagem materna foram menores que 0,5% da variância total para todas as características e a inclusão desse efeito não apresentou alteração apreciável no ranking das vacas.

Albuquerque; Keow; Van Vleck (1998) utilizando grandes amostras, quantificaram a contribuição do efeito de linha citoplasmática sobre variâncias fenotípicas da produção de leite, produção de gordura e porcentagem de gordura. Os resultados obtidos foram de 3,4% para produção de leite, 2,4% para produção de gordura e 2,3% para porcentagem de gordura, muito pequenos e que não trouxeram contribuição importante na variação fenotípica. A exclusão da linhagem citoplasmática do modelo aumenta a relação variância genética aditiva direta e variância fenotípica em menos de 2%.

Rorato; Keown; Van Vleck (1999) compararam as estimativas para os efeitos de linha citoplasmática obtidas pelo modelo animal e pelo modelo touro. Os resultados mostram que a fração da variância devido aos efeitos de linha citoplasmática foi de 5 a 6% para o modelo touro e de no máximo 1,6% para o modelo animal. A porção da estimativa da variância dos efeitos citoplasmáticos com o modelo touro foi quase quatro vezes maior que com um modelo animal, o qual pode indicar uma inadequação do modelo touro para separar efeito citoplasmático de outros efeitos.

Em um rebanho fechado de bovinos da raça Caracu, explorado para a produção de leite, foi realizado um trabalho com o objetivo de avaliar os efeitos da linhagem citoplasmática nas características de peso ao nascer, ganho de peso médio diário do nascer a desmama e produção de leite (PELICIONI, 2000 e PELICIONI e QUEIROZ, 2001). Os resultados dos efeitos de linhagem materna foram significativos para produção de leite ($P < 0,13$) e irrelevantes para as outras características, evidenciando a pouca importância desse efeito nessas características.

2.3.2. Efeitos citoplasmáticos em suínos

Um estudo realizado para verificar os efeitos citoplasmáticos em duas raças de suínos (Duroc e Yorkshire), mostrou que esses foram significativos para todas as características peso ao nascer, peso a desmama, dias para atingir 104 kg e espessura de gordura subcutânea em ambas as raças. Esses resultados sugerem que os efeitos citoplasmáticos podem ser importantes em suínos (TOELLE; McDANIEL; ROBISON, 1986).

2.3.3. Efeitos citoplasmáticos em animais de laboratório

Também os camundongos foram alvo de estudos dos efeitos de origem citoplasmática.

Petters et al. (1988) visaram nesse trabalho determinar se os constituintes do citoplasma, por exemplo a mitocôndria, têm contribuído para a resposta seletiva para ganho de peso pós-desmama em ratos. Foram utilizados cruzamentos entre duas linhas de citoplasma conhecidos e diferentes e transferência de embriões, a fim de proporcionar, citoplasmas diferentes, núcleos e ambientes iguais. Pela metodologia dos quadrados mínimos, a única característica de teve influência do citoplasma foi peso a 4 semanas. Nenhuma outra diferença significativa foi observada, nem mesmo a interação entre núcleo e citoplasma foi detectada.

Segundo os autores, não houve diferença significativa, porque as linhas utilizadas no cruzamento desse estudo eram isogênicas, portanto não havia diferenças.

Algumas variações, em ratos, no metabolismo respiratório mitocondrial e no metabolismo energético é causado por mutações nos genes citoplasmáticos (HOWELL e NALTY, 1988).

Partindo desse pressuposto, Brown; DeNise; McDaniel (1989) propuseram um estudo para determinar se a variação nas funções metabólicas mitocondrial parcialmente controlado pelos genes citoplasmáticos foi relacionado com variação no crescimento de ratos que tem diferentes citoplasmas. Os resultados mostraram diferenças no crescimento da progênie dos ratos.

2.3.4. Efeitos citoplasmáticos em ovinos

Morais et al. (1999), trabalhando com ovinos da raça Merino, avaliaram os efeitos da inclusão da linhagem citoplasmática nas características peso de carcaça de animais abatido com um ano, peso de velo sujo e diâmetro da fibra de lã. Para peso de carcaça, o efeito de linhagem citoplasmática representou 5% da variação fenotípica, mas não foi significativo. Para as demais características o efeito foi nulo. Os resultados mostram que a inclusão da linhagem citoplasmática não foi importante para as características estudadas. Outra consideração feita pelos autores foi que o modelo para avaliar efeitos de linhagem citoplasmática tem que levar em consideração o efeito genético aditivo materno e o de ambiente permanente para minimizar estimativas distorcidas.

Maniatis e Pollott (2002) investigaram a importância dos efeitos diretos e maternos no peso corporal e em características mensuradas por ultrassom em ovinos Suffolk. Os resultados sugerem que a contribuição dos efeitos citoplasmáticos sobre certas características quantitativas é negligível. Dada a natureza do mtDNA, a expectativa que características com maior dependência de energia, assim como profundidade de músculo e espessura de gordura possam ter, mais provavelmente, um componente importante na variação fenotípica atribuído aos efeitos citoplasmáticos. Nesse estudo, nenhuma variação foi observada para profundidade de músculo e espessura de gordura.

Hanford; Snowden; Van Vleck (2003) estimaram efeitos genéticos direto, linhagem materna e ambiente permanente e interação genótipo e citoplasma para peso ao nascer, peso a desmama, peso de velo e número de nascidos para ovinos da raça Columbia. A variância para linhagem materna foi zero e não significativa em todos os modelos incluindo efeitos citoplasmáticos e não foi importante para nenhuma das características analisadas.

2.3.5. Efeitos citoplasmáticos em bovinos de corte

Tess; Reodecha; Robison (1987), analisando dois rebanhos da raça Hereford pela metodologia dos quadrados mínimos, investigaram a importância dos efeitos citoplasmáticos em características de crescimento pré-desmama e

na produção de leite. Os resultados mostraram que os efeitos genético direto e citoplasmático são independentes no conjunto de dados avaliado. A influência em relação à variação fenotípica foi de 2% para peso ao nascer, 5% para ganho médio diário até a desmama e 1,5% para peso aos 205 dias, mostrando que os efeitos citoplasmáticos foram significativos. Para produção de leite a variação esteve entre 0,5 e 3,6%. Os resultados sugerem que existem diferenças potencialmente importantes em características de crescimento pré-desmama e produção de leite entre as linhas maternas de bovinos podem trazer grandes efeitos nos programas de seleção.

Maurer e Gregory (1990) realizaram um trabalho para estudar a influência do efeito do citoplasma (doadora) e do útero (receptora) usando dois cruzamentos e transferência de embriões, e avaliar os efeitos pré e pós-natais. Não foram encontrados resultados em ambos os cruzamentos que indicassem diferenças entre as raças das doadoras e receptoras. Na segunda parte do experimento, os resultados não foram consistentes em habilidade materna para características de crescimento pós-natal e composição de carcaça.

Tess e Robison (1990) propuseram avaliar a importância dos efeitos genéticos citoplasmáticos em características de bovinos de corte usando o modelo animal, comparando com o trabalho de Tess; Reodecha; Robison (1987) que utilizou o método dos quadrados mínimos. Utilizando o modelo animal, não houve influência significativa dos efeitos citoplasmáticos para nenhuma das características, diferente do encontrado no trabalho anterior. A conclusão dos autores é que com o método dos quadrados mínimos, a estimativa dos efeitos de linha citoplasmática foram confundidos com efeitos genéticos aditivos diretos e maternos. Usando procedimentos como BLUP e modelo animal, mostraram mais completamente a causa para covariâncias genética aditiva entre os registros. Comparando os resultados obtidos nos dois estudos, sugerem que os efeitos genéticos aditivos residuais foram confundidos com linha citoplasmática quando efeitos genéticos nuclear foram calculados pela inclusão do touro e avô materno no modelo estatístico.

Os efeitos citoplasmáticos foram estudados para três linhas sintéticas de diferentes tamanhos, sob dois modelos de avaliação, por Northcutt; Willham; Wilson (1991). O primeiro modelo incluía além dos efeitos fixos, os efeitos

genéticos aditivos direto e materno e o efeito de ambiente permanente. O segundo, era idêntico ao primeiro com exceção da inclusão de efeito citoplasmático como aleatório e exclusão do efeito de ambiente permanente. Os efeitos citoplasmáticos não foram significativos para nenhuma característica estudada.

Rohrer et al. (1994) estudaram a contribuição da linhagem citoplasmática em peso ao nascimento e pesos subsequentes de animais Brangus. Os efeitos citoplasmáticos não foram consistentes para nenhuma das características avaliadas, a diferença entre as performances, encontradas no trabalho, não foram devidas às diferenças do genoma mitocondrial.

Como dito por Tess e Robison (1990), próprio para a herança estritamente materna do DNA mitocondrial, origem citoplasmática em rebanhos fechados representa um tipo de efeito fundador. Disto, efeitos genéticos citoplasmáticos podem ser diferentes entre populações.

Desse modo, Tess e MacNeil (1994) avaliaram a importância dos efeitos genéticos citoplasmáticos (incluídos como efeito fixo e aleatório) em características de crescimento em uma linha fechada, desde 1931, de bovinos ainda não investigados anteriormente para este tipo de variação. A variância dos efeitos citoplasmáticos incluído como efeito aleatório, para as três características avaliadas foi extremamente pequena (ganho de peso pré desmama e pós desmama < 0,01% e peso ao nascer igual a 0,4%) e quando mesmo foi excluído a estimativa da variância fenotípica e os componentes de variância restantes foram essencialmente inalterados. Já quando o efeito citoplasmático foi incluído como efeito fixo no modelo houve uma diminuição da variância residual. Esses autores concluíram que os efeitos citoplasmáticos, incluídos no modelo de análise tanto como aleatório ou fixo, para características de crescimento não foram importantes.

No estudo de um rebanho experimental da raça Simental foram avaliadas 36 características pela metodologia de quadrados mínimos. Dentre essas características, oito relacionadas à produção de leite, seis reprodutivas e 22 características de crescimento e carcaça. A variação da linhagem citoplasmática em relação à fenotípica foi de zero a 8%, não apresentando efeito significativo nas características de produção de leite e reprodutivas. Os

efeitos citoplasmáticos foram significativos para porcentagem de carne magra na carcaça, porcentagem de cortes nobres e profundidade torácica (RAABER e ESSL, 1996).

Dodenhoff et al. (1998) trabalhando com um rebanho Hereford, estimaram o efeito da inclusão da avó materna para peso ao nascer e peso à desmama. O efeito da avó materna não influenciou o peso ao nascer, resultado semelhante ao de Koch (1972 apud Dodenhoff et al., 1998)¹¹, que concluiu que a habilidade materna das vacas não é afetada pela habilidade materna de suas mães. Os resultados sugerem que o efeito da avó materna pode ser importante para peso à desmama.

No Brasil, o único trabalho publicado sobre o estudo dos efeitos de linhagem citoplasmática em bovinos de corte foi realizado por Alencar et al. (1998). Esse teve como objetivo avaliar os efeitos da linhagem citoplasmática sobre as características peso ao nascer, peso à desmama (240 d) e peso aos 12 meses em bezerros da raça Canchim. Os resultados mostram que as variâncias não tiveram diferenças entre os modelos, com e sem o efeito de linhagem citoplasmática, para todas as características estudadas: peso ao nascer, 1,3%; peso à desmama, 0,05%; e peso aos 12 meses, 0% em relação à variância fenotípica. Isso indica que a inclusão de linhagem citoplasmática no modelo não influenciou a magnitude dos mesmos e não foi importante para nenhuma característica.

2.3.6. Implicações da avaliação dos efeitos citoplasmáticos

Alguns autores afirmam que as diferenças entre os resultados obtidos em trabalhos nessa área são provavelmente devido às diferenças nos procedimentos estatísticos (TESS e MacNEIL, 1994; MORAIS et al., 1999).

Para a variação no mtDNA ter valor econômico nos sistemas de produção animal, efeitos citoplasmáticos maternos no fenótipo precisam ser detectados independentes de outros efeitos maternos. Em bovinos de corte, essa variação já tem sido documentada como sugerido por Kirkpatrick e

¹¹ KOCH, R.M. The role of maternal effects in animal breeding: VI Maternal effects in beef cattle. *Journal of Animal Science*. v. 35, p. 1316 – 1323, 1972.

Dentine (1988), interações entre efeitos genéticos citoplasmáticos e efeitos genéticos nuclear podem existir; no entanto, essa variação não pode ser explorada pelos métodos de predição genética nos modelos genéticos aditivos.

Trabalhos que consideram polimorfismo mtDNA para identificar linhagem citoplasmática, que têm a certeza de estarem lidando com linhagens distintas, encontraram efeitos significativos de linhagem sobre características de produção.

Muitas vezes a informação de pedigree é raramente completa; dessa forma, vacas que pertencem à mesma linhagem materna biológica poderiam ser atribuídas a diferentes linhagens maternas. Além disso, quando a informação de pedigree não é completa, o confundimento entre linhagem materna e os efeitos genéticos aditivos é aumentado (BOETTCHER e GIBSON, 1997).

Quanto à inclusão dos efeitos citoplasmáticos no modelo de avaliação como efeito fixo ou aleatório, Southwood et al. (1989) e Boettcher; Kuhn; Freeman (1996) encontraram que os dois modelos diferiram muito pouco, mas o modelo com a inclusão como efeito aleatório predizem efeitos de linhagem materna mais precisamente.

Outras características de interesse econômico podem ser afetadas pelos efeitos citoplasmáticos.

Muitos autores afirmaram que os efeitos de linhagem materna poderiam influenciar algumas tecnologias reprodutivas como transferência de embriões (BELL; McDANIEL; ROBISON, 1985; HUIZINGA et al., 1986; TESS; REODECHA; ROBISON, 1987; SCHUTZ et al., 1992) e clonagem (SCHUTZ et al., 1992) e na seleção específica para mães de futuros touros (SCHUTZ et al., 1992).

Diante disso Tess; Reodecha; Robison (1987) sugerem que raças com linhagem materna superiores poderiam ser mais bem utilizadas como mães em cruzamentos, sendo as fêmeas fundadoras.

Os efeitos de linhagem materna também poderiam ser utilizados na seleção de vacas para a produção de: fêmeas (produção e outros efeitos maternos) e machos (para produção de pais com menor efeito para produção mães do que relativos maternos) (HUIZINGA et al., 1986).

A importância e o papel das raças com efeitos citoplasmáticos superior podem ser alterados.

Em populações fechadas, que podem ter a variabilidade genética diminuída provocada pela seleção e pela endogamia, o DNA extranuclear representa uma fonte de variabilidade extra que pode ser importante rebanho de pequeno tamanho populacional (BOETTCHER e GIBSON, 1997).

Outro papel chave reservado aos efeitos citoplasmáticos é a verificação da real origem de uma raça. Como dito anteriormente, o rebanho Nelore do Brasil e o Brahman dos Estados Unidos foram formados a partir de cruzamento absorvente entre os touros zebuínos importados da Índia com as vacas de origem européia já existente no continente americano. Diante disso, Meirelles et al. (1999) realizaram um trabalho com o objetivo de investigar a real origem dos animais *Bos indicus* pela investigação do mtDNA. Os resultados mostraram que 58% dos animais Nelore e 100% dos animais Brahman avaliados tinham na composição do seu mtDNA mitocôndrias *Bos taurus*. Isso porque só foram avaliados os animais registrados PO. Fenotípicamente, tanto os animais que possuíam mtDNA *Bos indicus* quanto os de mtDNA *Bos taurus* não havia diferenças.

2.4. Objetivos

Os objetivos deste trabalho foram:

- Estimar componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos para os efeitos de linhagem materna, incluído no modelo de avaliação como efeito aleatório, para um rebanho da raça Nelore;
- Avaliar os impactos da inclusão dos efeitos de linhagem materna nas características avaliadas;
- Avaliar quais os possíveis erros de seleção promovidos quando não foi considerado o efeito de linhagem materna.

3. Material e Métodos

3.1. Dados

Os dados utilizados neste trabalho foram obtidos junto ao Grupo de Melhoramento Animal da FZEA – USP, provenientes da Fazenda Mundo Novo, proprietária do rebanho Nelore Lemgruber. Essa se localizava no município de Brotas (SP) até o ano de 2000, quando todo o rebanho foi transferido para a Fazenda Mundo Novo, localizada no município de Uberaba (MG).

Vale ressaltar, que mesmo com a mudança geográfica, o rebanho Nelore Lemgruber foi transferido sem nenhuma alteração dos lotes (comunicação pessoal)¹².

Todas as informações utilizadas para esse estudo são de animais manejados exclusivamente em pastagens, com predominância de gramíneas do gênero *Brachiaria sp* (ELER *et al.*, 2004).

O banco de dados contém todos os registros para características de desenvolvimento ponderal, escore visual e linhagem materna de 24.498 animais, nascidos de 1968 até 2004, totalizando 27.476 animais na matriz de parentesco.

As características analisadas neste trabalho foram escolhidas dentre as já analisadas pelo Grupo na elaboração anual do Sumário de Touros Nelore Lemgruber e mais algumas incluídas para efeito de estudo. São elas:

- a) Peso ao Nascer (PN) – peso real ao nascimento, em kg.
- b) Peso aos 120 dias de idade (P120) – peso, em kg, medido ao redor dos 120 dias de idade e está relacionada com a habilidade materna das vacas.
- c) Ganho de Peso aos 120 dias de idade (GP120) – ganho de peso, em kg, calculado pela diferença entre o peso aos 120 dias de idade e o peso ao nascer médio calculado.
- d) Peso à Desmama (PD) – peso, em kg, medido na desmama do bezerro, demonstrando o potencial que o animal tem para desmamar, independente da produção leiteira da mãe.
- e) Ganho de Peso a Desmama (GPD) – ganho de peso, em kg, calculado pela diferença entre o peso a desmama e o peso ao nascer médio calculado.

¹² Comunicação pessoal do Prof. Dr. Joanir Pereira Eler, em fevereiro de 2005.

- f) Peso ao ano (PES12) – peso, em kg, medido ao redor dos 12 meses de idade, medindo o potencial de crescimento do animal logo após a desmama.
- g) Ganho de Peso ao ano (GP12) – ganho de peso, em kg, calculado pela diferença entre o peso ao ano e o peso a desmama.
- h) Peso ao Sobreano (PSOB) – peso, em kg, medido ao redor dos 18 meses de idade.
- i) Ganho de Peso ao Sobreano (GPSOB) – ganho de peso, em kg, medido pela diferença entre o peso ao sobreano e o peso a desmama.
- j) Perímetro Escrotal (PE) – esta medida, expressa em cm, é tomada nos machos na época da pesagem aos 18 meses de idade. É correlacionada com idade à puberdade, qualidade e quantidade de sêmen, fertilidade e desenvolvimento ponderal e precocidade sexual das filhas e irmãs dos tourinhos.
- k) Temperamento (TEMP) – escore visual que “mede” a docilidade do animal. É avaliada pela reação de cada animal à presença do avaliador na arena de manejo, apresentada em escores que variam de 1 (reativo) a 5 (passivo).

Foi feita uma verificação da consistência dos dados em SAS[®] v. 6.12, para a observação de valores fora da realidade biológica e fora da distribuição normal dos dados (outliers do boxplot), justificando a retirada do banco. Em resumo, os critérios adotados para eliminação dos dados da característica, sem a exclusão do animal, são os valores mínimos e máximos descritos na Tabela 3.

A linhagem materna, foi traçada pelo programa LinMat, desenvolvido por José Bento Sterman Ferraz, e aprimorado pelos alunos de doutorado Luís Gustavo Girardi Figueiredo e Gerson Barreto Mourão e pela analista de sistemas Elisângela Chicaroni de Mattos, que consiste em traçar uma linha de uma fêmea até a última fêmea com registro no banco de dados, considerando-a, portanto uma fundadora. Foram encontradas 1.825 linhagens maternas no arquivo de pedigree.

Além dos dados já descritos, outras restrições foram feitas para melhorar a consistência dos dados, agora em FoxPro v. 6.0 da Microsoft. Restrições estas que eliminaram os dados das características, sem a exclusão do animal do banco, referentes:

- a) a grupos de contemporâneos com número de pais menor ou igual a 2;
- b) a grupos de contemporâneos com número de animais menor ou igual a 5;
- c) a linhagens maternas com número de animais menor ou igual a 4.

O banco de dados utilizados para a análise apresenta a configuração descrita na Tabela 3.

Tabela 3 – Número de observações (N), média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de linhagens maternas (NL_c) das características avaliadas no estudo dos efeitos de linhagem materna no rebanho Nelore Lemgruber.

Caraterística	N	Média	DP	Mínimo	Máximo	NL _c
PN (kg)	10.788	30,59	3,09	23,00	39,00	573
P120 (kg)	8.232	125,12	22,03	65,00	185,00	558
Idade 120 (dias)	8.232	121,5	17,17	90	150	-
GP120 (kg)	8.232	94,51	21,40	26,00	154,00	558
PD (kg)	18.377	174,53	31,74	86,00	262,00	775
Idade D (dias)	18.377	225,2	41,84	120	330	-
GPD (kg)	18.377	143,94	31,40	45,00	237,00	775
P12 (kg)	10.890	217,52	37,04	112,00	327,00	762
Idade 12 (dias)	10.890	384,70	26,66	330	450	-
GP12 (kg)	10.773	37,48	32,05	-113,00	187,00	762
PSOB (kg)	11.771	291,13	44,00	166,00	417,00	766
Idade SOB (dias)	11.771	547,97	40,46	464	632	-
GPSOB (kg)	11.771	111,39	36,96	-14,00	286,00	766
PE (cm)	4.159	24,40	3,10	15,30	33,60	607
Idade PE (dias)	4.159	565,44	47,22	472	656	-
TEMP (un)	12.876	3,44	1,14	1	5	774
Idade TEMP (dias)	12.876	562,39	47,34	472	656	-

3.2 Modelos

Com o intuito de apresentar estimativas de (co)variâncias e parâmetros genéticos para as características descritas na Tabela 3, incluindo-se ou não o componente de efeito de linhagem citoplasmática, foram realizadas análises univariadas sob dois modelos, a saber:

modelo 1: incluiu os efeitos de GC e idade, genético aditivo direto, genético aditivo materno (exceto para PSOB, GPSOB, PE e TEMP) e de ambiente permanente (exceto para PSOB, GPSOB, PE e TEMP);¹³

modelo 2: incluiu os efeitos de GC e idade, genético aditivo direto, genético aditivo materno (exceto para PSOB, GPSOB, PE e TEMP), de linhagem materna (como aleatório) e de ambiente permanente (exceto para PSOB, GPSOB, PE e TEMP).

Em termos matriciais, o segundo modelo, o mais completo, pode ser descrito por:

$$y = X\beta + Zg + Mm + DLc + Wpe + e ;$$

em que:

y = vetor de observações;

β = vetor dos efeitos fixos (GC e idade);

g = vetor do efeito genético aditivo direto;

m = vetor do efeito genético aditivo materno;

Lc = vetor do efeito de linhagem materna;

pe = vetor do efeito de ambiente permanente;

e = vetor dos efeitos residuais;

X, Z, M, D, W = matrizes de incidência associando os efeitos apropriados a y .

Para este modelo, $E[y] = X\beta$, $E[g] = 0$, $E[m] = 0$, $E[Lc] = 0$, $E[e] = 0$, $\text{Var}[g] = A\sigma_g^2$, $\text{Var}[m] = A\sigma_m^2$, $\text{Cov}[g,m] = A\sigma_{gm}$, $\text{Var}[Lc] = I_{NLC}\sigma_{LC}^2$, $\text{Var}[pe] = I_{NP}\sigma_{pe}^2$, $\text{Var}[e] = I_N\sigma_e^2$. Em que: NLC é o número de linhagens maternas, NP é o número de vacas, N é o número de registros, A é o numerador da matriz de parentesco e I é uma matriz identidade. Assumiu-se que os vetores g e m não são correlacionados com os vetores Lc , pe e e .

Efeitos fixos (vetor β):

De acordo com a característica analisada, foram considerados os seguintes efeitos fixos:

¹³ O primeiro modelo é igual ao utilizado normalmente na avaliação genética desse rebanho.

PN: grupo de contemporâneo ao nascer (GCN, que nesse caso inclui sexo e safra) como 1º efeito fixo e a classe idade da vaca ao parto como 2º efeito fixo.

P120: grupo de contemporâneo aos 120 dias (GC120, que inclui GCN + grupo de manejo aos 120 dias) como 1º efeito fixo, a classe idade da vaca ao parto como 2º efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear.

PD: grupo de contemporâneo a desmama (GCD, que inclui GCN + grupo de manejo a desmama) como 1º efeito fixo, a classe idade da vaca ao parto como 2º efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear.

P12: grupo de contemporâneo ao ano (GC12, que inclui GCD + grupo de manejo ao ano) como 1º efeito fixo, a classe idade da vaca ao parto como 2º efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear.

PSOB: grupo de contemporâneo ao sobreano (GCSOB, que inclui GCD + grupo de manejo ao sobreano) como efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear e quadrática.

PE: grupo de contemporâneo ao sobreano (GCSOB, que inclui GCD + grupo de manejo ao sobreano) como efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear e quadrática.

TEMP: grupo de contemporâneo ao sobreano (GCSOB, que inclui GCD + grupo de manejo ao sobreano) como efeito fixo e idade do animal na medição como covariável linear e quadrática.

3.3. Metodologia de Análise

As estimativas dos componentes de (co)variâncias e dos parâmetros genéticos foram obtidos por máxima verossimilhança restrita livre de derivada (DFREML – “derivative-free restricted maximum likelihood”), utilizando-se o software

MTDFREML (“multiple trait derivative-free restricted maximum likelihood”), descrito por Boldman *et al.* (1995).

O MTDFREML usa um algoritmo simplex para localizar o mínimo de $-2\log L$ (em que L = função de verossimilhança) em modelos com múltiplos parâmetros. Os componentes de (co)variâncias que minimizam a função $-2\log L$ são estimativas de máxima verossimilhança.

O critério de convergência é atingido quando essa variância é igual ou menor que 10^{-9} . Como há possibilidade de se obter máximos locais ao invés do máximo global (PRESS *et al.*, 1986), várias reinicializações foram executadas no sentido de se assegurar a convergência no máximo global da função de verossimilhança.

3.4. Teste de razão de máxima verossimilhança

O teste de razão de verossimilhança foi utilizado para verificar o efeito da inclusão da linhagem materna no modelo de análise.

É peculiar à metodologia REML, maximizar a função de verossimilhança, com o intuito de explicar melhor os dados a partir do modelo proposto.

Quanto maior o valor da função de verossimilhança, melhor o modelo para explicar esses dados.

O teste se baseia em comparar a diferença estatística entre os modelos pela metodologia descrita por Rao (1973 *apud* Ferraz, 1993)¹⁴ e Mood *et al.* (1974 *apud* Ferraz, 1993)¹⁵.

Neste teste, segundo Freund e Walpole (1980) definem λ como a razão de verossimilhança calculada como segue:

$\lambda = L_c / L_r$, em que:

L_c = valor do Log de máxima verossimilhança do modelo completo (incluindo o efeito de linhagem materna)

L_r = valor do Log de máxima verossimilhança do modelo reduzido (sem o efeito de linhagem materna).

¹⁴ RAO, C.R. **Linear statistical inference and its applications**. 2 ed. New York: J. Wiley and Sons. 1973. p. 417 – 420.

¹⁵ MOOD, A.M.; GRAYBILL, F.A. e BOES, D.C. **Introduction to the theory of statistics**. 3 ed. New York: McGraw – Hill Publishing Co, 1974.

Ainda segundo estes autores, para um valor grande de n a distribuição de $-2\log \lambda$ aproxima-se, em condições gerais, a uma distribuição de Qui-quadrado (χ^2) para um grau de liberdade: $-2\log \lambda \sim \chi^2_{\alpha, \nu}$ em que α = nível de significância e ν = grau de liberdade.

O cálculo de $-2\log \lambda$ pode ser simplificado aplicando a diferença entre $-2\log L_c$ e $-2\log L_r$, uma vez que:

$$\lambda = L_c / L_r = L_c \cdot L_r^{-1}, \text{ logo:}$$

$$\log \lambda = \log L_c - \log L_r, \text{ assim: } -2\log \lambda = (-2\log L_c) - (-2\log L_r)$$

Assim, quando $-2\log \lambda \geq \chi^2_{\alpha, \nu}$ pode-se afirmar que o efeito é significativo. Para este trabalho, α é igual a 5% e ν igual a um.

4. Resultados e Discussão

4.1. Estimativas de componentes de (co)variâncias e impacto da inclusão da linhagem materna

As estimativas dos componentes de (co)variâncias são apresentadas na Tabela 4 para os modelos 1 e 2.

Observa-se que não houve grandes diferenças para os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos, entre os dois modelos, para a maioria das características avaliadas. Para as características peso à desmama, ganho de peso da desmama aos 12 meses, peso ao sobreano, ganho de peso da desmama ao sobreano, perímetro escrotal e temperamento, a diferença foi notável. As variâncias para os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos foram menores quando da inclusão do efeito de linhagem materna. O mesmo foi observado por Boettcher; Kuhn; Freeman (1996) que concluíram em seu trabalho que a exclusão do efeito de linhagem materna promove uma superestimativa dos efeitos aditivos diretos.

Tabela 4 – Estimativas de componentes de (co)variâncias^a para peso ao nascer (PN), peso aos 120d (P120), ganho de peso aos 120d (GP120), peso à desmama (PD), ganho de peso à desmama (GPD), peso ao ano (P12), ganho de peso da desmama ao ano (GP12), peso ao sobreano (PSOB), ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB), perímetro escrotal (PE) e temperamento (TEMP) estimadas pelos modelos 1 e 2.

Caract.	Modelo 1						Modelo 2							
	σ^2_g (kg ²)	σ^2_m (kg ²)	σ_{gm} (kg)	σ^2_{pe} (kg ²)	σ^2_e (kg ²)	σ^2_p (kg ²)	σ^2_g (kg ²)	σ^2_m (kg ²)	σ_{gm} (kg)	σ^2_{pe} (kg ²)	σ^2_{Lc} (kg ²)	σ_{peLc} (kg)	σ^2_e (kg ²)	σ^2_p (kg ²)
PN	2,02	0,24	-0,19	0,48	6,65	9,21	2,02	0,24	-0,19	0,00	0,48	0,00	6,65	9,21
P120	68,59	30,49	-19,14	30,93	171,72	282,59	68,59	30,48	-19,14	14,69	16,26	0,00	171,73	282,60
GP120	49,57	16,58	0,00	26,93	170,10	263,20	49,53	16,59	0,00	25,29	1,63	0,00	170,14	263,19
PD	204,94	61,63	-5,25	42,70	287,95	591,98	168,86	29,41	0,00	9,09	46,19	0,00	345,58	599,14
GPD	295,94	94,96	0,00	17,81	275,58	684,29	296,05	22,23	0,15	31,74	28,72	0,00	275,55	654,24
P12	166,50	23,02	-29,50	26,78	295,21	482,02	166,62	23,02	-29,54	13,06	13,72	0,00	295,15	482,02
GP12	17,39	6,65	0,00	2,37	308,00	334,41	14,81	4,56	-0,41	0,00	2,41	0,00	312,95	334,32
PSOB	272,74	-	-	-	491,58	764,34	247,71	-	-	-	22,63	-	487,52	757,86
GPSOB	80,38	-	-	-	489,53	569,91	71,38	-	-	-	9,80	-	486,60	567,78
PE	2,71	-	-	-	2,80	5,51	2,10	-	-	-	0,36	-	2,90	5,36
TEMP	0,23	-	-	-	0,85	1,08	0,14	-	-	-	0,01	-	0,92	1,07

^a σ^2_g = variância genética aditiva direta, σ^2_m = variância genética aditiva materna, σ_{gm} = covariância entre efeitos genéticos aditivos direto e materno, σ^2_{pe} = variância de ambiente permanente, σ^2_{Lc} = variância de linhagem materna, σ_{peLc} = covariância entre ambiente permanente e linhagem materna, σ^2_e = variância do resíduo e σ^2_p = variância fenotípica.

Os resultados obtidos para os parâmetros genéticos dos dois modelos são apresentados na Tabela 5.

Da mesma forma, nota-se que as maiores diferenças foram para as características peso à desmama, peso ao sobreano e perímetro escrotal. A herdabilidade dessas características foi menor com a inclusão do efeito de linhagem materna no modelo. No entanto, os valores dos parâmetros genéticos estimados estiveram próximos dos valores utilizados no Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004.

Diferente do observado por Boettcher; Kuhn; Freeman (1996), a desconsideração do efeito de linhagem materna não causou uma subestimativa nos parâmetros relativos a ambiente permanente da vaca. O contrário foi observado, quando incluímos os efeitos citoplasmáticos no modelo de estimação, a porção da variância devida ao ambiente permanente se reduziu consideravelmente, chegando em alguns casos a zero.

Pode-se observar que a porção da variação devida aos efeitos citoplasmáticos variou de zero a 8% entre as características avaliadas. Resultados estes acima que aos já obtidos para bovinos de corte.

Os coeficientes de herdabilidade estimado para peso à desmama, 0,35 e 0,28 modelo 1 e 2 respectivamente, estão próximos ou superiores aos valores encontrados por outros autores. Figueiredo (2001) obteve o valor de 0,27 para o mesmo rebanho, próximo da média relatada por Lôbo; Madalena; Vieira (2000) de 0,29. Eler et al. (1995) encontraram 0,13 para animais Nelore e Pereira (2000) observou valores entre 0,11 e 0,29.

Para peso ao sobreano, os valores estimados de 0,36 (modelo 1) e 0,33 (modelo 2) foram superiores aos valores obtidos para a raça Nelore de 0,30 (ELER; FERRAZ; SILVA, 1996), 0,32 (PEREIRA, 2000) e 0,29 (FIGUEIREDO, 2001).

As herdabilidades estimadas para ganho de peso da desmama ao sobreano, 0,14 com o modelo 1 e 0,13 com o modelo 2, estão abaixo da faixa de valores encontrada na literatura para bovinos Nelore que vai de 0,21 (FIGUEIREDO, 2001) até 0,33 (LÔBO; MADALENA; VIEIRA, 2000).

Os coeficientes de herdabilidade encontrados para perímetro escrotal foram de 0,49 e 0,39 respectivamente para o modelo 1 e 2. Esses valores se encontram dentro da amplitude dos valores obtidos de 0,34 por Figueiredo (2001) até 0,77 por Quirino e Bergmann (1998) para bovinos da raça Nelore.

Tabela 5 – Estimativas de parâmetros genéticos^a para peso ao nascer (PN), peso aos 120d (P120), ganho de peso aos 120d (GP120), peso à desmama (PD), ganho de peso a desmama (GPD), peso ao ano (P12), ganho de peso da desmama ao ano (GP12), peso ao sobreano (PSOB), ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB), perímetro escrotal (PE) e temperamento (TEMP) estimadas pelos modelos 1 e 2.

Características	Modelo 1					Modelo 2					
	h^2	h^2_m	r_{gm}	c^2	e^2	h^2	h^2_m	r_{gm}	L_c^2	c^2	e^2
PN	0,22	0,03	-0,27	0,05	0,72	0,22	0,03	-0,27	0,05	0,00	0,72
P120	0,24	0,11	-0,42	0,11	0,61	0,24	0,11	-0,42	0,06	0,05	0,61
GP120	0,19	0,06	0,00	0,10	0,64	0,19	0,06	0,00	0,00	0,09	0,64
PD	0,35	0,10	-0,05	0,07	0,48	0,28	0,05	0,00	0,08	0,01	0,57
GPD	0,43	0,14	0,00	0,02	0,40	0,45	0,03	0,00	0,04	0,11	0,42
P12	0,35	0,05	-0,48	0,05	0,61	0,35	0,05	-0,48	0,03	0,02	0,61
GP12	0,05	0,02	0,00	0,01	0,92	0,04	0,01	-0,05	0,00	0,00	0,93
PSOB	0,36	-	-	-	0,64	0,33	-	-	0,03	-	0,64
GPSOB	0,14	-	-	-	0,86	0,13	-	-	0,02	-	0,85
PE	0,49	-	-	-	0,51	0,39	-	-	0,06	-	0,54
TEMP	0,21	-	-	-	0,79	0,13	-	-	0,01	-	0,86

^a h^2 = herdabilidade direta, h^2_m = herdabilidade materna, r_{gm} = correlação genética entre efeitos direto e materno, L_c^2 = fração da variância devida aos efeitos de linhagem materna, c^2 = fração da variância devida aos efeitos de ambiente permanente e e^2 = fração da variância devida ao resíduo.

Uma melhor visualização dessas diferenças de variações entre os modelos pode ser observada nas Figuras de 3 a 13.

Na Figura 3 pode-se observar que toda a variação devida ao ambiente permanente encontrada no modelo 1 se converteu em efeito de linhagem materna no modelo 2. Nesse caso pode haver um confundimento entre os efeitos de ambiente permanente da vaca, ou seja de aspecto comportamental (gestação, cuidados da mãe com a prole, imunização via colostro), com os efeitos genéticos citoplasmáticos.

Mesmo assim, o valor encontrado para efeito de linhagem materna para peso ao nascer igual a 5% é superior ao relatado na literatura para bovinos de corte: 2% (TESS; REODECHA; ROBISON, 1987); 0,4% (TESS e MacNEIL, 1994) e 1,3% (ALENCAR et al., 1998).

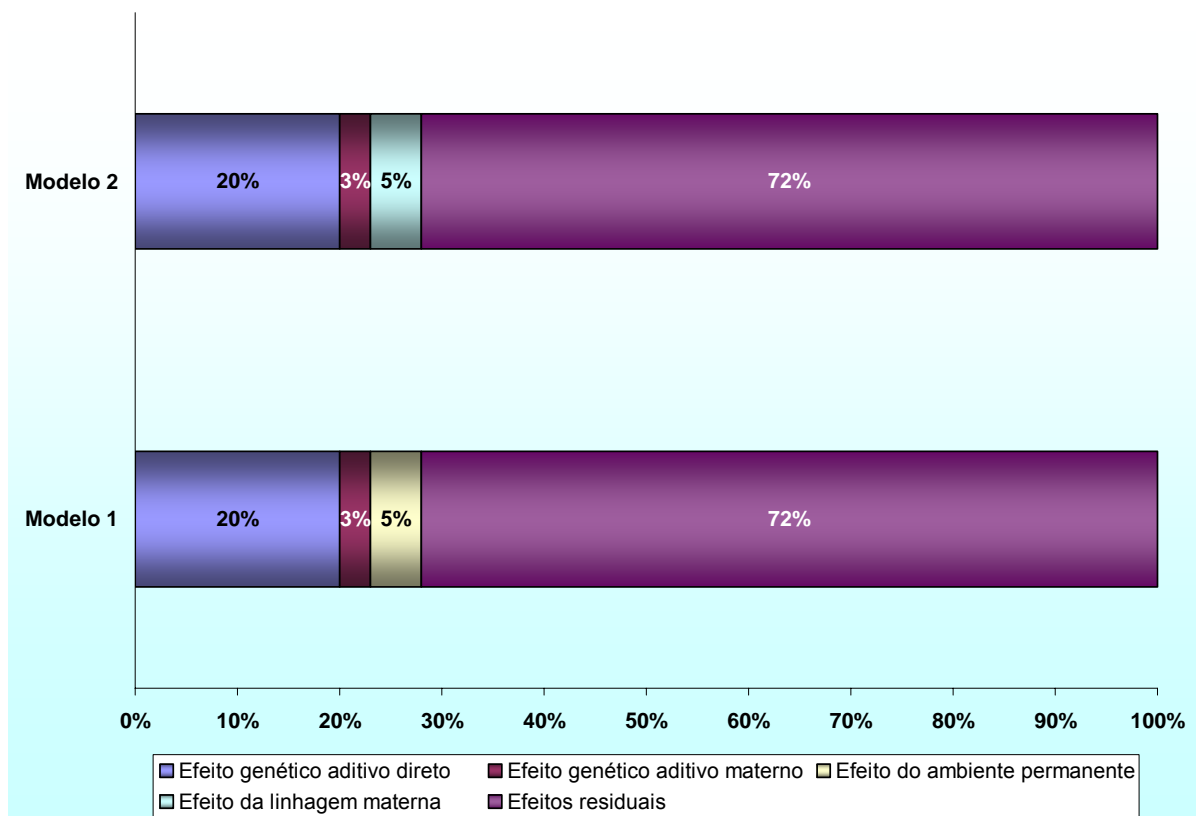


Figura 3 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao nascer (PN).

Já para a característica peso aos 120 dias (Figura 4), observa-se que do modelo 1 para o modelo 2 há uma divisão do efeito relativo a ambiente permanente e efeito de linhagem materna. O efeito de linhagem materna representou 5% da variância fenotípica.

O mesmo não ocorre para a característica GP120 (Figura 5), na qual não há variação do efeito de ambiente permanente entre os dois modelos e contribuição da linhagem materna foi apenas de 1%.

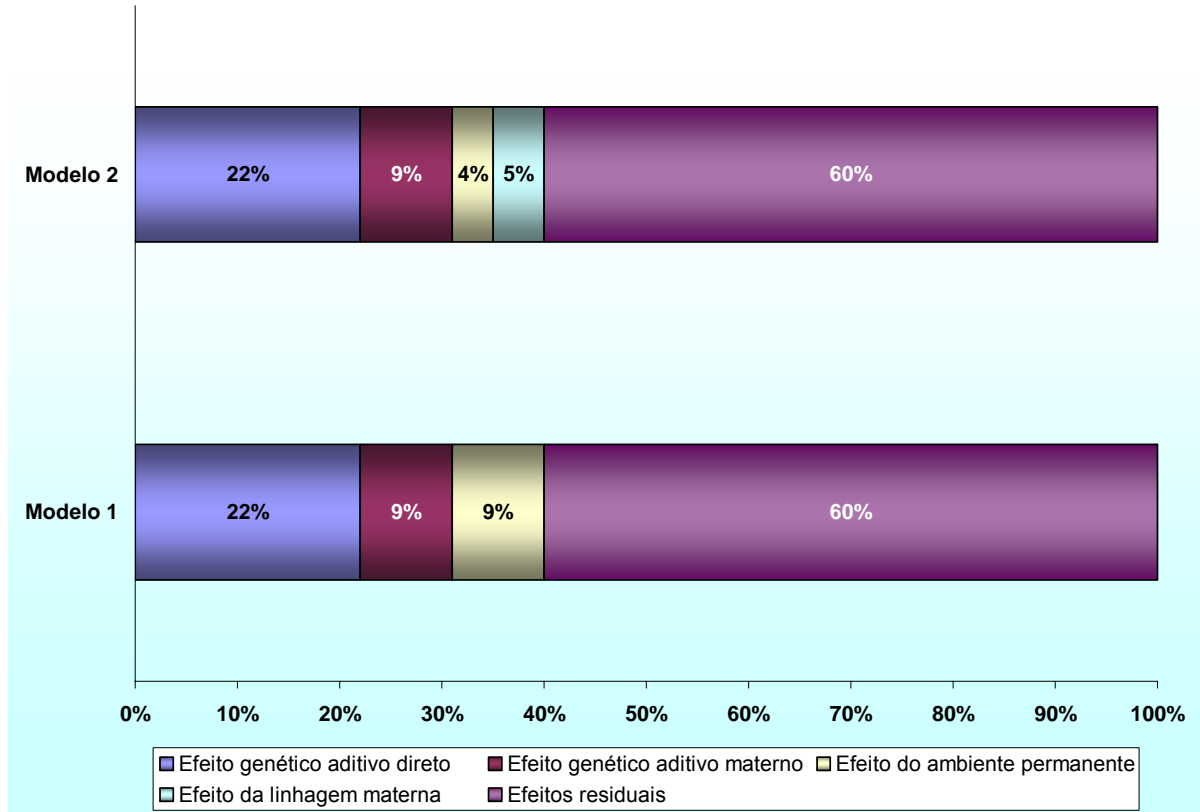


Figura 4 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso aos 120 dias de idade (P120).

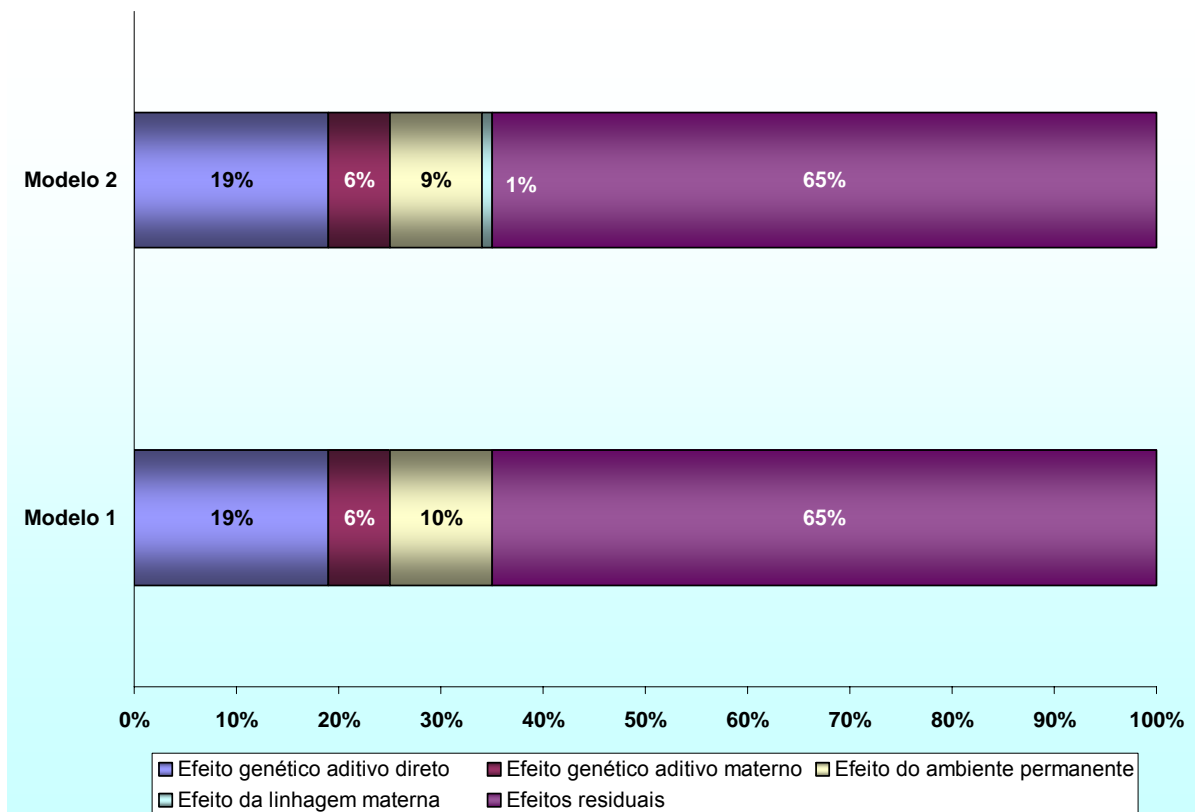


Figura 5 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso do nascer aos 120 dias de idade (GP120).

Na característica peso à desmama (Figura 6) observamos a maior diferença entre as estimativas dos dois modelos utilizados. A diferença dos efeitos aditivos diretos entre os dois modelos foi de 7%. Segundo Albuquerque; Keown; Van Vleck (1998) estudando vacas leiteiras, o modelo que não inclui o efeito citoplasmático proporciona ao efeito aditivo direto um aumento menor que 2%.

O efeito aditivo materno também teve uma diminuição (5%). No entanto, houve um grande aumento da porção da variância devida aos efeitos residuais (9%).

O efeito de linhagem materna foi acima ao relatado na literatura. Tess; Reodecha; Robison (1987) obtiveram para a mesma característica 1,5%, Alencar et al. (1998) 0,05%, enquanto que nesse estudo, 8%.

Para ganho de peso do nascer à desmama (Figura 7), há uma grande redução do efeito direto materno quando o efeito de linhagem materna foi incluído no modelo. A porção da variação devida à linhagem materna (4%) foi muito próxima do valor encontrado por Tess; Reodecha; Robison (1987) de 5% e muito acima do encontrado por Tess e MacNeil (1994) de 0,01%.

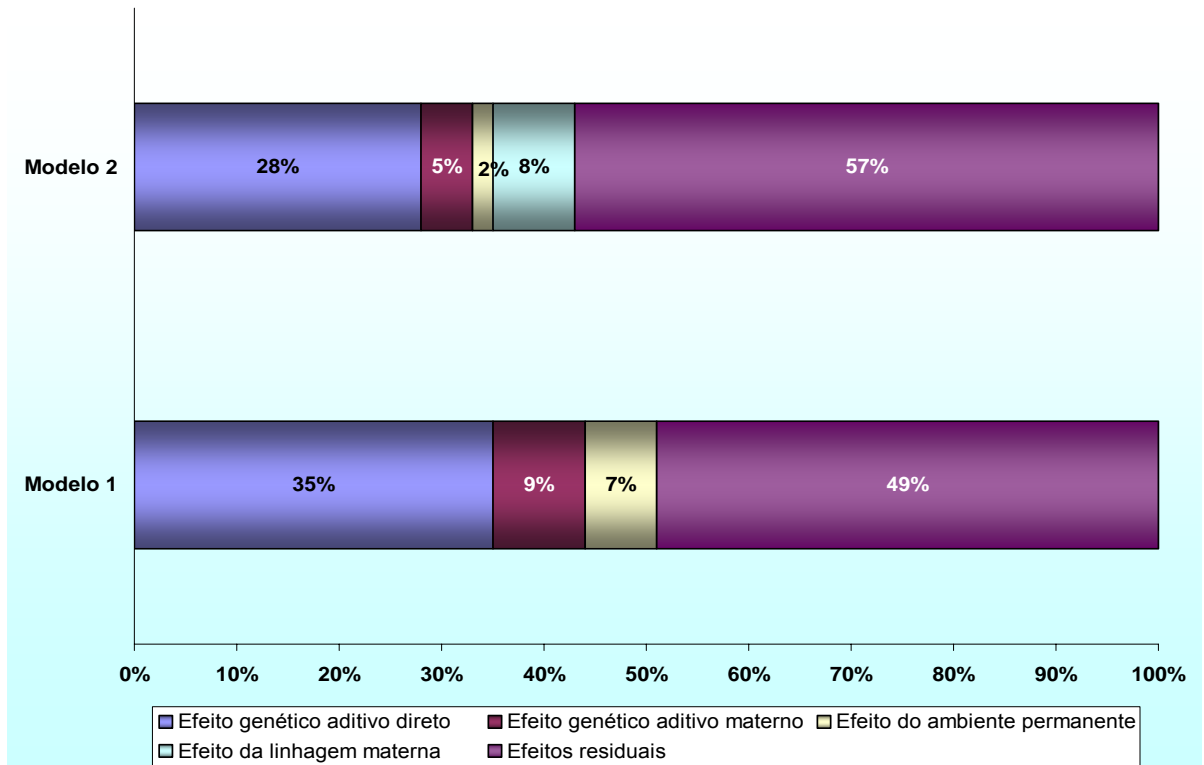


Figura 6 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso à desmama (PD).

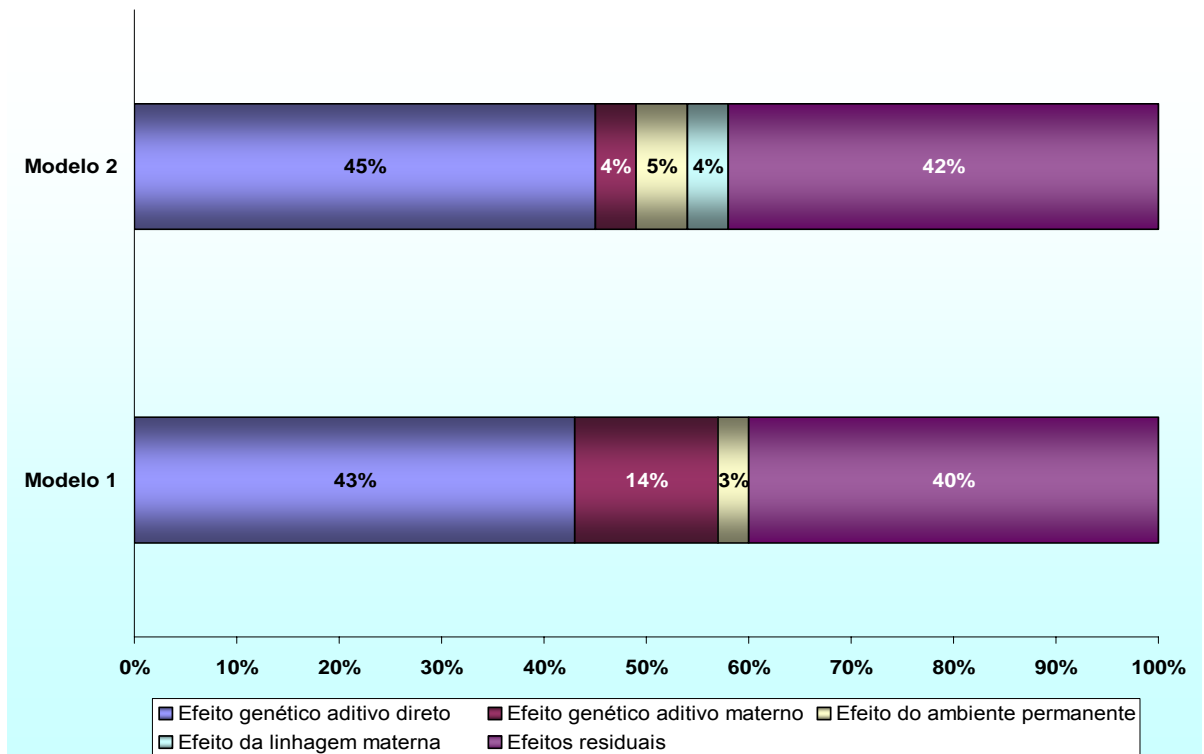


Figura 7 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso do nascer à desmama (GPD).

Para a característica peso ao ano (Figura 8), observa-se que, com exceção do ambiente permanente, os demais parâmetros se mantiveram inalterados com a inclusão da linhagem materna. A variação devida ao ambiente permanente observada no modelo 1 foi dividida entre ambiente permanente e linhagem materna em partes iguais. No trabalho de Alencar et al. (1998) a contribuição da linhagem materna para peso aos 12 meses foi nula, diferente dos 3% observados neste estudo.

Para GP12, nota-se, na Figura 9, a substituição do efeito de ambiente permanente do modelo 1 pelo efeito de linhagem materna no modelo 2, contribuindo com 1% da variação fenotípica, maior que 0,01% relatado por Tess e MacNeil (1994).

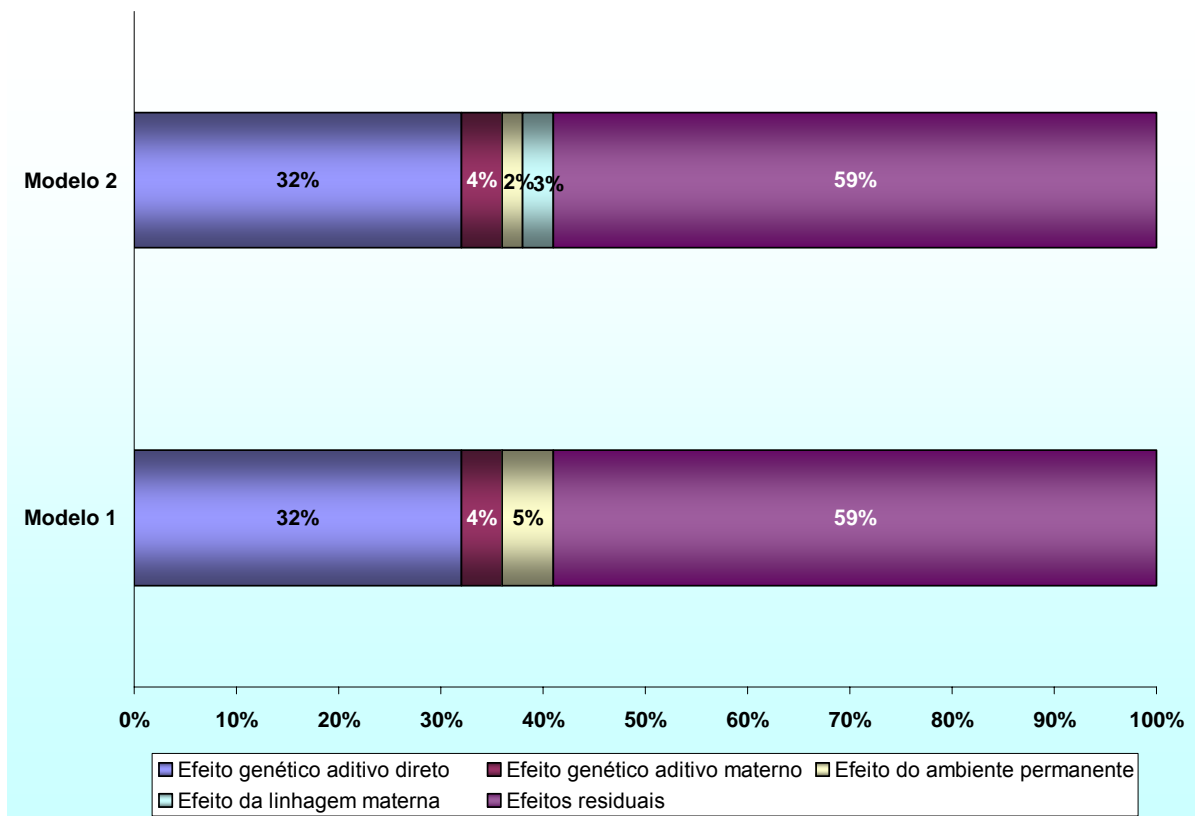


Figura 8 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao ano (P12).

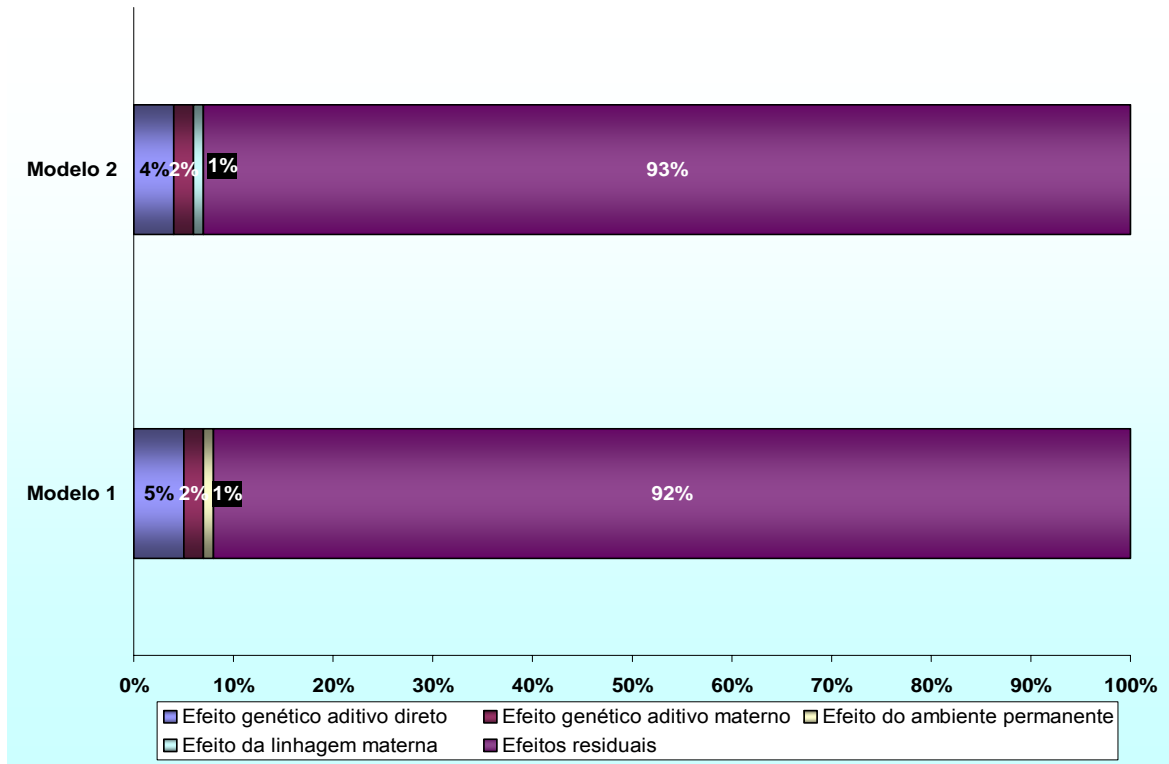


Figura 9 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos genéticos maternos (h^2_m), efeitos de ambiente permanente (c^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso da desmama ao ano (GP12).

Tanto na Figura 10 como na Figura 11, observa-se uma pequena diminuição da porção devida aos efeitos aditivos diretos quando foi incluída a linhagem materna, de acordo com o relatado por Boettcher; Kuhn; Freeman (1996). A contribuição do efeito de linhagem materna foi de 3% para peso ao sobreano e de 2% para GPSOB. Para essas características e todas as outras mensuradas próximas aos 18 meses de idade, não foi encontrado nenhum trabalho na literatura correspondente, uma vez que não são incluídos efeitos maternos de qualquer natureza para as características após um ano de idade nas avaliações genéticas.

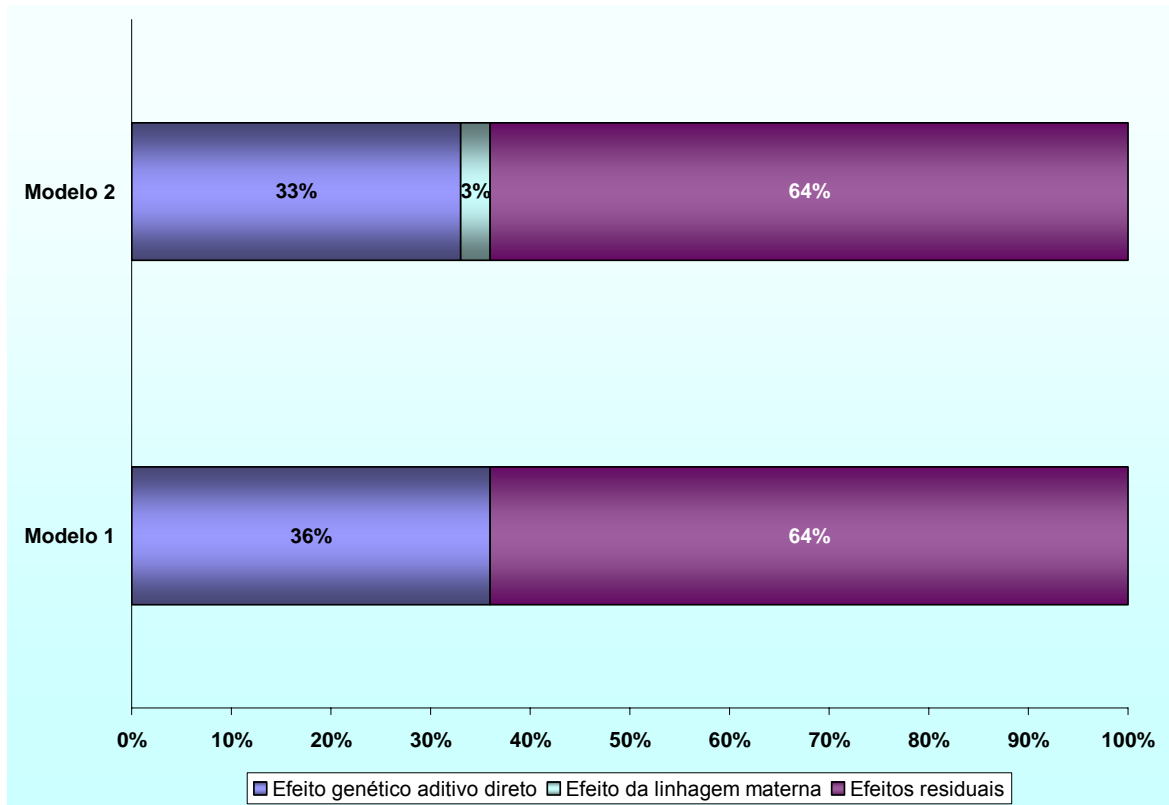


Figura 10 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para peso ao sobreano (PSOB).

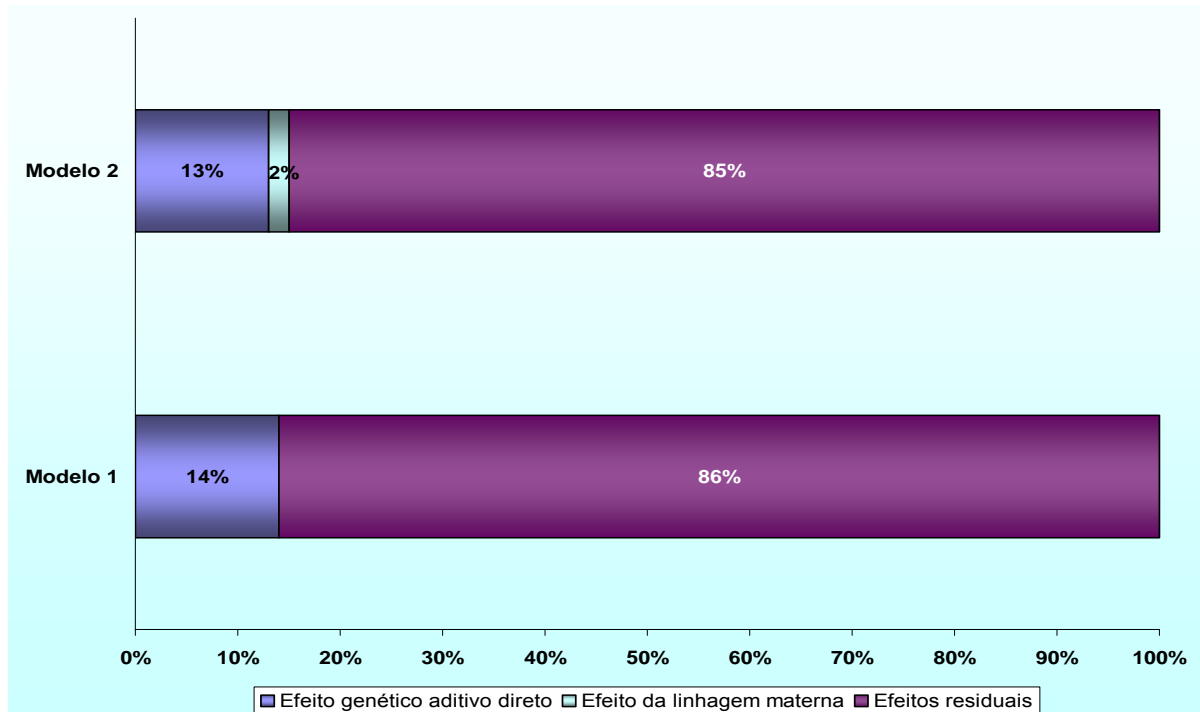


Figura 11 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB).

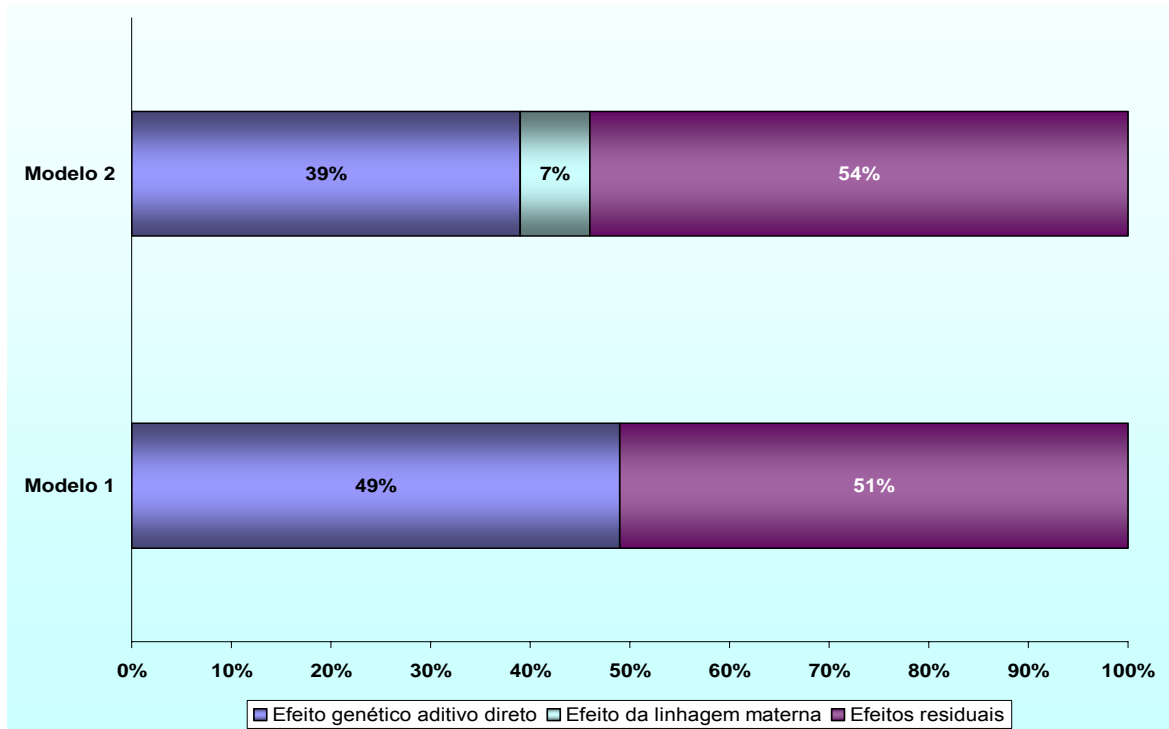


Figura 12 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para perímetro escrotal (PE).

Para perímetro escrotal, a diminuição do efeito aditivo direto (10%) do modelo 1 para o modelo 2 foi distribuída em 7% para a porção da variação devida a linhagem materna e 3% para o efeito residual (Figura 12).

Já para a característica de temperamento (Figura 13), a inclusão do efeito materno no modelo, levou a diminuição da porção da variância devida aos efeitos aditivos diretos e aumento da devida aos efeitos residuais. A contribuição da linhagem materna foi de apenas 1%.

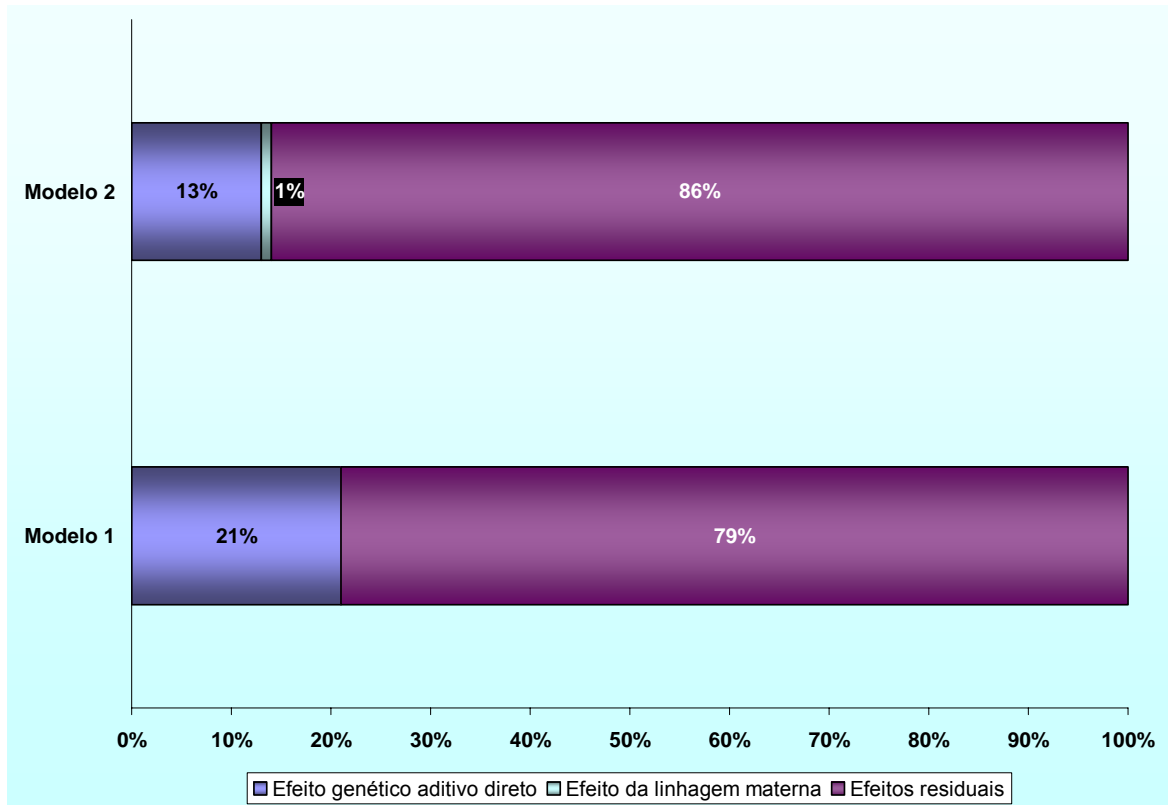


Figura 13 – Proporções da variância total devida aos efeitos genéticos diretos (h^2), efeitos de linhagem materna (L_c^2) e efeitos residuais (e^2) para temperamento (TEMP).

O teste de razão de máxima verossimilhança foi utilizado para verificar se o modelo 2, utilizado para avaliação genética com a inclusão da linhagem materna, é melhor que o já utilizado nas avaliações (modelo 1). O resultado do teste pode ser observado na Tabela 6. Nela pode-se observar que o novo modelo proposto apenas foi significativo para a característica peso à desmama.

Tabela 6 – Teste de máxima verossimilhança (comparação entre os -2log L) entre os dois modelos utilizados.

Característica	Modelo 1	Modelo 2	Razão de verossimilhança	Significância ^a
PN	33.997,93	33.997,93	0	ns
P120	57.738,61	57.738,61	0	ns
GP120	52.249,24	52.249,24	0	ns
PD	131.487,58	131.526,17	38,59	*
GPD	100.286,69	100.286,69	0	ns
P12	74.435,06	74.435,06	0	ns
GP12	70.885,20	70.876,68	-8,52	ns
PSOB	86.282,18	86.269,96	-12,22	ns
GPSOB	83.891,83	83.888,00	-3,83	ns
PE	10.494,59	10.486,81	-7,78	ns
TEMP	14.252,22	14.253,79	1,57	ns

^a teste de $X^2_{1;0,05} = 3,84$, ns é não significativo e * é significativo ($P < 0,05$).

4.2. Erros de seleção

Para a característica peso à desmama que sofreu influência significativa da linhagem materna, foi feita uma correlação de “ranking” para averiguar os reais efeitos da inclusão desse efeito dentre os 1000 melhores machos e as 1000 melhores fêmeas classificados pela DEP para peso à desmama. O resultado pode se visto nas Tabelas 7 e 8, para machos e fêmeas respectivamente.

Tabela 7 – Correlação de ranking entre o modelo que não inclui efeitos linhagem materna (rank 1) e o modelo que inclui os efeitos de linhagem materna (rank 2) e as diferenças no ranking dos melhores 1000 machos classificados pela DEP para peso a desmama.

	Correlação com Rank 1	Mudança média ranking	Nº no ranking comuns entre os ranks	de N° de animais que não estariam entre os top 1000
Rank 2	0,5733	332,6	5	310

Por se tratar da mesma característica analisada por dois modelos diferentes, a correlação de ranking, tanto para machos como para fêmeas, é muito baixa. Ou seja, a inclusão do efeito de linhagem materna trouxe grandes alterações ao ranking dos 1000 melhores machos e fêmeas. Isso tem importância sobre o processo de seleção para essa característica.

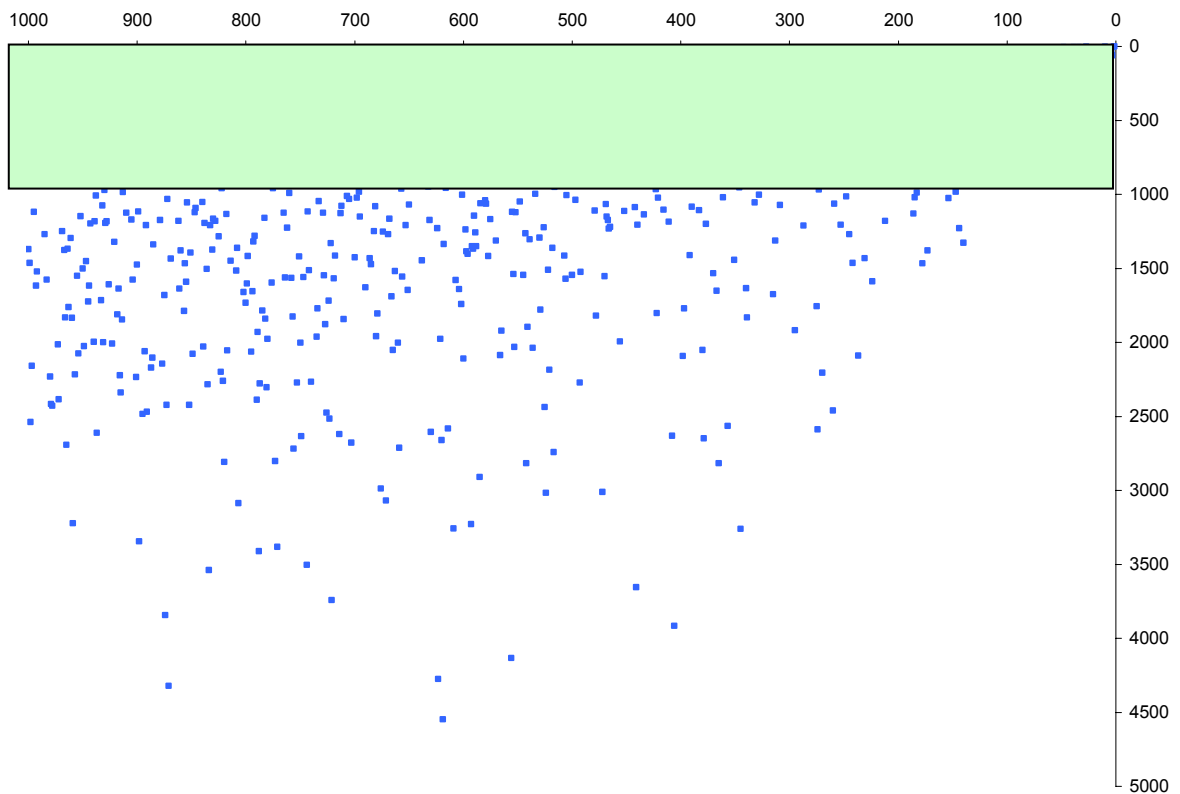


Figura 14 - Erro de seleção promovido pela não utilização do efeito de linhagem materna considerando os 1000 melhores machos classificadas pela DEP para peso a desmama.

Se o objetivo é selecionar os animais pelo peso à desmama, há um problema muito visível, conforme ilustrado nas Tabelas 7 e 8. Se o modelo 2, que apresenta efeitos significativos para linhagem materna, é assumido como verdadeiro, 310 animais que seriam selecionados pelo modelo 1 deixaram de estar entre os melhores caracterizando um erro de seleção.

É o que pode-se observar nas Figuras 14 e 15, para machos e fêmeas, respectivamente. Os pontos que estão fora do quadro colorido representam os 310 animais que foram selecionados pelo modelo atual de avaliação e que não seriam, se o efeito de linhagem materna fosse considerado.

Tabela 8 – Correlação de ranking entre o modelo que não inclui efeitos linhagem materna (rank 1) e o modelo que inclui os efeitos de linhagem materna (rank 2) e as diferenças no ranking das melhores 1000 fêmeas classificadas pela DEP para peso a desmama.

	Correlação com Rank 1	Mudança média ranking	Nº no posições comuns entre os ranks	de entre	Nº de animais que estariam entre os tops 1000
Rank 2	0,5317	331,7	2		310

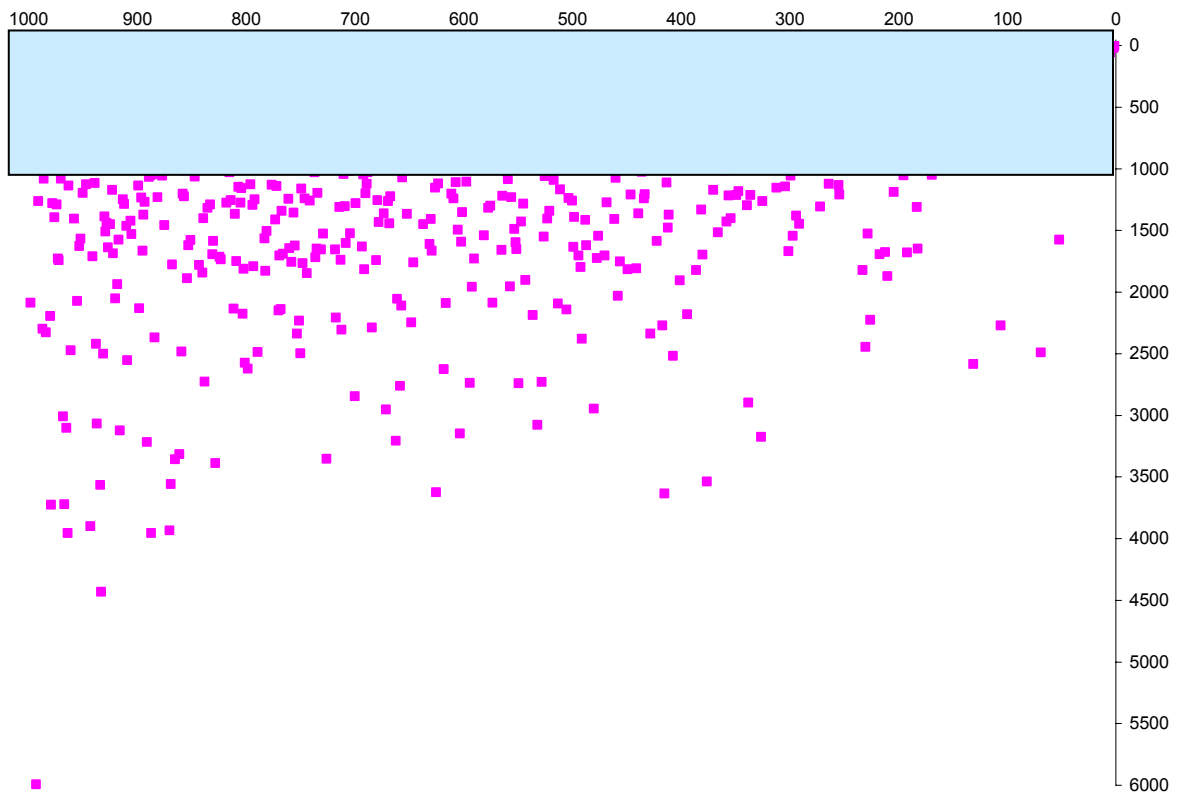


Figura 15 – Erro de seleção promovido pela não utilização do efeito de linhagem materna considerando as 1000 melhores fêmeas classificadas pela DEP para peso a desmama.

Mesmo o efeito de linhagem materna não sendo significativo para a maioria das características avaliadas, a sua contribuição pode ser bastante importante. Observando a Tabela 9, vemos os valores genéticos para cada característica relativo a esse efeito.

Tabela 9 – Mínimo, máximo e desvio-padrão das soluções para efeitos de linhagem materna para cada característica.

Característica	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
PN, kg	-0,0115	-0,9876	0,8651	0,2739
P120, kg	-0,0525	-5,3011	4,0334	1,3494
PD, kg	-0,0591	-11,7476	10,7539	3,0101
P12, kg	-0,0173	-2,6086	5,0149	0,9229
PSOB, kg	0,0425	-3,6842	4,5193	1,1486
GPSOB, kg	0,0305	-2,4590	2,9250	0,6072
PE, cm	0,0093	-0,5957	0,6036	0,1952
TEMP, um	0,0002	-0,1193	0,0864	0,0250

Como dito anteriormente, a mãe transmite para sua prole metade do seu valor genético aditivo e todo o seu efeito genético citoplasmático. Assim sendo, para ilustração, a Figura 16 traz a contribuição genética aditiva média para peso a desmama, valor genético para peso à desmama, de quatro linhagens maternas e sua contribuição citoplasmática. As linhagens A e B são as que possuem o maior número de representantes no rebanho, 210 e 201 respectivamente. As linhas C e D são as que possuem o valor genético citoplasmático máximo e mínimo.

Nota-se que no caso da linha C, em que o efeito genético citoplasmático é maior, o valor genético aditivo para peso à desmama referente ao modelo 2 é maior que o valor do modelo 1.

Essa influência do efeito de linhagem materna é visível quando se estuda o progresso genético das últimas 12 safras para a característica peso a desmama comparando os dois modelos utilizados na avaliação dos dados. Na Figura 17, observa-se que com a inclusão do efeito de linhagem materna no modelo de avaliação para peso à desmama, o progresso genético observada aumentou quase 1/3 em relação ao progresso do modelo 1.

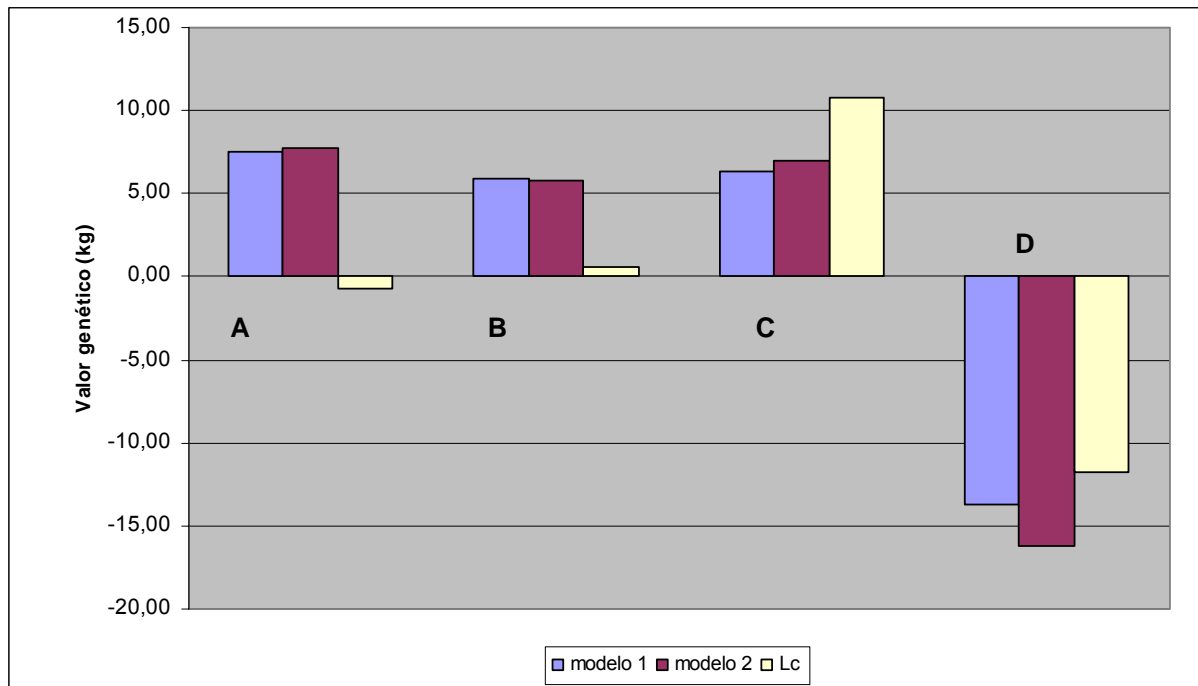


Figura 16 – Comparação dos valores genéticos médios e do efeito genético citoplasmático para peso a desmama de quatro diferentes linhagens maternas.

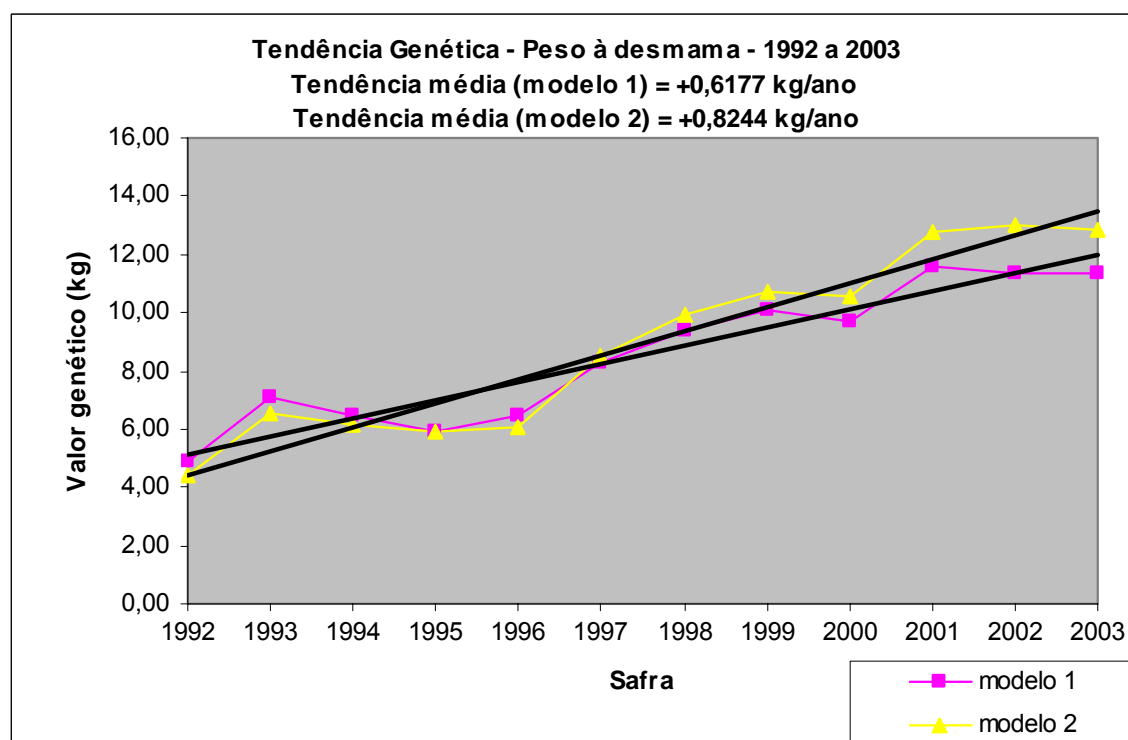


Figura 17 – Comparação do progresso genético para peso a desmama, 1992 a 2003, com a inclusão ou não do efeito de linhagem materna no modelo de avaliação.

5. Conclusões

Com os resultados obtidos para as estimativas dos componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos para o efeito de linhagem materna, no rebanho Nelore Lemgruber, pode-se concluir que esse efeito só foi significativo para a característica peso à desmama.

Apesar de não ter sido significativo para as demais características, a contribuição da linhagem materna em relação à variância fenotípica foi bastante acima ao relatado até então na literatura para outros rebanhos de bovinos de corte.

A correlação de “ranking” estabelecida entre os dois modelos para peso à desmama mostra que a alteração de posição no ranking sofrida com a inclusão do efeito de linhagem materna no modelo de avaliação foi muito grande. Pouco menos de 1/3 dos animais que seriam selecionados, deixam de ser pela inclusão do efeito de linhagem materna.

A diferença entre as linhagens materna para peso à desmama é de 22,4 kg, valor que não pode ser desconsiderado num programa de seleção.

Mais estudos devem ser conduzidos nesta área e em outros rebanhos para uma melhor compreensão da verdadeira contribuição do efeito de linhagem materna nos programas de melhoramento genético de bovinos de corte.

6. Referências Bibliográficas.

ABCZ. Associação Brasileira dos Criadores de Zebu. Uberaba. Disponível em: <<http://www.abcz.com.br>>. Acesso em: 03 mar 2005.

ALBUQUERQUE, L.G.; KEOWN, J.F.; VAN VLECK, L.D. Variances of direct genetic effects, maternal genetic effects and cytoplasmic inheritance effects for milk yield, fat yield and fat percentage. **Journal of Dairy Science**. v. 81, p. 544 – 549, 1998.

ALENCAR, M.M. et al. Estudo da influência da linhagem citoplasmática sobre peso em bovinos da raça Canchim. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 27, n. 2, p. 272 – 276, 1998.

ANDERSON, S. et al. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA. Conserved features of the mammalian mitochondrial genome. **Journal of Molecular Biology**. v. 156, p. 683 – 717, 1982.

ANUALPEC. Anuário da Pecuária Brasileira. FNP Consultoria e Comércio. São Paulo: Editora Argos, 2004. p. 63 e 180.

BELL, B.R.; McDANIEL, B.T.; ROBISON, O.W. Effects of cytoplasmic inheritance on production traits of dairy cattle. **Journal of Dairy Science**. v. 68, n. 8, p. 2038 – 2051, 1985.

BIRKY Jr., C.W. Evolution and population genetics of organelle genes: mechanisms and models. In: SELANDER, R.K.; CLARK, A.G. e WHITTAM, T.S. (Eds.) **Evolution at the molecular level**. Massachusetts: Sinauer. p. 112 – 134, 1991.

_____. Relaxed and stringent genomes: why cytoplasmic genes don't obey Mendel's laws. **Journal of Heredity**. v. 85, n. 5, p. 355 – 365, 1994.

BOETTCHER, P.J.; GIBSON, J.P. Estimation of variance of maternal lineage effects among Canadian Holsteins. **Journal of Dairy Science**. v. 80, p. 2167 – 2176, 1997.

BOETTCHER, P.J.; KUHN, M.T.; FREEMAN, A.E. Impacts of cytoplasmic inheritance on genetic evaluations. **Journal of Dairy Science**. v. 79, n. 4, p. 663 – 675, 1996.

BOETTCHER, P.J. et al. Multiple herd evaluation of the effects of maternal lineage on yield traits of Holstein cattle. **Journal of Dairy Science**. v. 79, n. 4, p. 655 – 662, 1996.

BOLDMAN, K.G.; KRIESE, L.A.; VAN VLECK, L.D. **A manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variances and covariances**. Lincoln: USDA -ARS, 1995. 115p.

BROWN, D.R.; DeNISE, S.K.; McDANIEL, R.G. Cytoplasmic genetic effects and growth of hybrid mice. **Journal of Animal Science**. v. 67, p. 887 – 894. 1989.

BROWN, D.R. et al. Molecular analysis of cytoplasmic genetic variation in Holstein cows. **Journal of Animal Science**. v. 67, p. 1926 – 1932, 1989.

DODENHOFF, J. et al. Parameter estimates for direct, maternal and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. **Journal of Animal Science**. v. 76, p. 2521 – 2527, 1998.

ELER, J.P.; FERRAZ, J.B.S.; SILVA, P.R. Parâmetros genéticos para peso, avaliação visual e circunferência escrotal na raça Nelore, estimado por modelo animal. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**. v. 48, n. 2, p. 203 – 213, 1996.

ELER, J.P. et al. 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.

_____. Genetic antagonism between growth and maternal ability in Nelore cattle. **Revista Brasileira de Genética**. v. 17, n.1, p. 59 – 64, 1994.

_____. **Sumário de Touros Nelore Lemgruber 2004**. Pirassununga: GMA/FZEA/USP, 2004. 26 p.

FERRAZ, J.B.S. **Aplicação de modelos animais na avaliação de parâmetros populacionais de características reprodutivas e produtivas de coelhos das raças Califórnia e Nova Zelândia Branca**. 1993. 123 f. Tese (Livre – docência) – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 1993.

FIGUEIREDO, L.G.G. **Estimativas de parâmetros genéticos de características de carcaças feitas por ultra-sonografia em bovinos da raça Nelore**. 2001. 52 f.

Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2001.

FREUND, J.F.; WALPOLE, R.E. **Mathematical Statistics**. 3 ed. New Jersey: Prentice-Hall, 1980. p. 548.

FRIES, L.A.; ALBUQUERQUE, L.G. Pressuposições e restrições dos modelos animais com efeitos maternos em gado de corte. In: PARANHOS DA COSTA, M.J.R. e CRAMBERG, V.U. (Ed.) **Comportamento materno em mamíferos (Bases teóricas e aplicações aos ruminantes domésticos)**. Sociedade Brasileira de Etologia, 1998. p.179 – 214.

GIBSON, J.P.; FREEMAN, A.E.; BOETTCHER, P.J. Cytoplasmic and mitochondrial inheritance of economic traits in cattle. **Livestock Production Science**. v. 47, p. 115 – 124, 1997.

HANFORD, K.J.; SNOWDER, G.D; VAN VLECK, L.D. Models with nuclear, cytoplasmic and environmental effects for production traits of Columbia sheep. **Journal of Animal Science**. v. 81, p. 1926 – 1932, 2003.

HOHENBOKEN, W.D. Maternal effects. In: CHAPMAN, A.B **General and quantitative genetics**. Amsterdam: Elsevier, 1985. p. 135 – 150.

HOWELL, N.; NALTY, M.S. Mitochondrial chloramphenicol-resistant mutants can have deficiencies in energy metabolism. **Somatic Cell Molecular Genetics**. v. 14, p. 185, 1988.

HUIZINGA, H.A. et al. Maternal effects due to cytoplasmic inheritance in dairy cattle. Influence on milk production and reproduction traits. **Livestock Production Science**. v. 15, p. 11-26, 1986.

KENNEDY, B.W. A further look at evidence for cytoplasmic inheritance of production traits in dairy cattle. **Journal of Dairy Science**. v. 69, n. 12, p. 3100 – 3105, 1986.

KIRKPATRICK, B.W.; DENTINE, M.R. An alternative model for additive and cytoplasmic genetic and maternal effects on lactation. **Journal of Dairy Science**. v. 71, n. 9, p. 2502 – 2507, 1988.

LEGATES, J.E. The role of maternal effects in animal breeding: IV. Maternal effects in laboratory species. **Journal of Animal Science**. v. 35, n.6, p. 1294 – 1302, 1972.

LÔBO, R.N.B; MADALENA, F.E.; VIEIRA, A.R. Average estimates of genetic parameter for beef and dairy cattle in tropical regions. **Animal Breeding Abstracts**. v. 68, n. 6, p. 433 – 462, 2000.

MANIATIS, N.; POLLOTT, G.E. Nuclear, cytoplasmic and environmental effects on growth, fat, and muscle traits in Suffolk lambs from a sire referencing scheme. **Journal of Animal Science**. v. 80, p. 57 -67, 2002.

MAURER, R.R.; GREGORY, K.E. Contributions of ovum cytoplasm, uterine environment and postnatal environment to maternal effects in beef cattle. **Journal of Animal Science**. v. 68, p. 2319 – 2332, 1990.

MEIRELLES, F.V. et al. Is the american zebu really *Bos indicus*? **Genetics and Molecular Biology**. v. 22, n. 4, p.543 – 546, 1999.

MORAIS, O.R. et al. Efeito da herança citoplasmática sobre características de produção em ovinos da raça Merino. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 28, n. 5, p. 1007 – 1015, 1999.

NORTHCUTT, S.L.; WILLHAM, R.L.; WILSON, D.E. Genetic parameters for nuclear and nonnuclear inheritance in three synthetic lines of beef cattle differing in mature size. **Journal of Animal Science**. v. 69, p. 4745 – 4753, 1991.

O'NEILL, K.; VAN VLECK, L.D. Potential of cytoplasmic effects for selection in dairy cattle. **Journal of Dairy Science**. v. 71, n. 12, p. 3390 – 3398, 1988.

PELICIONI, L.C. **Polinômios segmentados no ajuste de idade e efeitos da linhagem citoplasmática para características de crescimento e produção de leite em bovinos da raça Caracu**. 2000. 112 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2000.

PELICIONI, L.C.; QUEIROZ, S.A. Efeito da linhagem citoplasmática sobre o peso ao nascer e o ganho médio diário na pré-desmama em bovinos da raça Caracu. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 30, n. 1, p. 101 – 108, 2001.

PEREIRA, E. **Análise genética de algumas características reprodutivas e de suas relações com desempenho ponderal na raça Nelore**. 2000. 64 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2000.

PETTERS, R.M. et al. Cytoplasmic effects on selection response for increased growth rate in mice. **Journal of Animal Science**. v. 66, p. 287 – 292, 1988.

PRESS, W.H. et al. **Numerical recipes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.

QUIRINO, C.R.; BERGMANN, J.A.G. Heritability of scrotal circumference adjusted and unadjusted for body weight in Nelore bulls, using univariate and bivariate animal models. **Theriogenology**. v. 49, p. 1389 – 1396, 1998.

RAABER, S.; ESSL, A. Estimation of cytoplasmic effects for dairy, beef and reproduction traits in an experimental cattle herd. **Zuchungskunde**. v. 68, n. 3, p. 178 -192, 1996.

ROBISON, O.W. The influence of maternal effects on the efficiency of selection: A review. **Livestock Production Science**. v. 8, p. 121 – 137, 1981.

ROHRER, G.A. et al. Evaluation of line and breed of cytoplasm effects on performance of purebred Brangus cattle. **Journal of Animal Science**. v. 72, p. 2798 – 2803, 1994.

RORATO, P.R.N.; KEOWN, J.F.; VAN VLECK, L.D. Variance caused by cytoplasmic line and sire by herd interaction effects for milk yield considering estimation bias. **Journal of Dairy Science**. v. 82, p. 1574 – 1580, 1999.

RUMPH, J.M. et al. Comparison of models for estimation of genetic parameters for mature weight of Hereford cattle. **Journal of Animal Science**. v. 80, p. 583 -590, 2002.

SANDERS, J.O. History and development of zebu cattle in United States. **Journal of Animal Science**, v.50, n. 6, p. 1188 – 1199, 1980.

SANTIAGO, A.A. **O Nelore**. São Paulo: Editora dos Criadores, 1983. p. 44 – 50.

_____. **O Zebu: na Índia, no Brasil e no mundo**. Campinas: Instituto Campineiro de Ensino Agrícola, 1985. p. 442 – 463.

SANTOS, R. **O Zebu: Edição comemorativa dos 60 anos do registro genealógico**. Uberaba: Editora Agropecuária Tropical, 1998.

SCHUTZ, M.M.; FREEMAN, A.E. Evidence for nonnuclear inheritance in a herd selected for high and average milk yield. **Journal of Dairy Science**. v. 71, suppl. 1, p. 144, 1988.

SCHUTZ, M.M. et al. The importance of maternal lineage on milk yield traits of dairy cattle. **Journal of Dairy Science**. v. 75, n. 5, p. 1331 – 1341, 1992.

SIMÃO, G. **O que estará faltando para o zebu conquistar o mundo?** Disponível em: <<http://www.abcz.com.br>>. Acesso em: 03 de março de 2005.

SOUTHWOOD, O.I. et al. Estimation on additive maternal and cytoplasmic genetic variances in animal models. **Journal of Dairy Science**. v. 72, n. 11, p. 3006 – 3012, 1989.

STORMONT, C. The role of maternal effects in animal breeding: I. Passive immunity in newborn animals. **Journal of Animal Science**. v. 35, n. 6, p. 1275 – 1279, 1972.

TESS, M.W.; REODECHA, C.; ROBISON, O.W. Cytoplasmic genetic effects on preweaning growth and milk yield in Hereford cattle. **Journal of Animal Science**. v. 65, p. 675 – 684, 1987.

TESS, M.W.; ROBISON, O.W. Evaluation of cytoplasmic genetic effects in beef cattle using na animal model. **Journal of Animal Science**. v. 65, p. 1899 – 1909, 1990.

TESS, M.W.; MacNEIL, M.D. Evaluation of cytoplasmic genetics effects in miles city line 1 Hereford cattle. **Journal of Animal Science**. v. 72, p. 851 – 856, 1994.

TOELLE, V.D.; McDANIEL, B.T.; ROBISON, O.W. Cytoplasmic effects in swine. **Journal of Animal Science**. v. 63, suppl. 1, p. 203, 1986.

WAGNER, R.P. The role of maternal effects in animal breeding: II. Mitochondria and animal inheritance. **Journal of Animal Science**. v. 35, n. 6, p. 1288 – 1293, 1972.

WALDRON, D.F. et al. Maternal effects for growth traits in beef cattle. **Livestock Production Science**. v. 34, p. 57-70, 1993.

WILLHAM, R.L. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. **Journal of Animal Science**. v. 35, n. 6, p. 1288 – 1293, 1972.

7. Apêndice

Apêndice A – Linhagens maternas (Lc), solução do efeito de linhagem materna para peso à desmama (kg) e número de indivíduos do rebanho que pertencem a essa linhagem materna.

Lc	Solução para Lc desmama (kg)	Nº de indivíduos do rebanho
ZRO4191	10,7539	61
ZRD9143	8,7312	59
ZRE1473	8,2777	30
ZRO4154	7,4914	27
ZRI6128	7,3962	21
ZRV9743	7,1338	32
ZRO4114	7,1024	44
ZRL5045	6,997	25
ZRO2735	6,9827	68
ZRL5069	6,8184	21
ZRO1971	6,7115	76
ZRV6342	6,6983	13
ZRB5196	6,6805	64
ZRAD6794	6,6317	5
ZRO4173	6,2257	27
ZRF1425	6,224	51
ZRA6560	6,1398	16
ZRF1889	6,107	13
P2590	6,0153	46
A5154	5,9711	15
ZRR6436	5,9096	51
ZRS8789	5,8848	7
ZRP9555	5,8644	28
ZRP2572	5,8395	28
ZRAP1680	5,7794	15
ZRG4158	5,5586	15
ZRI7301	5,4396	88
ZRL0935	5,4296	20
ZRO4129	5,3991	32
ZRAL0732	5,2788	11
ZRS3586	5,1965	47
ZRF1403	5,0399	19
ZRE7802	4,997	53
ZRG4147	4,9192	33
ZRF3645	4,8597	64
ZRP9593	4,854	19
ZRG3217	4,8439	75

ZRJ5268	4,8436	11
ZRS4234	4,8387	12
ZRD3076	4,8044	14
ZRS3283	4,8024	18
ZRS4293	4,7921	31
0183	4,7408	5
ZRC7969	4,6622	8
ZRG7414	4,6017	24
ZRO4194	4,5425	16
ZRC4148	4,5092	10
ZRJ4999	4,4788	10
ZRF1207	4,4462	10
ZRP1464	4,4216	20
ZRO4125	4,3976	58
ZRAI4637	4,3395	5
ZRF5933	4,3256	5
ZRS3597	4,3016	56
ZRS3262	4,278	10
ZRP0655	4,2695	20
ZRO4175	4,2101	38
ZRS4247	4,112	55
ZRN9485	4,0385	99
ZRO4165	4,0358	8
ZRG4184	4,0346	91
ZRS3177	3,9872	80
ZRAF2583	3,9757	6
ZRE1293	3,966	8
ZRJ4998	3,9468	44
ZRO4160	3,9323	34
ZRN9493	3,8162	74
ZRS4210	3,7658	48
ZRF1869	3,759	33
ZRJ5205	3,7224	22
ZRS4283	3,7186	53
ZRS4226	3,7131	51
ZRF1845	3,7052	66
ZRV1349	3,6904	5
ZRS3596	3,6769	10
ZRI7308	3,6575	53
ZRO4131	3,6497	13
ZRS4309	3,6238	27
ZRO4193	3,6089	10
8847	3,6027	18
ZRF1392	3,5803	7
ZRI6152	3,5729	6
ZRE5956	3,5711	26

ZRS3194	3,5652	44
ZRS4321	3,5593	18
ZRD9153	3,4854	19
ZRS4263	3,4785	63
ZRX7259	3,4746	6
ZRU0383	3,4742	13
ZRJ5221	3,472	25
ZRS4239	3,4174	39
ZRB1277	3,4112	31
ZRP0472	3,3903	92
ZRM3680	3,3714	6
ZRU0453	3,3545	5
ZRJ8265	3,3503	7
ZRS4252	3,308	47
ZRAF3808	3,2972	5
ZRS4231	3,2936	77
ZRR6988	3,2688	12
ZRAA5450	3,2572	13
ZRAB7766	3,2542	15
ZRO4177	3,2285	49
ZRF1431	3,205	16
ZRJ4995	3,1743	5
ZRF5686	3,1314	33
ZRU5823	3,1157	25
ZRG4135	3,1133	30
ZR6667	3,1092	88
ZRF1240	3,1042	34
ZRP2649	3,0498	26
ZRL5491	3,0314	15
ZRD9023	3,0271	47
ZRS3286	2,9919	28
ZRO8404	2,9829	129
ZRS4660	2,9691	56
ZRAS0162	2,9577	32
ZRO9171	2,9333	38
ZRE6291	2,9285	21
ZRL5405	2,9208	57
ZRJ4983	2,8306	11
0681	2,8201	5
ZRO8513	2,782	24
ZRD3075	2,74	29
ZRO9146	2,7134	12
ZRI6149	2,7083	31
ZRF5285	2,6949	26
ZRJ9006	2,6763	20
ZRG4148	2,6404	46

ZRI9074	2,6358	14
ZRE1481	2,634	61
ZRS3261	2,6268	63
ZRS3199	2,6266	6
ZRF0570	2,6227	9
ZRS4284	2,6111	38
ZRO4118	2,5805	10
ZRS3221	2,5786	15
ZRF1299	2,5405	12
ZRF0642	2,5388	29
ZRN6713	2,5373	38
ZRS4273	2,5355	5
ZRL5490	2,5285	84
ZRX7476	2,5044	5
ZRC9782	2,4965	19
ZRP0443	2,4788	7
ZRF1839	2,4703	29
ZRG4156	2,4657	6
ZRAB1088	2,4615	10
ZRG3213	2,4483	24
ZRJ8260	2,4354	23
ZRU0364	2,4241	14
ZRO1930	2,4102	5
ZRS7316	2,4033	9
ZRS3179	2,3756	55
ZRS4302	2,3613	48
ZRC5226	2,3585	8
0404	2,3559	7
ZRR6645	2,3483	41
ZRAA5447	2,3161	6
ZRN3932	2,3068	13
ZRF1210	2,3056	7
ZRN3920	2,3034	14
ZRO9085	2,282	8
ZRG4417	2,2598	35
ZRN2403	2,251	23
ZRE1300	2,2455	24
0944	2,2151	13
ZRG4168	2,1865	26
9026	2,1717	61
ZRC7974	2,1568	30
ZRO2749	2,149	7
ZRAF9794	2,141	15
ZRN3996	2,1398	12
ZRU0323	2,1309	17
ZRG4114	2,1155	13

ZRJ5225	2,1129	8
ZRAC0742	2,1068	7
ZRO8523	2,1053	8
ZRF0649	2,1045	12
ZRE5653	2,1024	7
ZRF1852	2,0736	136
ZRL0962	2,0676	19
ZRN3988	2,0337	9
ZRG7760	2,0079	46
ZRP1494	1,9505	10
ZRU0422	1,9425	20
ZRE6302	1,9289	16
ZRS3195	1,9208	44
ZRG7425	1,9184	72
ZRO8401	1,9155	25
ZRI6147	1,9126	25
ZRF0652	1,8833	104
ZRO1933	1,8712	33
ZRG7410	1,8277	29
ZRS3251	1,8241	25
ZRI7310	1,8078	51
0610	1,7838	17
ZRAL0964	1,7765	7
ZRS3600	1,7634	88
ZRU0388	1,7545	51
ZRP2531	1,7536	20
ZRS3214	1,7508	36
ZRE1466	1,7316	6
ZRG7411	1,7308	63
ZRN6704	1,7141	5
ZRO4158	1,7083	19
ZRV7056	1,6941	12
ZRG4418	1,6847	7
ZRS3165	1,6747	87
ZRP1484	1,6669	12
ZRI9063	1,6601	11
ZRG4145	1,6561	18
ZRE1459	1,6467	33
4430	1,6458	25
ZRP0613	1,6413	7
ZRS3246	1,638	56
ZRS4318	1,6315	71
ZRO1976	1,6116	8
ZRAB1087	1,6055	6
ZR4768	1,5961	38
ZRP2664	1,5932	16

ZRJ5275	1,5892	46
ZRG4186	1,5885	7
ZRF1837	1,5788	28
ZRL5464	1,5786	28
ZRG3204	1,5732	12
ZRT9945	1,5513	6
ZRP0320	1,5491	64
ZRJ8268	1,5442	115
ZRL5080	1,5415	49
ZRS3257	1,5329	34
ZRO4183	1,5319	55
ZRS4668	1,4993	7
ZRF1859	1,4929	61
ZRS4204	1,4911	8
ZRZ6241	1,4906	31
ZRS4243	1,4879	11
ZRO4119	1,4832	56
ZRG7428	1,4621	20
ZRC5217	1,4609	41
ZRF1894	1,4498	69
ZRN3551	1,4209	19
ZRS4285	1,3793	5
ZRAB7719	1,3792	38
ZRO9082	1,3647	14
ZRL5072	1,3372	18
ZRO4150	1,3318	55
ZRS4265	1,3275	19
ZRS3153	1,3235	23
ZRE3078	1,3167	16
VACAFL	1,3085	82
ZRR6444	1,3069	8
ZRS4227	1,3067	54
ZRD3049	1,2711	42
ZRU0414	1,2571	5
ZRG6391	1,252	8
0381	1,2427	5
ZRG4122	1,2364	46
ZRI7304	1,2181	52
ZRF2519	1,1794	14
ZRL5056	1,1773	15
ZRI7315	1,1748	37
ZRM5442	1,1714	14
ZRS3161	1,1623	60
ZRU5857	1,1596	8
ZR7868	1,1538	11
ZRS4223	1,1514	53

ZRC7967	1,1509	7
ZRJ4974	1,1453	15
ZRG3210	1,1267	19
ZRG7424	1,1194	134
ZRF1205	1,1123	5
ZRR6487	1,1069	5
ZRAA5413	1,0988	12
ZRL5436	1,0937	6
ZRM3654	1,0861	13
ZRF1270	1,0857	12
ZRS4316	1,0853	85
ZRS3287	1,0649	25
ZRG4146	1,0605	17
ZRO4166	1,0531	16
ZRS4232	1,0296	23
ZRP2526	1,0219	10
ZRO4172	1,0198	53
ZRP0251	1,016	38
ZRAD6770	1,0081	6
ZRA4473	0,9991	56
ZRD9112	0,9588	51
ZRN3913	0,9451	17
ZRF1857	0,9048	6
ZRG7404	0,8943	118
ZRP2633	0,884	51
ZRB2269	0,8799	8
ZRJ5210	0,8631	11
ZRO4179	0,8587	54
ZRAI4611	0,856	43
ZRS4675	0,8297	51
ZRS3173	0,8294	8
ZRG7416	0,8189	11
ZRO4168	0,8085	163
ZRF1414	0,7986	10
ZRS3184	0,7834	44
ZRS3230	0,7752	39
ZRS3206	0,7485	26
ZRO8714	0,7446	10
ZRS3213	0,7206	21
ZRS4662	0,6971	11
ZRS4235	0,6904	20
ZRL5452	0,6878	7
ZRJ9863	0,6843	36
ZRX6947	0,6726	7
ZRS3186	0,6724	49
ZRD9060	0,6722	72

ZRO4185	0,6681	28
ZRS4286	0,6613	7
ZRS3296	0,6452	9
ZRG4412	0,6431	34
ZRAB7709	0,642	7
ZRAC3701	0,6392	6
ZRP1490	0,6241	13
ZRS4314	0,6189	66
ZRS4671	0,5974	93
ZRBR6906	0,5813	13
ZRF4696	0,5772	5
ZRS3274	0,576	53
ZRS4282	0,5741	62
ZRI6127	0,5666	6
ZRO4164	0,5659	49
ZRP0537	0,5656	5
ZRG4136	0,5555	44
ZRG7402	0,545	201
ZRAD5609	0,5359	19
ZRG2397	0,5292	56
ZRR5370	0,5178	9
ZRS3289	0,5161	5
ZRP0398	0,5093	23
ZRE4698	0,5088	13
ZRP0237	0,4971	18
ZRF1891	0,4818	6
ZRG2400	0,4814	9
ZRB3049	0,478	6
ZRI7314	0,4671	33
ZRS4222	0,4654	95
ZRE5941	0,4497	34
ZRG4198	0,4434	80
ZRD2922	0,4388	16
ZRS3237	0,438	30
ZRN4339	0,4292	11
ZRP9531	0,3983	20
ZRP0306	0,3793	14
ZRF0550	0,3734	11
ZRS4659	0,3499	37
ZRD9021	0,344	10
ZRP0623	0,3263	52
ZRZ2495	0,314	12
ZRS4661	0,3102	9
ZRE7919	0,2811	19
ZRG4194	0,2807	62
ZRF1263	0,266	11

ZRO4110	0,2607	5
ZRU2507	0,2606	32
ZRI2905	0,2552	13
ZRF4700	0,2262	43
ZRS3163	0,222	22
ZRE8177	0,2061	16
ZRE7908	0,1933	26
ZRG4188	0,1882	94
ZRF1296	0,1881	25
ZRL0938	0,1869	8
ZRD9090	0,1856	9
ZRS3297	0,1762	19
ZRB2805	0,1745	5
ZRI7302	0,1603	8
ZRAN5770	0,1576	12
ZRS4240	0,1558	20
ZRS4308	0,1535	28
ZRS3180	0,144	69
ZRA8517	0,1395	20
ZRS3219	0,1335	17
ZRA3946	0,1267	13
ZRAB7708	0,0977	5
ZRO4120	0,0845	26
ZRS3205	0,0636	57
ZRE7906	0,0413	24
ZRS3196	0,0413	18
ZRP0659	0,0155	35
ZRS3587	0,0147	6
ZRS4260	-0,0008	12
ZRS4255	-0,013	58
ZRS4262	-0,0221	49
ZRS4111	-0,0357	71
ZRS4303	-0,0358	6
ZRO2729	-0,0551	64
ZRE7927	-0,0582	43
ZRG1859	-0,0658	24
ZRM3646	-0,0714	6
ZRO9084	-0,0751	48
ZRG7751	-0,0776	8
ZRP0560	-0,0802	11
ZRO4192	-0,0827	44
ZRS4670	-0,0836	13
ZRS3272	-0,1164	6
ZRG7419	-0,1169	52
ZRP0393	-0,1302	30
ZRC5966	-0,1383	38

ZRC5210	-0,1392	15
ZRS3198	-0,1426	44
ZRO4145	-0,1542	27
ZRJ5258	-0,1808	24
ZRJ9001	-0,1913	57
ZRX6940	-0,1939	7
ZRO9087	-0,2011	18
ZRP0570	-0,2014	109
ZRD4128	-0,2073	23
ZRS4676	-0,2102	16
ZRS3174	-0,2198	93
ZRG4193	-0,2221	31
ZRR6497	-0,2278	34
ZRX7462	-0,2478	22
ZRS4256	-0,2529	40
ZRG4673	-0,2583	25
ZRO2720	-0,2598	66
ZRP0479	-0,2634	13
ZRS3291	-0,2781	58
ZRS3235	-0,2833	41
0478	-0,3096	8
ZRG4195	-0,3192	87
ZRC2632	-0,3322	46
ZRE0436	-0,334	19
ZRS3231	-0,3435	41
ZRS4665	-0,3635	50
ZRI7316	-0,3873	74
1063	-0,3923	7
ZRO8402	-0,4054	24
ZRG7406	-0,417	37
ZRF1279	-0,4202	8
ZRZ0561	-0,4326	5
ZRG7409	-0,4383	40
ZRE7801	-0,4468	5
ZRS3215	-0,4566	25
ZRS3292	-0,4829	24
ZRAD0108	-0,4865	6
ZRC5219	-0,4872	12
ZRO2740	-0,5409	105
ZRS8770	-0,5479	34
ZRAL0715	-0,5504	5
ZRL5493	-0,5517	60
ZRI6115	-0,5522	79
ZRV1386	-0,5563	8
ZRV1364	-0,5564	41
ZRB2317	-0,5608	32

ZRO4122	-0,5645	35
1255	-0,5769	5
ZRS4237	-0,5844	10
ZRD9154	-0,5918	156
ZRN3560	-0,6167	13
ZRO4180	-0,6299	25
ZRM3597	-0,639	7
ZRAL0744	-0,6495	5
ZRN6712	-0,6552	90
ZRD9100	-0,6648	74
ZRS3218	-0,6722	22
ZRF0568	-0,6723	7
ZRG7418	-0,6751	210
ZRO9083	-0,6832	5
ZRO2742	-0,695	5
ZRAL3994	-0,7	19
ZRB5173	-0,71	20
ZRN3544	-0,729	19
ZRO2731	-0,7551	37
ZRP3622	-0,7608	14
ZRO2723	-0,8036	62
ZRV1356	-0,808	13
ZRB0866	-0,823	13
ZRU0439	-0,8444	23
ZRS8777	-0,8465	25
ZRP0241	-0,8489	16
ZRI6124	-0,8532	18
ZRD3074	-0,8563	22
ZRN1985	-0,8667	53
ZRO2748	-0,8726	19
ZRS4277	-0,8734	45
ZRS4220	-0,8917	61
ZRO9090	-0,8983	17
ZRF5277	-0,9048	48
ZRO2747	-0,9109	39
ZRU2388	-0,9514	6
ZRI6104	-0,9685	53
ZRAB7705	-0,9882	6
ZRS4244	-1,0024	83
ZRS3247	-1,0162	57
ZRN3566	-1,018	64
ZRV7992	-1,0305	7
ZRG6379	-1,0415	16
ZRG3207	-1,0547	6
ZRS3275	-1,0612	23
ZRAI4627	-1,0639	5

ZRJ7765	-1,0836	41
ZRO9199	-1,0955	18
ZRG4402	-1,0962	18
ZRI9935	-1,1246	10
ZRL5037	-1,1318	43
ZRE3096	-1,1436	118
ZRS4207	-1,1512	20
ZRO2751	-1,1584	28
ZRO4151	-1,1852	17
ZRV1348	-1,2086	7
ZRS3282	-1,2148	88
ZRE7910	-1,217	6
ZRG7749	-1,2231	12
1281	-1,2274	7
ZRO4121	-1,2282	70
ZRN3937	-1,2324	14
ZRT9920	-1,2343	29
ZRP0628	-1,2351	18
ZRF1424	-1,2387	30
2273	-1,3059	11
ZRS3299	-1,3107	29
ZRO2734	-1,3279	19
ZRG7407	-1,3416	20
ZRS3266	-1,3511	73
ZRS4254	-1,3595	41
ZRS3171	-1,379	42
ZRS4275	-1,3965	103
ZRS4296	-1,4141	6
ZRS3164	-1,4333	77
ZRV6329	-1,4437	6
ZRS4281	-1,4483	9
ZRO2752	-1,4684	68
ZRS3285	-1,4754	37
ZRP9564	-1,477	10
1307	-1,4851	9
ZRS3249	-1,5091	10
ZRR6479	-1,5159	13
ZRAI4657	-1,5214	26
ZRN3989	-1,5328	46
ZRJ9183	-1,5338	35
ZRO4137	-1,5391	135
ZRG4159	-1,5457	123
ZRF1419	-1,5601	19
ZRS4216	-1,5705	6
ZRO4197	-1,5794	5
ZRG6377	-1,5875	39

ZRL7259	-1,593	30
ZRI1397	-1,6183	9
ZRO9098	-1,655	43
ZRAP1674	-1,6556	12
ZRD9103	-1,6784	27
ZRS3290	-1,6906	47
ZRX6945	-1,6962	10
ZRS4319	-1,7305	45
ZRO4182	-1,7396	38
ZRG4192	-1,7586	87
ZRE2519	-1,7591	16
ZRF1840	-1,7883	5
ZRN4913	-1,7887	24
ZRR6614	-1,8056	20
ZRO7689	-1,8065	57
0652	-1,8086	16
ZRG4164	-1,8235	33
ZRS3598	-1,8274	5
ZRAC6776	-1,8278	8
ZRS4323	-1,8549	14
ZRD9036	-1,8574	12
ZRO2741	-1,8633	139
ZRG4197	-1,8671	22
ZRP0234	-1,8753	7
ZRD9077	-1,9131	69
ZRL8355	-1,917	17
ZRO2716	-1,9177	30
ZRG7766	-1,9209	38
ZRS4320	-1,9261	7
ZRS3202	-1,9323	38
ZRS4225	-1,9472	5
ZRP1485	-1,9546	15
ZRAC3834	-1,9727	5
ZRV7730	-2,0089	7
ZRV9728	-2,0187	7
ZRN0634	-2,0233	15
ZRE0548	-2,0321	37
ZRAC3827	-2,0377	21
ZRG3209	-2,0529	10
ZRS4312	-2,0595	26
ZRL8340	-2,0628	28
ZRAC5924	-2,0651	6
ZRI7305	-2,0731	22
ZRF2520	-2,0733	17
ZRO4133	-2,0801	74
ZRO9099	-2,1001	18

ZRS3178	-2,1052	21
ZRAB7757	-2,1681	19
ZRG6378	-2,1701	27
ZRZ0477	-2,1944	24
ZRS4249	-2,2076	32
ZRL8362	-2,2125	17
ZRS4666	-2,2128	11
ZRI6109	-2,2202	7
ZRF1841	-2,2348	141
ZRF6793	-2,2423	49
ZRS4250	-2,2557	6
ZRN9490	-2,2679	12
ZRD6454	-2,2801	20
ZRG7412	-2,2909	184
ZRS3234	-2,295	39
ZRI6162	-2,3122	39
0650	-2,317	5
ZRG4115	-2,3224	125
ZRF3628	-2,357	26
ZRS4246	-2,3725	48
ZRS3254	-2,3767	49
ZRF5696	-2,4021	11
ZRO4140	-2,4108	9
ZRAJ4612	-2,4246	8
ZRO4169	-2,4362	28
ZRF2526	-2,4496	42
ZRG6450	-2,462	23
ZRZ6246	-2,5026	6
ZRC7975	-2,5053	10
ZRC5208	-2,519	29
ZRO4108	-2,52	39
ZRG5391	-2,5464	26
ZRE7933	-2,5583	22
ZRE2864	-2,5682	31
ZRS4236	-2,5722	35
ZRS4290	-2,588	7
ZRAB7743	-2,5924	18
ZRS3263	-2,6036	7
ZRS4663	-2,6257	51
ZRP0666	-2,633	25
ZRG3218	-2,639	24
ZRN2598	-2,6703	14
ZRB5835	-2,6708	15
ZRJ4996	-2,6717	33
ZRF1849	-2,6722	8
ZRF1283	-2,6802	32

ZRO4117	-2,6852	9
ZRU0399	-2,6984	5
ZRS3267	-2,7094	6
ZRF1385	-2,7185	7
ZRU5848	-2,7326	57
ZRF9475	-2,735	18
ZRS3233	-2,7363	38
ZRF2512	-2,7905	12
ZRG7432	-2,7951	11
ZRX8795	-2,8414	19
ZRZ7788	-2,8507	22
ZRO4176	-2,8514	8
ZRS3294	-2,8637	30
ZRS8776	-2,884	5
ZRS4217	-2,9004	8
ZRO8511	-2,9076	10
3273	-2,9164	16
ZRJ4987	-2,9312	63
ZRB0958	-2,9454	49
ZRO4134	-2,9539	7
ZRZ2042	-2,9618	7
ZRF1234	-3,0473	30
ZRN3907	-3,0843	6
ZRG4141	-3,0964	35
ZRI6120	-3,1479	55
ZRO2750	-3,1606	141
ZRI6150	-3,1658	15
ZRAJ0510	-3,1691	5
ZRC7954	-3,1791	61
ZRT9942	-3,1898	5
8986	-3,192	36
ZRE4692	-3,2009	11
ZRS3190	-3,2125	14
ZRC7685	-3,2188	12
ZRO4132	-3,2364	7
ZRG7417	-3,2378	16
ZRAL0770	-3,2464	5
ZRS6181	-3,2677	16
ZRS4259	-3,2732	23
ZRC5556	-3,3056	21
ZRN3561	-3,3057	15
ZRN3596	-3,3276	18
ZRO2719	-3,3919	36
ZRL5958	-3,4072	33
ZRO4188	-3,4592	44
ZRX6353	-3,4759	6

ZRG3211	-3,5169	53
ZRP9548	-3,5227	50
ZRO4138	-3,5464	23
ZRF1275	-3,5641	6
ZRS3228	-3,6186	6
ZRJ9009	-3,6199	8
ZRAC8492	-3,6357	5
ZRO2730	-3,6512	15
7719	-3,6728	84
ZRV9717	-3,6787	17
ZRO8403	-3,6878	6
ZRZ6243	-3,7181	7
ZRI6126	-3,7256	79
ZRB2878	-3,7386	38
0461	-3,748	6
9266	-3,7513	7
ZRAC8465	-3,7905	12
ZRO2717	-3,7976	5
ZRS3152	-3,8274	8
ZRT5817	-3,8392	8
ZRO1964	-3,8448	16
ZRS4257	-3,8745	13
ZRF3610	-3,9047	7
ZRN3571	-3,93	22
ZRAB7741	-3,9307	10
ZRF0650	-3,9477	15
ZRF9468	-3,9491	7
ZRT9941	-3,9847	6
ZRAI4618	-3,985	7
ZRS3212	-4,0119	19
ZRF5977	-4,0309	13
0213	-4,0684	6
ZRS4253	-4,0793	6
ZRN4915	-4,1441	11
ZRD6434	-4,1579	9
ZRL5454	-4,1699	23
0277	-4,1974	18
ZRO9100	-4,2088	73
ZRAA5411	-4,2188	7
ZRO9088	-4,2282	45
ZRO4152	-4,2826	5
ZRL5046	-4,297	14
ZRF5976	-4,3008	99
ZRZ2191	-4,3491	18
ZRJ5000	-4,4028	14
ZRF5695	-4,4726	9

ZRD9031	-4,5184	55
ZRS4297	-4,6001	103
ZRN1488	-4,6109	5
ZRG4176	-4,6423	81
ZRO9195	-4,7236	29
ZRS4306	-4,8544	24
ZRF1900	-4,874	26
ZRS3208	-4,9101	30
ZRE5935	-4,9994	48
ZRS3240	-5,1175	9
ZRP0361	-5,1411	40
ZRJ8277	-5,2076	7
1132	-5,2808	6
ZRV7993	-5,3892	10
ZRO4124	-5,3918	45
ZRAI7166	-5,4068	33
ZRV1371	-5,5355	6
ZRG6731	-5,5471	47
ZRN3576	-5,5835	8
ZRD3073	-5,651	36
ZRF1860	-5,778	14
ZRS4268	-5,8265	32
ZRG7413	-5,8333	20
ZRO4111	-5,8465	28
ZRD9129	-5,8759	34
ZRX6941	-5,9559	44
ZRS3211	-5,9641	15
6955	-6,0166	15
ZRG3203	-6,0259	27
ZRS3225	-6,0436	6
ZRS3268	-6,0923	48
ZRL0303	-6,1399	13
ZRO2743	-6,2192	18
0779	-6,233	34
ZRF1847	-6,406	14
ZRS7339	-6,8941	11
ZRU5868	-6,9937	6
ZRG7408	-7,0178	101
ZRL8337	-7,1327	15
ZRF0563	-7,6637	58
ZRL5039	-7,6778	19
ZRT9944	-7,9559	11
0386	-8,4848	11
ZRE6292	-8,8912	25
ZRU5819	-9,413	5
ZRF1879	-9,7118	42

ZRO2745	-10,0991	10
0621	-11,7476	5
