

PERSPECTIVAS DA AVALIAÇÃO GENÉTICA MULTIRRACIAL EM BOVINOS NO BRASIL*

MAURICIO A. ELZO¹ E ARCADIO DE LOS REYES BORJAS²

1. Department of Animal Sciences, University of Florida, Gainesville 32611-0910, USA. elzo@animal.ufl.edu
2. Departamento de Produção Animal, Universidade Federal de Goiás, CEP 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. adreyesb@vet.ufg.br

RESUMO

A disponibilidade de grandes bases de dados em associações de diferentes raças e cruzamentos de bovinos, e a demanda crescente dos produtores por avaliações genéticas dos animais de raças puras e cruzados têm renovado o interesse na implementação de procedimentos de avaliação genética multirracial. Na maioria das associações de criadores dos Estados Unidos está sendo aplicada a avaliação genética de animais puros e cruzados. O Brasil, com sua enorme população bovina (167 milhões), composta amplamente por Zebu e seus cruzamentos (80%), e muitas grandes e bem estruturadas empresas (várias com dez mil animais ou mais), é provável que possua um expressivo número de bases de dados apropriadas para ser analisado por meio de procedimentos de avaliação genética multirracial. Comumente, no entanto, neste país são usados procedimentos de avaliação genética intra-racial independentemente da composição genética das populações bovinas. Os procedimentos intra-raciais ignoram os efeitos

genéticos não-aditivos entre raças, e assumem que os parâmetros genéticos são os mesmos em todos os grupos raciais. Os procedimentos de avaliação genética multirracial incluem ambos os aspectos, assim, eles são preferíveis aos intra-raciais para avaliar geneticamente populações compostas por animais puros e cruzados. Os procedimentos de avaliação genética multirracial produzem predições genéticas aditivas mais acuradas, permitem a comparação direta de animais de diferente composição racial e viabilizam o melhoramento genético aditivo e não-aditivo em populações multirraciais. No entanto, esses procedimentos são computacionalmente mais complexos, requerem maior número de parâmetros genéticos e apresentam problemas de confundimento e multicolinearidade. Neste artigo, caracterizam-se as populações multirraciais, discutem-se modelos de avaliação genética, procedimentos e tarefas para sua implementação, e, quando relevante, apresentam-se comentários gerais sobre a situação multirracial no Brasil.

PALAVRAS-CHAVE: Bovinos, cruzamento, avaliação genética, multirracial, predição.

SUMMARY

PERSPECTIVES FOR MULTIBREED GENETIC EVALUATION OF CATTLE IN BRAZIL

Availability of large numbers of records from purebred and crossbred animals in cattle organizations, and increased demand from producers to have genetic predictions for both purebred and crossbred animals has renewed interest in the implementation of multibreed genetic evaluation procedures. Multibreed genetic evaluation procedures are currently used for the genetic evaluation of purebred and crossbred animals in most US breed associations. Brazil with its enormous cattle population (167

million), composed largely of Zebu and Zebu crossbreds (80%), and many well-organized large size cattle operations (many with 10,000 cattle or more) is likely to have a substantial number of datasets amenable to be analyzed using multibreed genetic evaluation procedures. Currently, however, only intrabreed genetic evaluation procedures are used in Brazil regardless of the breed composition of cattle populations. Intrabreed procedures ignore interbreed nonadditive genetic effects, and assume that genetic

parameters are the same in all breed groups. Multibreed genetic evaluation procedures account for both aspects, thus they should be preferred to intrabreed procedures to genetically evaluate populations composed of purebred and crossbred animals. Multibreed genetic evaluation procedures yield more accurate additive genetic predictions, permit direct comparison of animals of different breed composition, and allow additive and nonadditive genetic

improvement in multibreed populations. However, they are more complex computationally, require larger number of genetic parameters, and have problems of confounding and multicollinearity. Here, multibreed populations are characterized, genetic evaluation models, procedures, and implementation issues are discussed, and general comments relative to the Brazilian multibreed situation are made when relevant.

KEY WORDS: Cattle, crossbreeding, genetic evaluation, multibreed, prediction.

INTRODUÇÃO

A avaliação genética de populações grandes e não-balanceadas de bovinos tem amadurecido substancialmente nos últimos vinte anos. Provavelmente a maior parte das avaliações genéticas em larga escala de populações bovinas de corte e leite, em todo o mundo, utiliza alguma variante de metodologia de predição linear e(ou) não-linear dentro de raça mediante programas próprios ou com aplicativos tais como MTDFREML (BOLDMAN et al., 1995) e ASREML (GILMOUR et al., 2000).

Como o seu nome indica, as metodologias intra-raciais assumem que todos os animais da população pertencem a uma única raça. Contudo, possivelmente a maioria das populações bovinas tem sido e continua a ser produzida por cruzamentos, por absorção a uma das raças parentais ou para a produção de um genótipo composto com frações de várias raças. Em ambos os casos, e particularmente se as populações são mantidas abertas (animais cruzados são constantemente produzidos a partir das populações parentais), resultará um grande número de animais cruzados.

Os animais cruzados servem como ligações entre as populações parentais de raças puras, gerando, assim, uma população multirracial simples, composta de animais puros e cruzados. Dois aspectos complicam a análise genética de populações multirraciais. Os efeitos genéticos não-aditivos entre raças podem ser importantes para algumas características em algumas combinações de raças, e a heterogeneidade de variâncias e covariâncias pode existir entre grupos raciais (puros e cruzados).

Dessa maneira, os dados de populações multirraciais devem ser analisados usando-se proce-

dimentos multirraciais, em que se levam em conta os efeitos genéticos aditivos e não-aditivos, bem como a heterogeneidade de variâncias e covariâncias diante de grupos de raças puras e cruzados. Em contraste, se são usados procedimentos intra-raciais para analisar dados multirraciais, estes não explicam os efeitos genéticos não-aditivos, assumindo que todas as características apresentam as mesmas variâncias e covariâncias por meio de todos os grupos raciais (raças puras e cruzados).

O Brasil possui uma população de 167 milhões de bovinos, 79,5% de corte (ANUALPEC, 2004), e 80% está composta de raças zebu ou cruzamentos de zebu (JOSAHKIAN, 2000). Em consequência, existe um grande número de subpopulações de vários tamanhos, com composição racial *Bos indicus* × *Bos indicus* e *Bos indicus* × *Bos Taurus*, as quais se enquadram na descrição de população multirracial. Atualmente todos os procedimentos nas principais avaliações genéticas no Brasil são dentro de raça, mesmo que muitas das populações avaliadas sejam multirraciais, ou animais (particularmente touros) dessas populações sejam usados para cruzamentos.

Assim, parece relevante discutir a possibilidade de empreender esforços em tarefas de pesquisa e desenvolvimento sobre procedimentos de avaliação genética multirracial. A discussão cobrirá os tópicos seguintes: 1) caracterização de populações multirraciais; 2) grandes populações comerciais multirraciais; 3) modelo básico de avaliação genética multirracial; 4) aplicação de modelos de avaliação genética multirracial; 5) diferenças esperadas na progênie multirraciais; 6) fatores de implementação e 7) considerações finais.

CARACTERIZAÇÃO DE POPULAÇÕES MULTIRRACIAIS

Populações multirraciais são aquelas compostas pela reprodução cruzada de animais de raças puras e seus cruzamentos. Nas populações multirraciais, pais e mães podem ser de qualquer composição racial. Segundo o esquema de acasalamentos, as populações multirraciais podem ser classificadas como completas ou incompletas.

As populações multirraciais completas apresentam um esquema total de acasalamento dialélico, isto é, os grupos de pais e mães são os mesmos e os pais são acasalados com mães de qualquer grupo racial. Sistemas como esse é mais provável que existam em experimentos simples com duas raças ou em ensaios de campo. Se forem envolvidas mais raças, seria altamente improvável que todas as subclasses aparecessem representadas em números expressivos, e muitas delas poderiam não ser criadas jamais.

Um exemplo de população multirracial completa é o rebanho multirracial Angus-Brahman da Universidade da Florida. A Tabela 1 mostra o número de touros acasalados aos grupos raciais de vacas neste experimento entre 1989 e 2004. Esse rebanho foi desenvolvido para estudar a variabilidade de características economicamente importantes no

contexto multirracial e para dar subsídio à validação de procedimentos de avaliação genética multirracial.

A população multirracial chilena Holandesa-outras raças é um exemplo de população multirracial comercial completa, em que Holandesa envolve *Holstein* Canadense e dos Estados Unidos, e outras raças inclui germoplasma *Friesian* de vários países europeus e Nova Zelândia (ELZO et al., 2004). A estratégia de acasalamentos na população chilena durante o período deste estudo parece ter sido de absorção incompleta à raça Holandesa (Tabela 2).

Em populações multirraciais incompletas os touros e/ou as vacas não estão representados em alguns dos grupos raciais, e os touros podem ou não ser acasalados com vacas de todos os grupos raciais. Provavelmente grande parte das populações multirraciais experimentais e comerciais no mundo todo enquadra-se na definição de multirraciais incompletas. Muitos dos rebanhos experimentais têm sido delineados para comparar apenas um pequeno subconjunto de todas as possíveis combinações de grupos raciais. De forma similar, a maior parte dos delineamentos comerciais tem sido desenvolvida para absorver uma raça determinada ou para produzir animais de alguma composição racial predeterminada (ex.: 5/8 raça A e 3/8 raça B). Em ambas as situações, resultam esquemas de acasalamentos multirraciais incompletos.

TABELA 1. Número de touros utilizados segundo combinações grupo-racial-do-touro x grupo-racial-da-vaca no rebanho multirracial Angus-Brahman da Universidade da Florida entre 1989 e 2004.

Grupo racial da vaca	Grupo racial do touro ¹					
	Angus	¾ A ¼ B	½ A ½ B	¼ A ¾ B	Brahman	Brangus
Angus	35	12	17	20	30	33
¾ A ¼ B	25	16	19	18	32	28
½ A ½ B	33	15	20	20	36	33
¼ A ¾ B	23	13	16	16	30	22
Brahman	23	11	15	18	49	23
Brangus	23	9	18	18	27	36

¹A = Angus, B = Brahman.

TABELA 2. Número de touros utilizados segundo combinações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca no rebanho multirracial chileno Holandesa-outras raças entre 1990 e 2000.

Grupo racial da vaca	Grupo racial do touro ¹				
	Holandesa	$\frac{3}{4}$ H $\frac{1}{4}$ O	$\frac{1}{2}$ H $\frac{1}{2}$ O	$\frac{1}{4}$ H $\frac{3}{4}$ O	Outras raças
Holandesa	182	10	19	2	50
$\frac{3}{4}$ H $\frac{1}{4}$ O	387	30	49	8	119
$\frac{1}{2}$ H $\frac{1}{2}$ O	513	37	87	15	215
$\frac{1}{4}$ H $\frac{3}{4}$ O	431	36	91	13	212
Outras raças	509	45	108	20	329

¹H = Holandesa; O = outras raças.

O rebanho multirracial Sanmartinero-Brahman, em La Libertad, na Colômbia, constitui um bom exemplo de rebanho experimental multirracial incompleto (Tabela 3). O rebanho Sanmartinero-Brahman foi originalmente delineado para comparar grupos raciais de bovinos.

TABELA 3. Número de touros utilizados segundo combinações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca no rebanho multirracial Sanmartinero-Brahman, em La Libertad, Colômbia, entre 1971 e 1996.

Grupo racial da vaca	Grupo racial do touro ¹		
	Sanmartinero	$\frac{1}{2}$ S $\frac{1}{2}$ B	Brahman
Sanmartinero	88	0	14
$\frac{1}{2}$ S $\frac{1}{2}$ B	14	10	18
$\frac{3}{4}$ S $\frac{1}{4}$ B	14	0	0
Brahman	41	1	22

¹S = Sanmartinero; B = Brahman.

Se uma ampla maioria dos touros usados numa população em processo de absorção pertence à raça sendo introduzida, então resultará uma população multirracial incompleta extremamente desbalanceada. Tal foi o caso da população multirracial Holandesa-outras raças na Tailândia (KOONAWOOTRITTRIRON et al., 2002),

gerenciada pela Dairy Farming Promotion Organization (DPO), onde a maior parte dos touros usados entre 1991 e 2000 foi da raça Holandesa (Tabela 4). Outras raças incluiu *Bos indicus* nativo, Brahman, Red Sindhi, Sahiwal, Jersey e Red Dane.

TABELA 4. Número de touros utilizados segundo combinações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca na população multirracial DPO Holandesa-outras raças, Tailândia, entre 1991 e 2000.

Grupo racial da vaca	Grupo racial do touro	
	Holandesa	H \times outras raças ¹
(0,8-1,0)H (0,2-0,0)O	89	6
(0,6-0,8)H (0,4-0,2)O	103	6
(0,4-0,6)H (0,6-0,4)O	76	5
(0,2-0,4)H (0,8-0,6)O	17	2
(0,0-0,2)H (1,0-0,8)O	14	1

1. H = Holandesa, O = Outras raças = Nativa, Brahman, Red Sindhi, Sahiwal, Jersey, Red Dane.

GRANDES POPULAÇÕES MULTIRRACIAIS COMERCIAIS

Populações multirraciais de gado de corte de maior tamanho que as mencionadas anteriormente

existem nos Estados Unidos e no Brasil. Nos Estados Unidos, essas populações multirraciais foram geradas como subprodutos dos processos de absorção utilizados para criar populações de bovinos Britânicos e Continentais (Europeus não-Britânicos), ou pelo uso de múltiplos acasalamentos alternativos para formar raças *Bos Taurus x Bos indicus* (ex., Simbrah, Brangus).

No Brasil, processos similares de absorção e o uso do cruzamento para formar novas raças têm contribuído para a geração de diversas populações multirraciais de vários tamanhos e composição racial (ex.: Nelore, Angus Preto e Vermelho, Braford, Brangus; FAZENDAS PAQUETÁ LIMITADA, 2004). A principal diferença entre os dois países é a substancialmente maior proporção de germoplasma *Bos indicus* nas populações multirraciais bovinas do Brasil.

Nos Estados Unidos os dados de animais compostos de várias raças podem ser enviados para várias associações, o que tem gerado bases de dados nacionais com expressiva quantidade de informação multirracial. A posse e estrutura dessas bases nacionais de dados permitem a consideração de várias estratégias alternativas de avaliação genética multirracial (ELZO, 1995, 2000). A alternativa mais simples e restritiva seria que as associações que possuem tais bases efetuaram avaliações genéticas multirraciais intra-associação.

Uma alternativa melhor seria que algumas associações realizassem avaliações genéticas multirraciais conjuntamente. Um acordo dessa natureza foi conseguido, no início da década de 1990, entre as associações Simmental-Simbrah dos Estados Unidos e Simmental do Canadá. Como resultado, a primeira avaliação genética multirracial nos Estados Unidos foi desenvolvida por pesquisadores da Universidade de Cornell (KLEI & QUAAS, 1995; KLEI et al., 1996), e foi publicada em 1997 (POLLAK & QUAAS, 1998; QUAAS & POLLAK, 1999). Em 2004, pesquisadores da Universidade da Geórgia implementaram um sistema multirracial similar ao desenvolvido na Universidade de Cornell.

A Universidade do Estado de Colorado usa modelos que incluem efeitos (fixos) de grupo racial e heterose. A Universidade do Estado de Iowa utiliza

procedimentos de avaliação genética intra-racial. A melhor alternativa seria que todas as associações de raça nos Estados Unidos concordassem em conduzir uma única avaliação genética multirracial conjunta que incorporasse dados de todas as fontes. Isso permitiria comparações entre touros de raças puras e cruzados acasalados com fêmeas de qualquer composição racial.

No Brasil, o tamanho de muitas explorações bovinas, tanto de raças puras como de cruzamentos, é muito grande. Explorações bovinas envolvendo dez mil vacas ou mais não são pouco frequentes (ex.: FAZENDAS PAQUETÁ LIMITADA, 2004; GAP GENÉTICA AGROPECUÁRIA LIMITADA, 2004). Grupos dessas explorações têm formado alianças para melhorar a comercialização de seus produtos. Muitas delas têm acordos com pesquisadores de organizações privadas e semiprivadas para conduzir avaliações genéticas (EMBRAPA, 2004; GENSYS, 2004; ANC HERD-BOOK COLLARES, 2004).

As associações de criadores do Brasil (ABCZ, 2004; ANCP, 2004) desempenham um importante papel nas avaliações genéticas nacionais para várias raças (ex.: Brahman, Gir, Guzerá, Indubrasil, Nelore, Tabapuã).

Com base na estrutura organizacional atual da indústria bovina no Brasil, poderiam ser considerados os seguintes níveis para avaliações genéticas multirraciais: 1) avaliações genéticas locais dentro de grandes explorações multirraciais individuais; 2) avaliações genéticas locais ou nacionais dentro de alianças (grupos de explorações de raças puras e multirraciais); 3) avaliações genéticas nacionais dentro de associações; 4) avaliações genéticas nacionais dentro de grupos de associações e/ou grupos de alianças; 5) avaliação genética nacional completa usando todos os dados de raças puras e cruzamentos do Brasil.

Poder-se-ia tentar um programa em duas fases de pesquisa e desenvolvimento sobre avaliações genéticas multirraciais. Primeiro, desenvolver avaliações genéticas multirraciais dentro dos níveis organizacionais existentes 1, 2, e 3, e, se bem-sucedidas, então considerar a sua implementação nos níveis 4 e 5. Prévio à efetivação de qualquer processo de avaliação genética multirracial entre organizações,

seria necessário concertar um acordo global sobre aspetos organizacionais, técnicos e mercadológicos. Seria necessária uma cooperação de longo prazo entre as instituições participantes. Poderia ser também vantajosa a criação de uma organização global com representação de todas as partes interessadas, para estabelecer normas e facilitar o desenvolvimento de avaliações genéticas nacionais uniformes, de maneira similar ao que faz a Beef Improvement Federation nos Estados Unidos (BIF, 2004).

MODELO BÁSICO DE AVALIAÇÃO GENÉTICA MULTIRRACIAL

Os modelos de avaliação genética multirracial são simplesmente extensões dos modelos genéticos intra-raciais que levam em conta os efeitos genéticos aditivos e não-aditivos dentro e entre raças. Nos modelos multirraciais, os efeitos genéticos aditivos são resultantes da combinação dos efeitos genéticos aditivos dentro e entre raças. O termo efeitos

genéticos aditivos entre raças refere-se a efeitos de segregação (WRIGHT, 1968; LANDE, 1981; LO et al., 1993), e eles existem somente quando os progenitores são indivíduos cruzados.

Por simplicidade computacional, os efeitos genéticos não-aditivos dentro e entre raças aqui se referem a efeitos de regressão em virtude de interações intraloco dentro e entre raças dentro de subclasses grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca para efeitos (fixos) genéticos não-aditivos de grupo (heterose), e dentro de subclasses touro \times grupo-racial-da-vaca para efeitos genéticos não-aditivos aleatórios (heterose aleatória).

Podem-se definir modelos de regressão não-aditiva mais complexos (ELZO, 1990b), no entanto, o confundimento e/ou a multicolinearidade podem determinar o fracasso computacional.

A estrutura básica dos modelos multirraciais será ilustrada com o modelo pai-avô materno usado

para avaliar a população multirracial Holandesa-outras raças no Chile (ELZO et al., 2004). Assim,

$$y = Xb + Z_{ga}g_a + Z_{gn}g_n + Z_{gmgd}g_{mgd} + Z_a s_a + Z_n s_n + v$$

$$\begin{bmatrix} y \\ s_a \\ s_n \\ v \end{bmatrix} \sim MVN \left\{ \begin{bmatrix} Xb + Z_{ga}g_a + Z_{gn}g_n + Z_{gmgd}g_{mgd} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} Z_a G_a Z_a' + Z_n G_n Z_n' + R & Z_a G_a & Z_n G_n & R \\ & G_a Z_a' & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ & G_n Z_n' & \mathbf{0} & G_n & \mathbf{0} \\ & R & \mathbf{0} & \mathbf{0} & R \end{bmatrix} \right\}$$

em que, usando-se a notação H = Holandesa, e O = outras raças,

y = vetor dos registros da vaca para produções de leite, gordura e proteína ordenada por característica dentro de vacas;

b = vetor das subclasses rebanho-ano-época;

g_a = vetor dos efeitos genéticos aditivos diretos dos grupos pai-avô materno intra-raça H;

g_n = vetor dos efeitos genéticos não-aditivos diretos dos grupos do pai H/O;

g_{mgd} = vetor dos efeitos genéticos aditivos diretos dos grupos da avó materna intra-raça H;

s_a = vetor dos efeitos genéticos aditivos diretos de pai e avô materno;

s_n = vetor dos efeitos genéticos não-aditivos entre raças intraloco do pai H/O;

v = vetor dos efeitos residuais;

X = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de b (uns e zeros);

Z_{ga} = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de g_a por meio da fração esperada dos alelos de H no pai e avô materno da vaca ($p_{Hs} + 0,5p_{Hm}$), em que p = probabilidade, e os subscritos s = pai, e m = avô materno;

Z_{gn} = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de g_n por meio da probabilidade de alelos intraloco H e O na vaca ($p_{Hs} p_{Od} + p_{Os} p_{Hd}$), em que o subscrito d = mãe;

Z_{gmgd} = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de g_{mgd} por meio da fração esperada de alelos H na avó materna;

Z_a = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de s_a mediante o pai (1) e avô materno (0,5);
 Z_n = matriz que relaciona os registros da vaca aos elementos de s_n mediante a probabilidade de alelos intraloco H e O na vaca ($p_{Hs} p_{Od} + p_{Os} p_{Hd}$);
 MVN = normal multivariada;
 G_a = matriz de (co)variâncias genéticas aditivas multirraciais dos elementos de s_a ;
 G_n = matriz de (co)variâncias genéticas não-aditivas dos elementos de s_n , e
 R = matriz bloco-diagonal de (co)variâncias multirraciais residuais dos elementos de v.

As variâncias e covariâncias genéticas aditivas multirraciais explicam a variação genética dentro e entre raças que existe entre pais e avôs maternos. Essas (co)variâncias são estimadas como combinações lineares dos componentes base de variâncias genéticas aditivas dentro e entre raças, em que “base” refere-se às populações paternas: Holandesa e outras raças.

As variâncias e covariâncias genéticas não-aditivas explicam as variações resultantes das interações intraloco dentro e entre raças dentro de subclasses touro \times grupo-raacial-da-vaca. As variâncias e covariâncias multirraciais residuais incluem toda a variabilidade multirracial aditiva, não-aditiva, e ambiental não explicada pelo modelo. As variâncias e covariâncias multirraciais residuais são modeladas de modo similar às variâncias e covariâncias multirraciais genéticas aditivas. Para uma descrição completa do modelo básico na situação de bovinos de corte, com efeitos genéticos direto e maternal, (ELZO & WAKEMAN, 1998).

As estratégias computacionais necessárias para construir as equações do modelo misto multirraciais são mais complexas do que aquelas para os modelos intra-raciais. No entanto, a estratégia geral é a mesma: estimativas das várias contribuições individuais do animal aos vários efeitos no modelo. A diferença principal é a heterogeneidade de variâncias e covariâncias genéticas e ambientais. As matrizes inversas multirraciais de (co)variâncias aditivas e não-aditivas são estimadas por meio de algoritmos simples (ELZO, 1990a,b). A inversa da matriz residual é obtida pela inversão dos blocos individuais.

As variâncias e covariâncias genéticas aditivas e não-aditivas, e ambientais são estimadas

usando-se procedimentos multirraciais de máxima verossimilhança restrita que utilizam o algoritmo *expectation-maximization* generalizado (MREML-EM; ELZO, 1994, 1996). Para informações adicionais sobre modelos multirraciais e estimativas de variâncias e covariâncias multirraciais, ver ELZO & FAMULA (1985), ELZO & BRADFORD (1985), ARNOLD et al. (1992), CANTET & FERNANDO (1995), ELZO & WAKEMAN (1998), ELZO et al. (1998a, b, 2001, 2004), BIRCHMEIER et al. (2002), e KOONAWOOTRITTRIRON et al. (2002). Um maior desenvolvimento teórico dos modelos multirraciais pode ser encontrado em LO et al. (1993, 1995). Para uma perspectiva Bayesiana sobre modelos multirraciais, conferir JARA et al. (2001a, b), e CARDOSO & TEMPELMAN (2004).

APLICAÇÃO DE MODELOS DE AVALIAÇÃO GENÉTICA MULTIRRACIAL

A forma que podem tomar os modelos de avaliação genética multirracial depende da população multirracial a ser analisada. Em grandes populações multirraciais de gado de corte compostas de dois a quatro raças parentais e seus cruzamentos, poderia ser factível predizer efeitos genéticos aditivos e não-aditivos dentro e entre raças, se há suficiente número de touros acasalados mediante os grupos raciais de vacas e se os grupos contemporâneos multirraciais estão conectados apropriadamente. Acima de quatro raças, provavelmente foram necessários pressupostos mais elaborados.

As estratégias de agrupamento precisam ser modificadas de acordo com a representatividade de raças particulares na população multirracial. Se a população multirracial inclui grande número de raças, então os grupos genéticos poderiam ser criados com os animais das raças de origem similar (ex.: Africanas, Britânicas, Continentais, Zebu). Se uma das raças está presente em todos os animais e todas as outras raças têm pequena representatividade, então poderiam ser definidos dois grupos (ex.: Holandesa e outras raças).

A heterogeneidade de variâncias genética aditiva, genética não-aditiva e ambiental será fácil de estimar em populações multirraciais razoavelmente

bem balanceadas, mas provavelmente será impossível estimá-la em populações multirraciais altamente não-balanceadas, em que os touros estão pobremente representados mediante grupos raciais de vacas. Em casos extremos, por simplicidade ou por razões computacionais, poderia ser incluído no modelo multirracial um conjunto simples de variâncias e covariâncias genéticas aditivas e apenas efeitos fixos de grupos genéticos não-aditivos.

O modelo nacional multirracial da Universidade de Cornell é um bom exemplo do que pode ser realizado e dos compromissos que se devem assumir em populações multirraciais grandes. Os dados de Simmental, Simbrah e Simmental do Canadá contribuem para essa avaliação genética multirracial. O sistema de Cornell: 1) define quatro grupos genéticos (Britânico, Continental, Zebu e outras raças); 2) usa uma aproximação Bayesiana para a heterose e os efeitos genéticos de grupos para evitar mudanças drásticas das estimativas desses efeitos no decorrer dos anos; e 3) utiliza uma matriz simples de variâncias-covariâncias para todos os animais, puros e cruzados (QUAAS & POLLAK, 1999).

O sistema de Cornell faz parte atualmente dos procedimentos da Beef Improvement Federation (BIF, 2004) para a avaliação nacional de bovinos nos Estados Unidos (BIF, 2004). O sistema multirracial desenvolvido pela Universidade da Geórgia em 2004 segue a estratégia usada pela Universidade de Cornell. A versão de avaliação multirracial da Universidade do estado de Colorado inclui os efeitos fixos de grupo racial e heterose. Já que essas três universidades são responsáveis pela avaliação genética da maioria das raças de corte nos Estados Unidos, poder-se-ia dizer que os procedimentos de avaliação genética multirraciais têm-se transformado na escolha para a avaliação genética do gado de corte.

Dado que 80% dos bovinos no Brasil têm alguma influência Zebu, e que uma grande proporção das explorações bovinas multirraciais tem composição Zebu \times Britânico e/ou Zebu \times Continental, poder-se-iam esperar valores expressivos dos efeitos de interação intraloco *Bos indicus* \times *Bos taurus*. Logo, a distribuição dessas interações

precisa ser determinada. Se existe pouca variabilidade quanto à média de uma interação particular, então considerar apenas as interações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca (como no modelo de Cornell) pode ser suficiente. No entanto, se houvesse ampla variação entre efeitos de interação touro \times grupo-racial-da-vaca diante de interações intraloco (dentro ou entre raças), então os efeitos de interações touro \times grupo-racial-da-vaca deveriam ser incluídos no modelo multirracial.

Existe alguma evidência de que a variação não-aditiva resultante de interações intraloco *Bos indicus* \times *Bos taurus* pode ser comparável à variação genética aditiva para várias características de crescimento (ELZO & WAKEMAN, 1998; ELZO et al., 1998a; ELZO et al., 2001), carcaça (ELZO et al., 1998b), e leite (KOONA-WOOTRITTRIRON et al., 2002), (Tabela 5). Não obstante, esses estudos foram realizados em pequenas populações multirraciais e precisam ser confirmados sobre bases de dados multirraciais substancialmente maiores, as quais o Brasil parece possuir em abundância.

Nesse sentido, um modelo genético multirracial para propósitos de pesquisa e desenvolvimento no Brasil poderia ter a seguinte estrutura:

- 1) grupos contemporâneos multirraciais (ex.: rebanho \times época \times sexo \times grupo de manejo);
- 2) regressão da idade da vaca \times sexo do bezerro sobre a fração racial das vacas (ex.: um polinômio de quarto grau como sugerido no BIF, 2004);
- 3) outros efeitos fixos relevantes;
- 4) grupo racial do animal (como regressão sobre as frações raciais);
- 5) interações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca (como a regressão sobre interações intraloco entre raças);
- 6) efeito genético aditivo aleatório do animal;
- 7) interação aleatória touro \times grupo-racial-da-vaca (como a regressão sobre interações intraloco entre raças);
- 8) residual.

Esse modelo seria para múltiplas características e levaria em conta a heterogeneidade de variâncias e covariâncias.

TABELA 5. Razões de variâncias aditivas (herdabilidades) e não-aditivas intraloco entre raças (interactibilidades) e suas respectivas variâncias fenotípicas multirraciais para características de crescimento, carcaça e de leite em várias populações multirraciais pequenas.

Grupo racial	Caráter	Herdabilidade		Interactibilidade	
		Direta	Maternal	Direta	Maternal
Angus x Brahman	Peso ao nascer	0,19	0,15	0,15	0,16
	Peso à desmama	0,22	0,16	0,18	0,20
	Peso da carcaça	0,30		0,27	
	Área do olho do lombo	0,34		0,28	
	Marmoreio	0,13		0,12	
	Força de cisalhamento	0,17		0,07	
Romosinuano x Zebu	Peso ao nascer	0,20	0,16	0,21	0,26
	Peso à desmama	0,09	0,11	0,05	0,04
	Ganho pós-desmama	0,14	0,15	0,12	0,11
Sanmartinero x Zebu	Peso ao nascer	0,28	0,27	0,22	0,25
	Peso à desmama	0,09	0,10	0,08	0,08
	Ganho pós-desmama	0,40	0,42	0,30	0,35
Holandesa x outras raças	Produção de leite	0,38		0,17	
	Produção de gordura	0,34		0,20	

DIFERENÇAS ESPERADAS NA PROGÊNIE MULTIRRACIAL

Os modelos de avaliação genética multirracial produzem predições dos valores em decorrência de efeitos genéticos aditivos e não-aditivos. Assim, podem-se calcular três tipos de diferença esperada na progênie (DEP) multirracial para um animal: aditiva (DEPAM), não-aditiva (DEPNM) e total (DEPTM = DEPAM + DEPNM). As DEPAM são as equivalentes multirraciais das DEP aditivas dentro de raça. As DEP não-aditivas multirraciais (DEPNM) são devidas a interações intraloco recriadas a cada fusão entre espermatozóide e óvulo, dessa maneira não seria aconselhável usá-las de forma única. Tanto produtores comerciais como criadores de raças puras obteriam vantagens diante do uso das DEP multirraciais (DEPM). Os criadores de raças puras podem usar as DEPAM para potencializar seus objetivos de seleção aditiva, e as DEPTM para obter informação sobre a

habilidade combinatória dos touros quando acasalados a grupos raciais específicos de vacas, melhorando, assim, o valor de mercado desses animais para seu uso em rebanhos comerciais. Os produtores comerciais envolvidos em programas de cruzamentos poderão melhorar os níveis de reprodução e produção nos rebanhos escolhendo touros que sejam bons não apenas aditivamente, mas que também combinem bem com os grupos raciais de vacas existentes no rebanho. Como regra geral seria aconselhável escolher touros mediante dois passos sequenciais: primeiro, selecionar um grupo preliminar de touros pela DEPAM, e segundo, dentro do grupo dos escolhidos pela DEPAM, selecionar o conjunto definitivo de touros de acordo com suas DEPTM.

Esta é uma forma segura de selecionar touros em populações multirraciais na qual se dá prioridade às mudanças permanentes genéticas aditivas sobre as mudanças temporárias genéticas não-aditivas. O seu propósito é obter progresso da população na direção desejada tanto em termos aditivos como não-

aditivos (ELZO et al., 1998b). Uma vez que muitos grupos raciais de vacas podem estar presentes em uma exploração comercial, precisa-se de touros de composições raciais diversas para a escolha adequada. Na prática, no entanto, um sistema de acasalamento efetivo requer uma combinação de inseminação artificial (para criar grupos contemporâneos multirraciais) e monta natural.

FATORES DE IMPLEMENTAÇÃO

A aplicação de modelos de avaliação genética multirracial a bases de dados comerciais precisa levar em conta os seguintes aspectos:

- 1) conexão entre grupos contemporâneos multirraciais;
- 2) estimação de variâncias e covariâncias multirraciais;
- 3) escolha de uma base genética multirracial;
- 4) decisão sobre quais DEPM específicas predizer;
- 5) desenvolvimento de meios apropriados para divulgar as DEPM, e
- 6) explicação das diferenças entre predições genéticas aditivas, não-aditivas e totais e seu uso para a seleção e as decisões de gerenciamento genético.

1) Conexão. Em populações multirraciais a conexão precisa ser considerada em dois níveis: conexão por grupos raciais e conexão por animais presentes mediante grupos contemporâneos multirraciais (ELZO, 1995). Idealmente todos os grupos raciais de pais e mães estariam representados em todos os grupos contemporâneos multirraciais. Claramente isto é impossível de se obter ainda em ensaios experimentais, exceto provavelmente para um delineamento simples de duas raças. Não obstante, a conexão por grupos contemporâneos multirraciais deve estar determinada por animais (pais, mães, avôs maternos) para tantos grupos raciais como seja possível. Isso ajudará a evitar problemas de confundimento e colinearidade com efeitos fixos e efeitos genéticos aleatórios aditivos e não-aditivos em modelos multirraciais.

Tal conexão nas populações multirraciais comerciais atuais é provável que esteja funda-

mentalmente dada por touros de raças puras e/ou touros de genótipos compostos (ex.: Brangus, Girolando). São necessárias pesquisas de campo para determinar se se requerem conexões adicionais para implementar modelos multirraciais com efeitos genéticos aleatórios aditivos e não-aditivos, compromissos adicionais (ex.: excluir efeitos genéticos não-aditivos do modelo, eliminar grupos contemporâneos multirraciais com poucos grupos raciais representados), e se serão necessários pressupostos simplificados apropriados (ex.: matrizes de covariâncias comuns para todos os grupos raciais).

2) Estimação de variâncias e covariâncias multirraciais. Para se estimar com sucesso os componentes de variância e covariância, depende-se em grande medida do bom balanceamento da população multirracial, do nível de conexão (grupos raciais e animais) e da quantidade de informação disponível por animal. Por causa da especificidade do objetivo (absorção, criação de um grupo cruzado específico), muitas, se não a maioria, das populações multirraciais comerciais resultam altamente desbalanceadas, com animais de poucos grupos raciais, e com grupos contemporâneos provavelmente compostos por animais de poucos grupos raciais. Assim, pode ser necessária uma intensa edição da base de dados para a estimação de parâmetros genéticos. Na população multirracial Chilena Holandesa-outras raças, foi necessário extrair um pequeno subconjunto de dados bem balanceados a partir da base total para poder estimar de forma efetiva os parâmetros genéticos aditivos e não-aditivos multirraciais para três características leiteiras (ELZO et al., 2004). CARDOSO & TEMPELMAN (2004) enfrentaram uma situação similar para estimar parâmetros genéticos em uma população brasileira de gado de corte Nelore-Hereford altamente desbalanceada usando procedimentos bayesianos.

O confundimento e a multicolinearidade são os dois principais fatores que dificultam a estimativa de parâmetros genéticos em populações multirraciais. Embora a melhoria das conexões por meio de grupos raciais e animais possa ajudar em alguma medida, uma edição criteriosa da base de dados de campo será sempre um fator decisivo para se obter

estimativas confiáveis dos parâmetros genéticos multirraciais, além da metodologia de estimação utilizada.

Deve-se enfatizar que, mesmo que seja necessário estimar um grande número de variâncias e covariâncias aditivas para as avaliações genéticas multirraciais, apenas uma pequena proporção delas precisa ser estimada usando-se procedimentos de máxima verossimilhança restrita (ELZO, 1994, 1996). Elas são as variâncias e covariâncias aditivas para as raças base. As variâncias e covariâncias aditivas para todos os grupos cruzados são estimadas como combinações lineares dessas variâncias e covariâncias aditivas das raças base. Uma situação similar existe para as variâncias e covariâncias multirraciais residuais.

3) Base genética multirracial. Deve-se escolher uma base genética multirracial para facilitar as comparações dos animais de raças puras e cruzados por meio de grupos raciais e tipos de acasalamento (combinações grupo-racial-do-touro \times grupo-racial-da-vaca). Trata-se de base que terá duas componentes: uma genética aditiva, similar às bases genéticas dentro de raças, para comparar animais sobre DEPAM; e uma genética não-aditiva, para comparar combinações de acasalamentos sobre DEPAM ou DEPTM. Para comparar animais sobre DEPAM, a base genética poderia ser construída usando-se animais de qualquer composição racial, já que os procedimentos de avaliação genética multirraciais podem comparar efetivamente animais de todas as composições raciais para efeitos genéticos aditivos multirraciais.

A comparação de animais (provavelmente touros na maioria dos casos) sobre DEPAM e DEPTM é um pouco mais complexa. As comparações entre touros sobre DEPAM e DEPTM poderiam ser feitas usando-se os valores máximos de DEPAM e DEPTM produzidos pelos modelos de avaliação genética multirraciais. No obstante, esses valores máximos, na prática, aplicam-se apenas à primeira geração de cruzamentos. Uma outra alternativa seria escolher um grupo racial de vacas que produziu a mesma fração esperada de efeitos genéticos não-aditivos na progênie para todas as comparações touro \times grupo-racial-da-vaca. Por

exemplo, em uma população multirracial de duas raças, tal grupo racial de vacas poderia ser as F1 (de toda a progênie espera-se que expresse 50% de efeitos genéticos não-aditivos intraloco). Essas alternativas classificam os touros sobre DEPAM e DEPTM de maneira genérica, que pode resultar de uso limitado para produtores comerciais que possuem vacas de vários grupos raciais em seus rebanhos. Assim, uma alternativa mais útil poderia ser o desenvolvimento de programas de computação flexíveis para classificar os touros sobre DEPAM, DEPAM e DEPTM, dada uma composição racial das vacas de um rebanho. Adicionalmente, se estão disponíveis as DEPAM das vacas, então os acasalamentos poderiam estar baseados na predição genética multirracial total da futura progênie, em que $DEPTM \text{ da futura progênie} = \frac{1}{2} DEPAM \text{ do touro} + \frac{1}{2} DEPAM \text{ da vaca} + DEPAM \text{ do touro} \times \text{grupo-racial-da-vaca}$.

4) Predição das DEPAM e DEPTM específicas. A decisão de obter predições de DEPAM e DEPTM regularmente dependerá em grande medida das frequências esperadas de acasalamentos de touros e vacas de composições raciais particulares. Dado o grande número potencial de combinações touro \times grupo-racial-da-vaca, ainda em populações multirraciais de duas raças, e a possibilidade de que muitos touros serão apenas acasalados com vacas de alguns grupos raciais, é improvável que seja produzida uma lista completa de predições de DEPAM ou DEPTM. Os criadores de raças puras fornecedores de touros para explorações comerciais deveriam incluir, além das DEPAM, as DEPAM e DEPTM para algumas combinações touro \times grupo-racial-da-vaca que são populares entre produtores comerciais para ganhar vantagens sobre a concorrência.

Uma situação mais provável seria que tanto criadores de raças puras como produtores comerciais tivessem acesso a um *software* que lhes fornecesse estimativas de DEPAM e DEPTM sob demanda. Assim, poderia ser produzida uma pequena lista de touros escolhidos inicialmente com base em valores mínimos para DEPAM e DEPTM, usando-se o processo em duas etapas descrito previamente. Uma lista como essa ajudará na identificação de touros apropriados, o que facilitará as transações comerciais.

5) Desenvolvimento de meios apropriados para a divulgação das DEPM. A publicação de sumários de touros impressos para as DEPAM poderia, sob certas circunstâncias, ser ainda uma alternativa apropriada e economicamente viável. No entanto, a publicação impressa das DEPNM e DEPTM seria provavelmente limitada a um pequeno número de touros amplamente usados (ex.: touros usados para conectar rebanhos multirraciais). A publicação eletrônica de sumários de touros completos para DEPAM parece ser a alternativa economicamente mais viável. A publicação eletrônica das DEPNM e DEPTM seria provavelmente limitada a touros usados freqüentemente, e apenas nas combinações touro \times grupo-racial-da-vaca mais comuns.

A maneira mais útil de publicação das DEPAM, DEPNM e DEPTM seria por um *software* fácil de usar com acesso a uma lista completa das predições aditivas e não-aditivas para todos os touros. Isso permitiria que os usuários efetuassem a escolha dos melhores touros para os acasalamentos com as vacas de acordo com os valores genéticos aditivos e totais da futura progênie.

6) Explicação das diferenças entre DEPAM, DEPNM e DEPTM, e seu uso para as decisões de seleção e gerenciamento genético. Esse é um assunto cuja importância não pode ser subestimada. As predições multirraciais são apenas mais uma ferramenta para ajudar aos criadores de raça pura e produtores comerciais a tomar decisões adequadas do ponto de vista produtivo e econômico. Não é necessário dizer que, para ser efetivamente usadas, as DEPAM, DEPNM e DEPTM devem ser interpretadas corretamente. É responsabilidade das organizações que efetuam e fornecem avaliações multirraciais explicarem claramente seu uso adequado para propósitos de seleção e comerciais.

As DEPAM devem ser usadas da mesma forma como se usam as DEP dentro de raça: para selecionar animais para efeitos genéticos aditivos. A principal diferença entre ambas é que as DEPAM são preditas em relação a uma base genética mais ampla, ou seja, elas podem ser usadas para comparar animais de todas as possíveis proporções das raças base dentro da população multirracial. Não obstante,

as DEPAM de animais de diferentes populações multirraciais com pelo menos uma raça base diferente *não podem* ser comparadas, mesmo que eles tenham a mesma composição racial. Além disso, por causa das diferenças nas bases genéticas, ainda se duas populações multirraciais tivessem as mesmas raças base, as DEPAM de uma avaliação *não podem* ser comparadas às DEPAM de outra avaliação.

A DEPNM máxima predita em uma avaliação genética multirracial refere-se às interações intraloco entre alelos de um touro particular e aqueles das vacas de todos os grupos raciais acasaladas com ele. A DEPNM predita para uma combinação específica touro \times grupo-racial-da-vaca expressa interações intraloco entre alelos do touro e aqueles das vacas do grupo racial particular. Observe-se que essas interações intraloco serão manifestadas na futura progênie dos acasalamentos planejados. Uma DEPNM específica será sempre menor ou igual à DEPNM máxima.

As DEPTM são simplesmente as somatórias de DEPAM + DEPNM, isto é, elas são combinações dos efeitos genéticos aditivos e não-aditivos, assim, seu principal uso provavelmente será no planejamento de cruzamentos. Do ponto de vista do seu uso, as DEPTM seriam utilizadas em conjunto com as DEPAM, por exemplo, como parte do processo em duas fases para selecionar touros em populações multirraciais. Essas DEPTM seriam as predições mais consistentes dos resultados esperados dos cruzamentos. Elas seriam úteis aos criadores de raças puras para promover touros pela sua habilidade combinatória, e permitiriam aos produtores comerciais a escolha de touros que se espera produzam a melhor progênie cruzada, dada a composição racial de suas vacas.

COMENTÁRIOS FINAIS

O Brasil possui uma população nacional bovina muito grande e amplamente composta por animais cruzados, portanto apropriada para se considerar sua avaliação genética mediante procedimentos multirraciais. As vantagens dos procedimentos de avaliação genética multirraciais incluem maior acurácia das predições genéticas

aditivas, comparação direta de animais de diferente composição racial, disponibilidade de predições genéticas não-aditivas e totais (aditiva + não-aditiva) para touros individuais, permitindo melhor predição dos resultados dos cruzamentos, e a melhoria da população multirracial em termos aditivos e não-aditivos. Entre as desvantagens se incluem maior demanda computacional, necessidade da estimativa de maior número de parâmetros genéticos, e problemas de confundimento e multicolinearidade.

O fator-chave para o sucesso na implementação de procedimentos de avaliação genética multirracial é a existência de grupos contemporâneos multirraciais representativos e bem conectados. Além disso, região, clima, nutrição, manejo, práticas reprodutivas, e número e tipo de raças base impactarão diretamente a forma e complexidade do modelo multirracial. É possível que desde que possa ser elaborado um conjunto de pressupostos adequado, mesmo populações altamente desbalanceadas possam ser avaliadas utilizando-se procedimentos multirraciais.

Finalmente, mesmo que os procedimentos de avaliação genética multirraciais sejam possíveis do ponto de vista técnico, é provável que fatores vinculados com a relação custo-benefício determinem eventualmente seu uso ou não e a maneira de ser posta em prática no Brasil.

REFERÊNCIAS

- ABCZ. Homepage. Disponível em: <<http://www.abcz.com.br/>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- ANC Herd-Book Collares. 2004. **Promebo**. Disponível em: <<http://www.herdbook.org.br/f5.html>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- ANCP. **Sire summaries**. Disponível em: <<http://www.ancp.org.br/sumarios/index.asp>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- ANUALPEC. 2004. **Anuário da pecuária brasileira**. FNP Editors. p 1-386. Disponível em: <<http://www.fnp.com.br/>> Acesso em: 30 jun. 2004.
- ARNOLD, J. W.; BERTRAND, J. K.; BENYSHEK, L. L. Animal model for genetic evaluation of multibreed data. **J. Anim. Sci.**, v. 70, p. 3322-3332, 1992.
- BIF. **Beef improvement federation guidelines**. Chapter 5: National cattle evaluation. p 59-63. Disponível em: <<http://www.beefimprovement.org/guidelines/Chap5.PDF>> Acesso em: 10 jun. 2004.
- BIRCHMEIER, A. N.; Cantet, R. J. C.; FERNANDO, R. L.; MORRIS, C. A.; HOLGADO, F.; JARA, A.; CRISTAL, M. S. Estimation of segregation variance for birth weight in beef cattle. **Livestock Production Science**, v. 76, p. 27-35, 2002.
- BOLDMAN, K. G. L. A.; KRIESE, L. D.; VAN VLECK, C.; VAN TASSELL, P.; KACHMAN, S. D. **A manual for use of MTDFREML**: a set of programs to obtain estimates of variances and covariances [DRAFT]. Nebraska, USA: USDA-ARS. Clay Center, 1995.
- CANTET, R. J. C.; FERNANDO, R. L. Prediction of breeding values with additive animal models for crosses from 2 populations. **Genet. Sel. Evol.**, v. 27, p. 323-334, 1995.
- CARDOSO, F. F.; TEMPELMAN, R. J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v. 82, p. 1589-1601, 2004.
- ELZO, M. A.; FAMULA, T. R. Multibreed sire evaluation within a country. **Journal of Animal Science**, v. 60, p. 942-952, 1985.
- ELZO, M. A.; BRADFORD, G. E. Multibreed sire evaluation across countries. **J. Anim. Sci.**, v. 60, p. 953-963, 1985.
- ELZO, M. A. Recursive procedures to compute the inverse of the multiple trait additive genetic covariance matrix in inbred and noninbred multibreed populations. **Journal of Animal Science**, v. 68, p. 1215-1228, 1990a.
- ELZO, M. A. Covariances among sire \times breed group of dam interaction effects in multibreed sire evaluation procedures. **Journal of Animal Science**, v. 68, p. 4079-4099, 1990b.

- ELZO, M. A. Restricted maximum likelihood estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. **Journal of Animal Science**, v. 72, p. 3055-3065, 1994.
- ELZO, M. A. Considerations for the genetic evaluation of straightbred and crossbred bulls in large multibreed populations. **Proc. Symp. WRCC-100**, Brainerd, MN, p. 1-21, 1995.
- ELZO, M. A. Unconstrained procedures for the estimation of positive definite covariance matrices using restricted maximum likelihood in multibreed populations. **Journal of Animal Science**, v. 74, p. 317-328, 1996.
- ELZO, M. A.; WAKEMAN, D. L. Covariance components and prediction for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. **Journal of Animal Science**, v. 76, p. 1290-1302, 1998.
- ELZO, M. A.; MANRIQUE, C.; OSSA, G.; ACOSTA, O. Additive and nonadditive genetic variability for growth traits in the Turipaná Romosinuano-Zebu multibreed herd. **Journal of Animal Science**, v. 76, p. 1539-1549, 1998a.
- ELZO, M. A.; WEST, R. D.; JOHNSON, D. D.; WAKEMAN, D. L. Genetic variation and prediction of additive and nonadditive genetic effects for six carcass traits in an Angus-Brahman multibreed herd. **Journal of Animal Science**, v. 76, p. 1810-1823, 1998b.
- ELZO, M. A. Multibreed evaluation: theory and application. **Proc. Seventh Genetic Prediction Workshop**, Kansas City, MI, p. 17-29, 2000.
- ELZO, M. A.; MARTINEZ, G.; GONZALEZ, F.; HUERTAS, H. Additive, nonadditive, and total genetic variation and genetic predictions for growth traits in the Sanmartinero-Zebu multibreed herd of La Libertad. **J. CORPOICA**, v. 3 n. 2, p. 51-64, 2001.
- ELZO, M. A.; JARA, A.; BARRIA, N. Genetic parameters and trends in the Chilean multibreed dairy cattle population. **J. Dairy Sci.**, v. 87, p. 1506-1518, 2004.
- EMBRAPA. 2004. **GENEPLUS**. Available at <http://www.cnpqg.embrapa.br/~locs/geneplus/inicio.htm>. Accessed: June 15, 2004.
- FAZENDAS PAQUETÁ LIMITADA. 2004. **History**. Disponível em: <<http://www.fazendas.paqueta.com.br/ing/flash/flash.htm>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- GAP Genética Agropecuária Limitada. **Genetics**. Disponível em: <<http://www.gapgenetica.com.br/site/index.asp?link=plantel>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- GENSYS. Homepage. Disponível em: <<http://www.gensys.com.br/>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- GILMOUR, A. R.; CULLIS, B. R.; WELHAM, S. J.; THOMPSON, R. **ASREML Reference Manual**. NSW Agriculture, 2000. 217 p.
- JARA, A.; ELZO, M. A.; BARRIA, N. A Bayesian approach to estimate variance components in a heteroskedastic additive genetic model. I. Theoretical aspects. **Proc. 17th Latin Amer. Assoc. Anim. Prod.** G36, p. 1964-1967, 2001a.
- JARA, A.; ELZO, M. A.; BARRIA, N. A Bayesian approach to estimate variance components in a heteroskedastic additive genetic model. II. A Simulation Study. **Proc. 17th Latin Amer. Assoc. Anim. Prod.** G43, p. 1936-1939, 2001b.
- JOSAHKIAN, L. A. Genetic improvement program for Zebu breeds. **Proc. 3rd Natl. Anim. Improv. Symp.** p. 76-93, 2000. Disponível em: <<http://www.sbmaonline.org.br/anais/iii/iiip09.pdf>> Acesso em: 15 jun. 2004.
- KLEI, L. QUAAS, R. L. Multiple Breed – EPD: The Cornell Approach to the Simmental data. **Proc. Symp. WRCC-100**, Brainerd, MN, p. 41-49, 1995.
- KLEI, L.; QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J.; CUNNINGHAM, B. E. Multiple breed evaluation. **Proc. Beef Improvement Federation**, p. 93-105, 1996.
- KOONAWOOTRITTRIRON, S.; ELZO, M. A.; TUMWASORN, S. Multibreed genetic parameters and predicted genetic values for first lactation 305-d milk yield, fat yield, and fat percentage in a *Bos*

taurus × *Bos indicus* multibreed dairy population in Thailand. Thai **J. Agric. Sci.**, v. 35, p. 339-360, 2002.

LANDE, R. The minimum number of genes contributing to quantitative variation within and between populations. **Genetics**, v. 99, p. 541-553, 1981.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; GROSSMAN, M. Covariance between relatives in multibreed populations – additive model. **Theor. Appl. Genet.**, v. 87, p. 423-430, 1993.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; CANTET, R. J. C.; GROSSMAN, M. Theory form modeling means and covariances in a two-breed population with dominance inheritance. **Theor. Appl. Genet.**, v. 90, p. 49-62, 1995.

POLLAK, E. J.; QUAAS, R. L. Multibreed genetic evaluations of beef cattle. **Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.**, v. 23, p. 81-88, 1998.

QUAAS, R. L.; POLLAK, E. J. Application of a multi-breed genetic evaluation. Proc. Seventh Genetic Prediction Workshop, Kansas City, MI, p. 30-34, 1999.

WRIGHT, S. **Evolution and the genetics of populations**. v. 1. Genetics and biometrical foundations. Chicago: Univ. Chicago Press, 1968.

* Artigo por convite. Esta pesquisa foi apoiada pela Florida Agricultural Experiment Station e aprovada para publicação no *Journal Series No. R-10314*.