

DÉBORA MARTINS PAIXÃO

DETECÇÃO DE LOCOS DE CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS NOS
CROMOSSOMOS 16,17 E 18 EM SUÍNOS

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Zootecnia, para obtenção do
título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2007

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

P149d
2007

Paixão, Débora Martins, 1980-

Detecção de locos de características quantitativas nos cromossomos 16,17 e 18 em suínos / Débora Martins Paixão. – Viçosa, MG , 2007.
ix, 102f. : il. ; 29cm.

Inclui anexos

Orientador: Simone Eliza Facioni Guimarães.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 79-102.

1. Suíno - Genética. 2. Locos de caracteres quantitativos. 3. Marcadores genéticos. 4. Cromossomos. 5. Suíno - Registros de desempenho. 6. Suíno - Carcaças. 7. Carne de porco - Qualidade. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 636.40821

DÉBORA MARTINS PAIXÃO

**DETECÇÃO DE LOCOS DE CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS
NOS CROMOSSOMOS 16,17 E 18 EM SUÍNOS**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Zootecnia, para obtenção do
título de *Magister Scientiae*.

APROVADA:26 de fevereiro de 2007.

Prof. Paulo Sávio Lopes
(Co-orientador)

Prof. Aldrin Vieira Pires
(Co-orientador)

Pesq. Samuel Rezende Paiva

Pesq. Marco Antônio Machado

Prof^a. Simone E. Facioni Guimarães
(Orientadora)

AGRADECIMENTOS

A Deus por me amparar nas horas mais difíceis.

Aos meus pais e irmãos pelo carinho e apoio incondicional.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Zootecnia, pela oportunidade da realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

A professora Simone Eliza Facioni Guimarães, pela orientação, confiança, oportunidades, incentivo e ensinamentos.

Ao meu co-orientador Prof. Paulo Sávio Lopes pelas oportunidades e contribuições.

Ao meu co-orientador Aldrin Vieira Pires, pelo apoio e pelas sugestões nas análises dos dados.

Aos meus colegas do LABTEC e ao técnico do laboratório pela amizade e paciência.

Aos meus estagiários Miguel e Michelle.

A minha amiga Danielle Assis de Faria, pela grande amizade e os valiosos ensinamentos.

As minhas amigas Karine, Katiene e Jane, pelo companheirismo e os momentos de alegrias.

A minha querida amiga Analice e aos meus amigos de Ponte Nova, por torcerem por mim e compreenderem a minha ausência.

BIOGRAFIA

Débora Martins Paixão, filha de Fernando Antônio Paixão e Efigênia Martins Paixão, nasceu em 25 de março de 1980 em Ponte Nova, Minas Gerais, Brasil.

No ano de 2000 ingressou no curso de Zootecnia, pelo Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, Minas Gerais.

Em agosto de 2004, graduou-se em Zootecnia, pela Universidade Federal de Viçosa.

Em março de 2005, iniciou o Mestrado pelo Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa.

Em 26 de fevereiro de 2007, submeteu-se ao exame final de defesa de tese.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1.INTRODUÇÃO.....	1
2.REVISÃO DE LITERATURA.....	2
2.1.Marcadores Moleculares.....	2
2.1.1.Marcadores Microsatélites.....	4
2.2.Locos de Característica Quantitativa – QTL.....	5
2.3.Delineamento F2.....	7
2.4.Seleção Assistida por Marcadores – MAS.....	8
2.5.Mapas Genéticos.....	10
2.5.1.PIGMAP.....	11
2.5.2.O Cromossomo 16 de suínos.....	12
2.5.3.O cromossomo 17 de suínos.....	19
2.5.4.O cromossomo 18 de suínos.....	24
3.MATERIAL E MÉTODOS.....	30
3.1.População Experimental.....	30
3.2.Dados Fenotípicos.....	32
3.3.Extração de DNA.....	36
3.4.Locos de Microsatélites.....	37
3.5.Amplificação do DNA.....	38
3.6.Mapeamento de QTL.....	40
4.RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	42

4.1.Freqüência alélica, heterozigosidade e PIC.....	42
4.2.Mapa de Ligação.....	44
4.3.Detecção de QTL.....	47
4.3.1.Características de desempenho.....	47
4.3.2.Característica de carcaça, órgãos internos e vísceras.....	55
4.3.3.Característica de corte de carcaça.....	63
4.3.4.Característica de qualidade de carne.....	66
5.CONCLUSÃO.....	72
ANEXOS	73
6.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	79

RESUMO

PAIXÃO, Débora Martins; M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2007. **Detecção de locos de características quantitativas nos cromossomos 16, 17 e 18 em suínos.** Orientadora: Simone Eliza Facioni Guimarães. Co-orientadores: Paulo Sávio Lopes e Aldrin Vieira Pires.

O objetivo ao realizar este trabalho foi o mapeamento de QTL nos cromossomos 16, 17 e 18 de suínos e a associação destes a característica de desempenho, de carcaça, órgãos internos e vísceras, de cortes de carcaça e de qualidade de carne. Foi construída uma população F2 provenientes do cruzamento de dois varrões da raça naturalizada Brasileira Piau com 18 fêmeas da linha comercial (Landrace x Large White x Pietrain). Foram utilizados onze marcadores microssatélites distribuídos nos SSC16, SSC17 e SSC18. Com o resultado da genotipagem foi construído o mapa de ligação específico dos marcadores para a população desenvolvida. Os marcadores de microssatélites foram considerados adequados para estudos de características quantitativas, quando foram analisados os valores de heterozigosidade observada (H_o), heterozigosidade esperada (H_e) e conteúdo de informação polimórfica (PIC). A avaliação dos quatro locos amplificados no SSC16 forneceu valores das médias da Heterozigosidade observada (H_o) e esperada (H_e); e do Conteúdo de informação polimórfica (PIC) de 67,62%, de 57,71% e 0,50, respectivamente. No SSC17 foram encontrados os resultados das médias de H_o , H_e e PIC de 72,20%, 61,40% e 0,56, respectivamente para os 4 locos utilizados. E no SSC18, o valor das médias de H_o , H_e e de PIC foram 67,80%, 63,54% e 0,59, respectivamente utilizando 3 locos. Foi utilizado o método de regressão por intervalo de mapeamento, e as análises foram realizadas por meio do programa QTLEXPRESS. Foram detectados 11 QTL não descritos na literatura: número de tetas, índice de vermelho; perda por cozimento, menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar na linha dorso-lombar, espessura de bacon, peso do coração e do pulmão no SSC16; peso aos 63 dias de idade e peso aos 77 dias de idade no SSC 17; peso aos 21 dias e idade

de abate no SSC18; e quatro QTL já descritos em outras populações foram também identificados, como para peso aos 21 dias de idade no SSC16, espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar no SSC17, espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar e perda total no SSC18. As informações dos QTL significativos encontrados servem como base de estudos futuros de mapeamento fino para identificação de genes permitindo o melhor entendimento das características de produção em suínos.

ABSTRACT

PAIXÃO, Débora Martins, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2007. **Mapping quantitative trait locos on porcine chromosome 16, 17 and 18.** Adviser: Simone Eliza Facioni Guimarães. Co- Advisers: Paulo Sávio Lopes and Aldrin Vieira Pires.

The objective of this study was mapping QTL on pig chromosomes 16, 17 and 18 and associate them to performance, carcass, internal organs, viscera, carcass cuts and meat quality traits. A F2 population was produced by crossing two naturalized Brazilian Piau sires and 18 commercial dams (Landrace x Large White x Pietrain). The population was genotyped for 11 microsatellite markers. After the genotype scoring, it was constructed the linkage map for these markers in the population. The microsatellites markers were considered appropriate for quantitative trait analysis. It was analyzed their values for observed heterogosity (H_o), expected heterozigosity (H_e) and polymorphic information content (PIC). The evaluation of the four loci amplified in the SSC16 found average values of H_o , H_e ; and PIC of 0,67, 0,57 and 0,50, respectively. In the SSC17 the average values for H_o , H_e and PIC of 0,72, 0,61 and 0,56, respectively for the four amplified loci. And in the SSC18, average values of H_o , H_e and PIC were 0,67, 0,63 and 0,59, respectively for each one of three loci. Data were analyzed by multiple regressions by F2 mapping method using the QTLEXPRESS software. Eleven QTL were mapped and not yet described in the literature: teat number, cooking loss, redness, lower backfat thickness after last lumbar vertebrae, bacon depth, heart weight and lung weight on SSC16. QTL for weight at 63 and 77 days of age were assigned on chromosome 17. QTL for weight at 21 days of age and slaughter age were identified on SSC18. Four QTL already described in another populations were also identified: weight at 21 days of age on SSC16, backfat thickness after last lumbar vertebrae and after the last rib (at 6,5 cm from the midline) on SSC17 backfat thickness after last lumbar vertebrae and after the last rib (at 6,5 cm from the midline) and total loss on SSC18. The generated information of significant QTL is useful for

future studies dealing with fine mapping to identify genes that could provide a better understanding of the production traits in pigs.

1. INTRODUÇÃO

Uma vez que o fenótipo nem sempre é uma indicação precisa do genótipo, a seleção assistida por marcadores (MAS) tem como objetivo usar informações de regiões específicas do genoma para melhorar a resposta à seleção (Visscher et al., 2000). Uma alternativa para o conhecimento do número aproximado de locos atuando no controle genético das características quantitativas, de como esses locos encontram-se distribuídos no genoma e qual a intensidade dos efeitos desses locos é estudá-los de forma indireta, por meio da associação com marcadores genéticos (Dekkers e Hospital, 2002). O uso da informação dos marcadores genéticos na seleção (MAS), principalmente quando consideradas características de difícil mensuração, medidas após o abate, de baixa herdabilidade, ou medidas em apenas um dos sexos, leva ao aumento da resposta à seleção quando associadas aos programas tradicionais de melhoramento.

As características quantitativas (quase todas as características de interesse econômico) são controladas por vários genes e sofrem ação do ambiente. Uma das tecnologias usadas no estudo das características quantitativas, o mapeamento de QTL (Locos de características Quantitativas), consiste essencialmente na detecção da presença do QTL, sua localização no genoma, estimação de seus efeitos genéticos e de suas interações com outros QTL e com o ambiente (Ribaut et al., 1997).

A detecção de QTL permite identificar no genoma dos animais regiões onde se encontram gene ou genes que controlam parte das diferenças fenóticas (fenótipo= genótipo + ambiente). Assim, os próprios QTL poderiam ser usados indiretamente para seleção do gene(s) responsáveis pela manifestação da característica de interesse ou em futuros estudos para a localização do próprio gene, contudo os resultados deveriam ser primeiramente validados nas populações comerciais.

Uma estratégia para aumentar a possibilidade de identificação de QTL são os cruzamentos divergentes, por meio do cruzamento de animais F1 obtidos pelo cruzamento de animais de raças selvagens, nativas ou exóticos com animais de raças comerciais (Andersson et al., 1994; Knott

et al., 1998; Rohrer e Keele, 1998; De Koning et al., 1999; Ovílo et al., 2000; Perez - Enciso et al., 2000; Walling et al., 2000; Bidanel et al., 2001; Pires et al., 2003; Gelderman et al., 2003; Pierzchala et al., 2003).

Em 94 publicações sobre estudos de características quantitativas já foram identificados 1287 QTL em suínos, correspondendo a 246 características diferentes. Nos cromossomos 16, 17 e 18, que são os grupos de ligação avaliados neste estudo já foram encontrados 10, 19 e 15 QTL, respectivamente (<http://www.animalgenome.org>).

O objetivo deste estudo foi a detecção de QTL, localizados no cromossomo dezesseis (SSC16), dezessete (SSC17) e dezoito (SSC18), após mensuração de características de desempenho, carcaça, víscera e órgãos internos, corte de carcaça e qualidade de carne na geração F2 produzida por cruzamentos entre populações geneticamente divergentes formadas a partir de machos da raça naturalizada Piau e fêmeas comerciais (Landrace X Large White X Pietrain).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Marcadores Moleculares

O termo marcador tem sido usado para designar fatores morfológicos, fisiológicos, bioquímicos ou genéticos possivelmente identificáveis e que permitam o estudo comparativo de genótipos e de suas progênes (Sakiyama, 1993).

Com os avanços em tecnologias aplicadas a estudos de genética, diferentes metodologias moleculares foram obtidas ao longo do tempo. Os marcadores moleculares apresentam algumas vantagens em relação aos marcadores morfológicos, tais como: níveis de polimorfismo geralmente altos para cada loco estudado, em geral são codominantes (possível distinguir os indivíduos heterozigotos dos homozigotos), contendo maior quantidade de informação genética por loco (Ferreira e Grattapaglia, 1998). Segundo Souza (2001), o polimorfismo é caracterizado quando, pelo menos um por cento dos alelos são diferentes. O sucesso de qualquer tecnologia de marcador é dependente da disponibilidade de um

grande número de marcadores altamente polimórficos, de uma estreita relação de ligação entre o loco marcador e o caráter de interesse (Goldman, 1993), de um número adequado de indivíduos a serem avaliados e o comportamento da ligação marcador - característica ao longo das gerações.

Os marcadores de DNA podem ser divididos em dois grupos: (1) marcadores diretos ou do tipo I, associados a genes de funções conhecidas, e (2) marcadores indiretos ou do tipo II, associados com segmentos não codificantes ou genes anônimos (Dodgson et al., 1997). Marcadores do tipo I normalmente estão presentes em regiões codificantes e, conseqüentemente, exibem menos polimorfismos que podem ser mapeados ou utilizados em pesquisas de QTL. São marcadores em que há a necessidade de se conhecer a seqüência do gene.

Os marcadores do tipo II são os mais abundantes e estão posicionados nos mapas de ligação. Esses marcadores apresentam maior polimorfismo e são obtidos, em sua maioria, de regiões não codificantes, compreendendo a maioria dos marcadores mapeados até o momento (Groenen et al., 2000). A grande vantagem deste tipo de marcador é que não há necessidade de conhecimento prévio da seqüência da região polimórfica. Dentre os marcadores do tipo II estão os microssatélites, os quais têm sido amplamente utilizados nos projetos de mapeamento genético. Assim, com marcadores adequados disponíveis e distribuídos por todo o genoma é possível avaliar as regiões cromossômicas quanto aos seus efeitos na manifestação de características quantitativas (Stuber, 1987).

As diferentes técnicas de análise de marcadores moleculares variam quanto a habilidade de detectar diferenças entre indivíduos, custo, consistência e reprodutibilidade da técnica. As mais comuns são: RFLP (Polimorfismo no comprimento de fragmento de restrição), AFLP (Polimorfismo no comprimento de fragmento amplificados), RAPD (Polimorfismo de comprimento de fragmento amplificados de DNA ao acaso), SNP (polimorfismo de nucleotídeo único) e os microssatélites.

2.1.1. Marcadores Microssatélites

Os marcadores microssatélites foram propostos como uma das melhores opções para o mapeamento genético, pois fornecem mapas saturados de forma relativamente barata e não muito laboriosa (Beckmann e Soller, 1990; Chin et al., 1996). Os locos de microssatélites são constituídos de segmentos curtos de DNA que se repetem sucessivamente, ladeados por seqüência única no genoma (Litt e Luty, 1989; Weber e May, 1989). A importância dos marcadores microssatélites para a análise genômica apareceu somente após o desenvolvimento da técnica de reação em cadeia da polimerase (PCR) com Saiki et al., (1985) e Mullis e Faloona, (1987).

Mapas detalhados de vários organismos mostram que os marcadores microssatélites são distribuídos de forma aleatória e uniforme por todo o genoma (Chin et al., 1996). Os microssatélites são comuns a todos os organismos eucariotos podendo ser usados como marcadores para estabelecer grupos de ligação e mapear cromossomos.

Os marcadores microssatélites, são também denominados SSR (*Simple Sequence Repeats*), sendo constituídos de repetições agrupadas de 1 a 6 pares de bases, encontrando-se na forma mais comum de dinucleotídios (TG)_n, (TC)_n e (TA)_n, sendo o dinucleotídeo (TG)_n a repetição mais abundante em mamíferos (Ellegren, 1993). Repetições de tri e tetranucleotídios também são observadas, mas em frequências mais baixas. De acordo com Lewin (2000), os microssatélites são regiões de maior recombinação meiótica, conhecidas como *hotspots*. A taxa de permuta genética nestas regiões é cerca de 10^{-4} por kb de DNA, o que corresponde a cerca de dez vezes mais que a taxa de recombinação entre homólogos na meiose em seqüências de DNA aleatório. Além disso, a suposta ausência de pressão de seleção nestas seqüências não codificantes contribui para o alto polimorfismo do DNA repetitivo.

Os dados genótipicos de microssatélites têm o potencial de constituir um perfil alélico único, ou DNA *fingerprinting*, para o estabelecimento de uma identidade individual. Outras vantagens dos marcadores microssatélites são o seu padrão de herança Mendeliana, sua

característica codominante, em geral apresentarem elevado conteúdo de informação de polimorfismo (PIC – *Polymorphic Information Content*), confiabilidade e reprodutibilidade. Porém apresentam um elevado custo inicial de formação dos *primers* e dos equipamentos para automação das análises de genotipagem (Weeks et al. 2002). Mas a possibilidade de automação e a alta probabilidade de encontrar polimorfismo no DNA fazem dos microssatélites o principal marcador a ser utilizado para mapeamento e procura de QTL por todo o genoma (Cheng et al., 1997).

Todas essas características reunidas fazem com que os marcadores microssatélites sejam ideais para mapeamento genético e físico de genomas, para a identificação e discriminação de genótipos, e estudos de genética de populações. Assim, toda e qualquer população segregante pode ser utilizada como população referência para estudos de ligação e mapeamento genético (Ferreira e Grattapaglia, 1998).

2.2. LOCOS DE CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS – QTL

QTL são identificados como associações estatísticas significativas entre os valores genotípicos e a variabilidade fenotípica na progênie segregante (William, 1998). Segundo Liu (1998), QTL são genes localizados no genoma com efeitos genéticos aditivos, dominantes e, ou epistáticos, significativos. A identificação de locos marcadores de característica quantitativa (QTL) em animais domésticos é facilitada pela acumulação de mutações nos locos que afetam características fenotípicas causadas por muitos anos de seleção (Andersson e Georges, 2004). Mackay (2001), afirmou que, se um QTL está ligado a um loco marcador, haverá uma diferença nos valores médios da característica quantitativa entre indivíduos com diferentes genótipos no loco marcador.

Gelderman (1975) propôs o termo locos controladores de características quantitativas, de sigla QTL, que é abreviatura da língua inglesa de *quantitative trait locus* (singular) ou *loci* (plural), o qual vem sendo adotado principalmente em estudos de mapeamento. Normalmente, não é possível determinar se o efeito detectado com o marcador é devido a um ou mais genes ligados que afetam a

característica. Por esta razão, o termo loco de característica quantitativa (QTL) é usado para descrever a região do cromossomo que possui um ou mais genes influenciando na manifestação fenotípica dessa característica (Bearzoti et al, 2000). A ligação entre marcador genético e um QTL foi primeiramente demonstrada por Sax (1923). No entanto, os fundamentos da teoria do mapeamento de QTL foram entendidos a partir do trabalho de Thoday (1961). Esse autor sugeriu que se um ou mais genes responsáveis por uma característica estiverem ligados a um marcador, os efeitos destes genes podem ser indiretamente estudados com base nos genótipos do marcador.

A eficiência na detecção de QTL depende do número de QTL, magnitude do seu efeito, herdabilidade da característica, interações entre os genes, tipo e tamanho da população segregante, tamanho do genoma, frequência de recombinação entre o QTL e o marcador e saturação do mapa (Tanksley, 1993).

Falconer e Mackay (1996) afirmaram que o número de QTL encontrados é sempre subestimado, devido ao fato de que dois QTL muito próximos podem aparecer como apenas um, se eles estiverem em associação (ligação entre alelos favoráveis à característica nos dois locos), ou ainda não serem detectados se os QTL estiverem ligados em repulsão (ligação entre alelo favorável em um loco e um desfavorável no outro loco).

O tamanho da população avaliada e o número de marcadores utilizados são fatores relevantes para se obter ligação verdadeira entre o marcador e o QTL. Falconer e Mackay (1996) definem desequilíbrio de ligação como qualquer desvio das frequências alélicas em relação às frequências esperadas sob independência, indicando a existência de associação entre locos, passando em conjunto para a próxima geração. Poucos marcadores esparsamente distribuídos diminuem as chances de se encontrar desequilíbrio de ligação entre marcador e QTL.

Para que detecção de QTL seja feita eficientemente, torna-se necessário a construção de um mapa genético com bom nível de saturação de marcadores moleculares, de dados de características oriundos de delineamentos genéticos adequados e uma boa precisão

experimental, além de um modelo estatístico-genético apropriado (Lynch e Walsh, 1998)

Para a identificação de QTL em populações experimentais ser bem sucedida, devem ser atendidas inicialmente duas premissas: (1) existência de marcadores informativos e (2) escolha de uma estrutura populacional adequada em que haja variação genética suficiente para detectar ligação entre um QTL segregando e um marcador genético (Deeb, 2002).

Ao contrário das características qualitativas, que apresentam padrão simples de herança, as características quantitativas, a maioria de interesse zootécnico, possuem variação contínua e são determinadas por genes com pequeno efeito aditivo e influenciados pelo ambiente. Entretanto, segundo Lande (1981), alguns desses genes podem explicar uma proporção relativamente grande da variação de determinada característica fenotípica, sendo possível localizar a região do genoma onde estes marcadores podem estar presentes e estimar a fração da variação fenotípica total devida a eles.

Outra grande vantagem do mapeamento de QTL é a possibilidade de tratar características quantitativas, que são afetadas por muitos genes, como se fossem características de herança simples (Tanksley et al., 1993).

2.3.DELINEAMENTO F2

Uma maneira de se gerar população com desequilíbrio de ligação é o cruzamento de linhagens que diferem em relação as suas frequências alélicas no loco do marcador e do QTL, ou seja, a escolha das linhagens parentais via de regra é feita pela divergência existente entre elas em relação as características sob estudo; assim, as associações presentes entre marcadores genéticos e a característica podem ser estudadas comparando-se o desempenho fenotípico de indivíduos F2 ou daqueles obtidos por retrocruzamento (Bovenhuis et al, 1997; Yonash et al., 2001).

Os acasalamentos mais comumente usados no mapeamento de QTL em animais são F2 e retrocruzamento (Liu, 1998). No entanto, é mais

interessante utilizar uma geração F2, obtida do inter cruzamento da F1, do que usar o retrocruzamento, porque, segundo Andersson e Andersson-Eklund (1998), na análise de ligação, um retrocruzamento é apenas mais eficiente do que um inter cruzamento quando se trata de marcadores dominantes. A partir do momento que se planeja usar marcadores de DNA codominantes, como é o caso dos microssatélites, um inter cruzamento fornece duas vezes mais meioses informativas, para os locos marcadores, do que um retrocruzamento.

Existem várias vantagens no uso de cruzamento entre populações divergentes em estudos delineados para identificação de QTL em animais domésticos: alelos de grande efeito segregando nos animais inter cruzados, aumento do poder nas análises estatísticas devido a alta heterozigiosidade dos QTL e o aumento do poder nas análises estatísticas uma vez que a fase de ligação entre marcadores e QTL são esperadas serem consistentes entre os animais (Andersson et al., 1998). O delineamento experimental F2 é mais usado quando o objetivo é cruzar duas populações divergentes e identificar os indivíduos superiores resultantes. A desvantagem da prática do uso de raças divergentes é que o QTL detectado pode não segregar na população comercial de interesse. De acordo com Hillel (1997), quando uma característica tem um padrão de herança poligênico, é preciso garantir suficiente variação genética na população experimental.

2.4. SELEÇÃO ASSISTIDA POR MARCADORES – MAS

O uso de Seleção Assistida por Marcadores Moleculares (MAS) baseia-se no princípio de que, se um gene ou conjunto de genes está associado a um marcador molecular identificável, então a seleção para este marcador será mais eficiente do que para a própria característica. O uso da MAS consiste de dois passos principais: identificação de associações entre locos marcadores e QTL e o uso destas associações para o desenvolvimento de populações melhoradas (Dudley, 1994). Entretanto, a MAS deve ser usada como uma ferramenta auxiliar e não

como substituta dos métodos tradicionais de melhoramento (Lande e Thompson, 1990).

O principal entrave levantado contra o sucesso da seleção assistida por marcadores em diversas espécies seria a ausência de desequilíbrio de ligação entre locos marcadores e QTL. Sabendo-se que a herdabilidade diminui com o aumento das gerações de seleção, poder-se-ia supor que o ganho com a MAS aumentaria com as gerações de seleção, mas isto não ocorre, pois o desequilíbrio de ligação entre os marcadores e os QTL é gradualmente desfeito com as recombinações. O melhor caminho é, portanto, mapear QTL em cada geração (Gimelfarb e Lande, 1994). Segundo Gibson (1994) há benefício na utilização da seleção assistida por marcadores, mas em alguns casos pode levar a severas conseqüências em longo prazo, como a diminuição ou nenhum ganho genético em função da fixação dos alelos.

A detecção de marcadores próximos a QTL aumentam o desequilíbrio de ligação disponível para seleção, sendo que, para ligações muito próximas, a seleção para os alelos marcadores correspondem à seleção para os QTL. Em geral, considera-se um marcador intimamente ligado a um QTL aquele que possui probabilidade de 5% ($P < 0.05$) ou menos de recombinação entre sua localização e a do QTL em um dado grupo de ligação (Edwards et al., 1991).

De acordo com Davis e De Nise (1998), há três estágios no desenvolvimento da MAS. O primeiro é o estágio de detecção, em que os polimorfismos de DNA são usados como marcadores para verificar o efeito e estimar a posição de supostos QTL segregando na população. O segundo estágio visa a validação dos QTL encontrados, ou seja, os marcadores ligados são testados em populações alvo para verificar sua segregação e sua fase de ligação. O terceiro estágio visa a implementação (ou uso comercial), em que os marcadores que se mostram preditivos são usados no cruzamento entre famílias para produzir uma base de dados genótipicos. Estes dados são, então, combinados com informações fenotípicas e de pedigree e utilizados na avaliação genética para a predição do mérito genético dos indivíduos dentro da população.

A identificação de genes pode levar ao aumento da eficiência de seleção no melhoramento animal, especialmente em características de baixa herdabilidade, ou naquelas que podem ser medidas somente após abate ou em apenas um dos sexos. Assim, segundo Plastow (2000), a identificação de genes influenciando características economicamente importantes seguida pela seleção assistida por marcadores, pode ser empregada em conjunto com métodos tradicionais de seleção para aumentar a acurácia da seleção e conseqüentemente, resultar em uma maior resposta à seleção. O tamanho desta resposta extra em geral, depende dos valores dos efeitos aditivos dos QTL marcados; quanto maiores os efeitos aditivos, maior o progresso genético obtido pela seleção assistida. Ainda de acordo com Plastow (2000), uma limitação ao uso da seleção assistida por marcadores seria a existência de poucos genes importantes realmente isolados, o fato de as características quantitativas serem governadas por vários genes e muitas das próprias funções biológicas desses genes ainda não estarem completamente identificadas.

2.5. MAPAS GENÉTICOS

Mapa genético de um animal ou planta pode ser definido como um modelo abstrato do arranjo linear de um grupo de genes e marcadores (Liu, 1998). É uma representação simplificada do genoma, onde a molécula de DNA de cada cromossomo é representada por marcas ordenadas mais ou menos espaçadas. Quando ocorre associação entre dois genes ou marcadores localizados em um mesmo cromossomo, e suas proporções genótípicas esperadas após cruzamento afastam-se das proporções Mendelianas, supõe-se que esteja ocorrendo ligação gênica, isto é, alelos de genes ou marcadores situados no mesmo cromossomo tendem a ser herdado em conjunto (Griffiths et al., 2002).

O mapeamento genético é fundamentado no desequilíbrio de ligação, na ligação gênica, nos eventos de recombinação e na função de mapeamento empregada. Griffiths et al. (2002) definem recombinação como a produção de genótipos obtidos por novas combinações dos alelos

parentais. Durante a meiose, ocorrem trocas de partes dos cromossomos parentais herdados no processo denominado *crossing-over*, o resultado dessa recombinação é o aparecimento de gametas recombinantes, a uma determinada freqüência, chamada de freqüência ou taxa de recombinação. As freqüências de recombinação representam as medidas de distância entre dois marcadores ao longo de um cromossomo, permitindo que esses marcadores sejam alinhados em um mapa genético (Lynch e Walsh, 1998). As freqüências de recombinação, porém não são aditivas, e a recombinação em um loco pode causar interferência em marcadores próximos (Liu, 1998). O número de recombinações é geralmente menor nos sexos heterogaméticos, portanto, em mamíferos o mapa genético da fêmea é maior do que o do macho.

Foram desenvolvidas funções de mapeamento apropriadas que relacionam medidas de distância genética entre dois marcadores com a taxa de recombinantes; utiliza-se como medida a unidade Morgan (M), ou mais comumente, o centiMorgan (cM). Várias funções de mapeamento distintas foram equacionadas, as mais empregadas nos mapas genéticos para animais e plantas são as funções de Haldane e Kosambi, esta última considera alguma interferência (Lynch e Walsh, 1998; Griffith set al., 2002).

2.5.1 PIGMAP

O projeto PIGMAP (Archibald et al., 1994) foi iniciado na Europa. Este programa foi designado para prover uma estrutura a qual estimulasse a coordenação e a colaboração do mapeamento de genes em suínos (<http://www.genome.iastate.edu/pig.html>)

O PigMap envolve 18 laboratórios europeus, além de sete outros laboratórios dos EUA, Japão e Austrália. O Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) deu início a dois processos: o primeiro é um grande projeto desenvolvido no Meat Animal Research Center em Clay Center, Nebraska; o outro é o National Animal Genome Research Program, desenvolvido sob direção do USDA a partir de 1993. A partir de

então, cientistas de entidades privadas e governamentais criaram o Swine Genome Technical Committee.

A construção de mapas genéticos com maior número de marcadores, por sua vez, possibilitou o uso e o desenvolvimento de métodos estatísticos mais sofisticados de mapeamento, que permitem maior precisão na localização dos QTL e a discriminação dos efeitos individuais dos mesmos. Várias contribuições a essa teoria seguiram-se após o advento dos marcadores moleculares (Geldermann, 1975, Soller et al., 1976; Edwards et al., 1987; Zeng, 1994, 1993, Mackay et al., 2001). Hoje, sabe-se que o genoma do suíno tem cerca de 3 bilhões de pares de base (pb) distribuído em 19 pares de cromossomo, e contém um número de genes codificantes similar aos humanos com cerca de 24.000 genes (<http://www.sanger.ac.uk/Info/Press/2006/060116.shtml-12/12/06>).

2.5.2. O Cromossomo 16 dos suínos – SSC16

No SSC16, existem vários genes mapeados de importância fisiológica que justificam seu estudo representados na Tabela 1. Os receptores alfa-adrenérgicos cardíacos (ADRA1A) quando ativados causam rapidamente mudanças em contractibilidade, nas propriedades electrofisiológicas e em respostas metabólicas do miocárdio (Benfey et al., 1990). Os agonistas alfa-adrenérgicos estimulam metabolismo de fosfoinosítídeos cardíacos (Brow et al., 1985), ativam as glicogenólises (Clark et al., 1984), induzem a efeitos inotrópicos positivos, os quais estão relacionados a aumento dos níveis de Ca^{2+} citosólico livre (Terzic et al., 1992) ou com um aumento na resposta de miofilamentos para Ca^{2+} (Puceat et al., 1992) e influenciam, em cascata outros efeitos agudos no metabolismo cardíaco intermediário (Endoh et al., 1991). Os receptores alfa-adrenérgicos são subdivididos em alfa-1 e alfa-2. A estimulação de receptores alfa-1 produz contração da musculatura lisa dos vasos, ocasionando como principal efeito hemodinâmico a redistribuição do débito cardíaco para coronárias e circulação cerebral, em detrimento dos territórios muscular esquelético, renal e mesentérico. Os receptores pré-

sinápticos alfa-2 inibem a liberação de noradrenalina, enquanto os pós-sinápticos levam à constrição de vasos venosos de capacitância.

Tabela 1 – Genes mapeados no SSC16

Sigla	Gene
ADRA1A	Receptor Adrenérgico α 1 A (AF345498)
GHR	Receptor do Hormônio do Crescimento
HSPB3	Porcine EST (AJ301098) Proteína do Choque Térmico 27KD
NPR3	Receptor C Peptídeo Natriurético
PRLR	Receptor de Prolactina
TCP	Porcine EST (F14833) gene da Proteína Chaperona TCP20

Fonte: <http://www.toulouse.inra.fr/lgc/pig/cyto/gene> acessado em 12/12/06

O hormônio de crescimento (GH), o fator de crescimento semelhante a insulina-1 (IGF-I) e uma enorme variedade de moléculas afins formam um eixo regulador do crescimento pré e pós-natal (Boguszewski, 2001). Na maioria das espécies, inclusive suínos (Buonomo e Baile, 1991), a restrição nutricional induz a diminuição do crescimento e é acompanhado por um aumento do hormônio de crescimento (GH) no plasma, (Soliman et al. 1986; Vance et al. 1992). A expressão do gene do receptor hepático de hormônio de crescimento (GHR) é diminuída por uma redução da energia nutricional em ratos (Straus e Takemoto, 1990a) e em suínos (Dauncey et al., 1994; Weller et al., 1994) havendo resposta parcial por resistência de GH em animais com alimentação restrita. Mas restrição de proteína tem pequeno efeito na expressão de GHR (Straus e Takemoto 1990a). Os mecanismos que estão envolvidos na regulamentação diferencial do gene de GHR hepático

por energia e proteína ainda não são totalmente compreendidos. Os efeitos de proteína dietética e administração de hormônio de crescimento influenciam na expressão mRNA de IGF-I e GHR no fígado, músculo do esqueleto e tecido gorduroso de suínos em crescimento (Brameld et al., 1996). Em geral, aumentando a taxa de crescimento por meio do aumento da disponibilidade de energia ou entrada de proteína existe uma associação com expressão de GHR aumentada no fígado, mas diminui a expressão de GHR em músculo e tecido gorduroso (Brameld et al., 1999).

A prolactina (PRL) é um hormônio essencial para o sucesso reprodutivo. Seu receptor (PRLR) tem sido detectado em vários tecidos incluindo cérebro, ovário, placenta e útero de diversas espécies domésticas (Kelly et al., 1989). O gene PRLR foi mapeado em suínos no cromossomo 16 e seu loco está ligado a três marcadores: S0006, GHR e S0077, na região 16q1.4 ou 16q2.2-2.3 (Vicent et al., 1997). Alonso et al. (2003), ao estudarem o efeito do gene do receptor de prolactina sobre características quantitativas de interesse econômico em suínos, concluíram que este gene poderia ser utilizado como um marcador molecular para o ganho de peso médio diário. Os PRLR e os GHR consistem em uma cadeia de polipeptídios com uma região transmembrana simples, onde a região extracelular contém cisteínas ligadas a pontes dissulfeto e sítios para glicosilação, já a parte intracelular que media ações biológicas apresentam considerável heterogeneidade de tamanho. O alto grau de homologia é demonstrado entre a parte extracelular destes receptores e receptores de um grande número de citocinas, interferons e fatores de crescimento que juntos formam a família de receptores chamados citocinas/ hormônio do crescimento / família do receptor de prolactina (Shibeli et al., 1993).

As HSPs (*Heat shock proteins*) têm um papel crucial na recuperação de células que sofreram estresse protegendo-as de subseqüentes injúrias. Essa proteção está relacionada com a habilidade destas proteínas em reorganizar polipeptídeos, regiões não estruturais de proteínas e a extensão hidrofóbica de aminoácidos. Translocando ou reenovelando proteínas desnaturadas por estresse e prevenindo agregação irreversível destas com outras proteínas nas células (Parsell e

Lindquist, 1993; Bukau e Horwich, 1998; Morimoto, 1998). As expressões MKBP/HSPB2 (MKBP- *protein kinase for myotonic dystrophy juntamente com HSP*) e HSPB3 são induzidas durante diferenciação de músculo por controle da família MyoD, sugerindo que MKBP /HSPB2 e HSPB3 representam um sistema adicional próximo relacionado com a função do músculo, ajudando a manter a integridade desses.

O peptídeo atrial natriurético (ANP) e o peptídeo natriurético tipo B (BNP) pertencem à família dos peptídeos natriuréticos, sendo capazes de desencadear ações sobre o sistema circulatório como hipotensão, diurese, inibição da liberação e ação de vários hormônios incluindo a aldosterona, angiotensina II, endotelinas, e vasopressina (VP) (Reis, 2003). Enquanto a angiotensina II estimula a liberação da VP, o ANP inibe (Fitzsimmons et al., 1994). A VP, também conhecida como hormônio antidiurético (ADH), é um hormônio hipotalâmico com ação nas células renais, hepatócitos e células vasculares, produzindo antidiurese, aumentando a gliconeogênese e atuando como um importante vasoconstritor (Sachs et al., 1969).

As proteínas nas células requerem ajuda de chaperonas moleculares (TCP) em seus ciclos de vida para manterem suas estruturas corretamente dobradas e em conformação funcional durante a síntese de proteínas ou durante a recuperação de estados desnaturados, as chaperonas de diversos tipos se unem a polipeptídios recém sintetizados nos ribossomos, à proteínas que atravessam as membranas de organelas ou à proteínas que estão em fase de desnaturação. Essa união em inúmeros casos desempenha um papel protetor importante que evita que as proteínas alcancem um estado de agregação irreversível (Kubota et al., 1994).

A presença de genes de importância fisiológica no cromossomo 16 possibilitou a detecção de QTL para diferentes características. As características, a posição do QTL e publicações que identificaram QTL no SSC16 estão apresentados na Tabela 2. Na Figura 1 estão representados os mapas genéticos e físicos do SSC16.

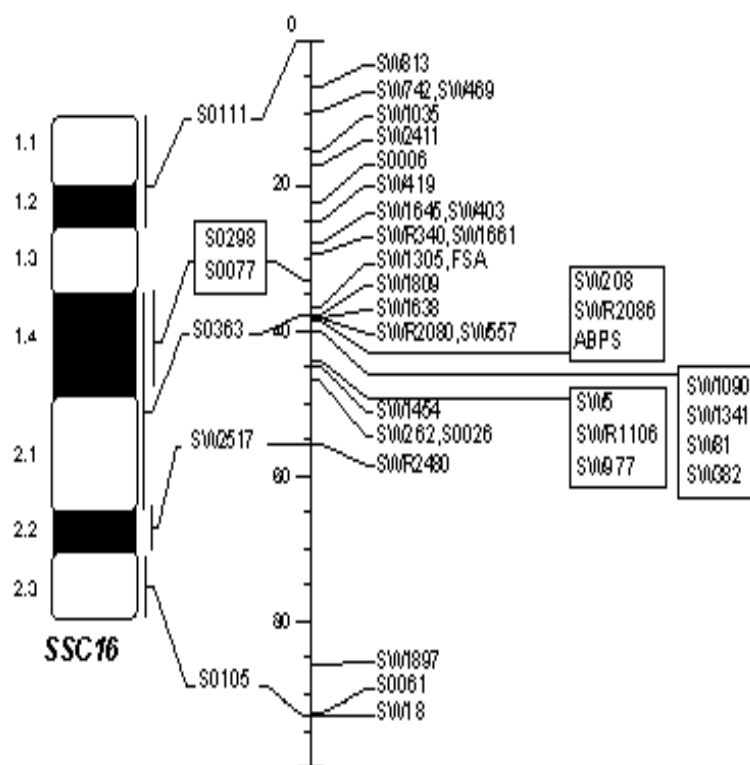


Figura 1 – Mapas físico e genético do SSC16

Fonte: <http://www.animalgenome.org/pigs/maps/marcmmap.html> acessado em 12/12/2006)

Tabela 2- Estão apresentadas as características, a posição do QTL em cM e publicações que identificaram QTL no SSC16

Característica	Posição (cM)	Publicações
Dressing	2	Pierzchala et al. 2003
LSI	3 ² - 5 ³	Knott et al. 1998
FEEDIN	7	Pierzchala et al. 2003
ADG	8	Pierzchala et al. 2003
HAMP	15	Pierzchala et al. 2003
ADG1	31	Bidanel et al. 2001
pH 24	32,9	Pierzchala et al. 2003
W3w	34	Bidanel et al. 2001
WFH/WC	83	Karlskaw-Mortensen et al. 2005
pH 45	109,8	Pierzchala et al. 2003

Fonte: <http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/SS/viewmap> acessado em 12/12/06
² macho, ³ fêmea

Características: Dressing – rendimento de carcaça (%), LSI - comprimento de intestino (cm), FEEDIN - consumo de ração (Kg/day), ADG - Média do ganho de peso (Kg/day), HAMP – Peso do pernil direito (kg), ADG1 – média do ganho de peso do nascimento aos 3 meses de idade (g.d⁻¹), pH24 - pH 24 horas após o abate, W3w – peso com três semanas de idade (Kg), PP - peso total do pernil (Kg); WFH/WC - razão do peso do pernil com gordura / peso da metade da carcaça pH45 - pH 45 minutos após o abate.

Knott et al. (1998) encontraram QTL sugestivos para comprimento de intestino delgado ($F=6,9$) no SSC16 utilizando uma população de 199 animais F2 (26 famílias) formada a partir de machos selvagem Europeu e fêmeas da raça Large White. Os animais foram genotipados para 240 marcadores com distância média de 23 cM espalhados nos 18 cromossomos autossomos e no cromossomo X. O QTL para comprimento de intestino foi encontrado na posição de 3 cM para fêmeas e a 5 cM para machos, o mapa de ligação foi construído com o programa CRIMAP reportado por Mark-Lund et al. (1996).

Bidanel et al. (2001), em seu estudo para detecção de QTL para crescimento e deposição gordura, a partir de uma população F2 de 530 machos e 570 fêmeas formada a partir das raças suínas Meishan e Large White, encontraram QTL sugestivos ($P<0,05$) para as características peso às três semanas de idade e média do ganho de peso medido do nascimento até três semanas de idade, localizados na posição de 34 e 31 cM, respectivamente. Os animais foram genotipados para o complexo maior de histocompatibilidade e para 123 marcadores microssatélites distribuídos nos 18 cromossomos autossômicos e o cromossomo X, espaçados com distância média 22 cM. Foi considerado na análise de QTL o mapa de ligação das distâncias médias entre os sexos construído com o programa CRIMAP.

Pierzchala et al. (2003), analisando QTL em três populações F2 formadas a partir do cruzamento das raças de suínos Meishan (M), macho de selvagem europeu (W) e Pietrain (P), encontraram QTL para ganho diário ($F=7,5$) na posição de 6 cM, consumo de alimento ($F=5,4$) na posição de 7 cM, peso do pernil ($F=5,8$) na posição de 15 cM para os animais formados pelo cruzamento M X P; e QTL para pH 45 minutos ($F=8,6$) e 24 horas ($F=6,6$) após abate para os animais formados pelo cruzamento W X P, na posição de 32,9 e 109,8 cM, respectivamente. Os autores utilizaram cinco microssatélites, neste cromossomo (S0026, S0061, S0077, SW419, SW1035), com distância média entre os marcadores de 28,2, 27,5 e 31,0 cM para as famílias M X P, W X P e W X M, respectivamente.

Karlskaw-Mortensen et al (2005), ao pesquisarem a existência de QTL em 462 animais F2 formados a partir da combinação do cruzamento e retrocruzamento entre animais das raças Hampshire e Landrace, verificaram a presença de QTL ($F=8.9$) para as características razão do peso do pernil com gordura / peso da metade da carcaça na região de 83 cM no SSC16.

2.5.3. O Cromossomo 17 de suínos – SSC17

Assim como no SSC16, no SSC17 existem vários genes de importância fisiológica que estão apresentados na Tabela 3.

Adenosina deaminase (ADA) é uma denominação genérica dada a um grupo de enzimas com pesos moleculares distintos, que possuem função química semelhante no metabolismo das purinas, catalisando a conversão da adenosina e da desoxiadenosina em inosina e desoxinosina (Stiehm et al., 1997). Existem várias isoformas de ADA, as mais proeminentes são ADA1 e ADA2. A ADA1 é uma isoenzima encontrada em todas as células com altas concentrações em linfócitos e monócitos, enquanto a isoenzima ADA2 encontra-se somente em monócitos (Ungerer et al., 1992).

Tabela 3- Genes mapeados no SSC17

Sigla	Gene
ADA	Adenosina Deaminase
CSNK2A1	Porcine EST (z81279) cadeia da caseína quinase II α
MTNR1A	Receptor de Melatonina
PLTP	Proteína de transferência de fosfolipídio

Fonte: <http://www.toulouse.inra.fr/lqc/pig/cyto/gene> acessado em 12/12/06

A Caseína quinase II (CSNK2A1) é uma ubiquinona serina / quinase de treonina encontrada em eucariotos. Os substratos de CSNK2A1 incluem proteínas citoesqueléticas como cadeias de miosina, troponina - T, b-tubulina, e MAP-1B (Allende et al., 1995). A função de CSNK2A1 implica na regulamentação do processo de ciclo celular, divisão celular e sinal de tradução (Litchfield et al., 1993; Pepperkok, et al., 1994). Embora a maioria de CSNK2A1 celular localize-se no núcleo, anticorpos aplicados contra CSNK2A1 também foram localizados no centróssoma (Krek et al., 1992). Os estudos de imunolocalização indicam que uma população de CSNK2A1 celular é associada com o aparato de fuso de divisão celular (Krek et al., 1992; Yu et al., 1991).

A melatonina é um hormônio produzido pela glândula pineal e está relacionada com a regulação de funções reprodutivas e modulação do ritmo circadiano em mamíferos. Receptores de Melatonina (MTNR1A) foram identificados na área do nervo pré-óptico, córtex cerebral, e tálamos de mamíferos (Reppert e Weaver, 1995) e pertencem à super-família de proteína G. Eles modulam um largo número de funções fisiológicas incluindo regulação do ritmo circadiano e reprodução sazonal. A síntese da melatonina inicia-se com a serotonina, que é acetilada a N-acetilserotonina. As enzimas responsáveis por estas duas fases são a arilalquilamina N-acetiltransferase (NAT; EC 2.3.1.87) e a hidroxindol-O-metiltransferase (HIOMT, EC 2.1.1.4). A enzima NAT apresenta um robusto ritmo diário, atingindo concentrações 100 vezes superiores durante as horas noturnas, quando comparado ao período diurno. O ritmo da segunda enzima é menos evidente, mas a HIOMT participa da regulação sazonal da produção de melatonina (Ribelayga et al., 2000).

A proteína de transferência de fosfolípido (PLTP) tem como função facilitar a transferência de fosfolípidos de lipossomas ou isolados de lipoproteínas de baixa densidade em lipoproteínas de alta densidade. (Cheung et al., 1996). As lipoproteínas de alta densidade (HDLs) são consideradas anti-aterogênicas porque elas mediam transporte de colesterol de células periféricas para o fígado para excreção e degradação. Um passo importante neste processo de transporte reverso

de colesterol é transformar o colesterol celular em partículas pequenas (apolipoproteínas), pobres em lipídios, designadas por β -HDL. Duas proteínas de transferência de lipídios: a colesteril transferase (CETP) e fosfolípido transferase (PLTP), foram implicadas na formação de β -HDL (Lie et al., 2001).

Topoisomerases representam um papel essencial no metabolismo de DNA celular (Howard et al., 1994). As DNA topoisomerases são enzimas envolvidas no controle das diferentes formas topológicas do DNA, sendo essenciais nos mecanismos de replicação e transcrição, viabilizando o crescimento celular. Essas enzimas catalisam a isomerização topológica por meio da quebra transitória de uma ou ambas as fitas do DNA de hélice dupla. As DNA topoisomerases II catalisam reações dependentes de ATP incluindo o relaxamento do DNA super-helicoidal, o anelamento e desanelamento do DNA (Capranico, 1997). A enzima tem ação catalítica nos genes caracterizados por alta taxa de transcrição e grandes níveis de topoisomerase I se encontram dentro do citosol do nucléolo (Transk e Muller, 1988).

A existência de genes de importância fisiológica no cromossomo 17 possibilitam a detecção de QTL para diferentes características em diversas populações experimentais. As características, a posição do QTL e publicações que identificaram QTL no SSC17 estão apresentados na Tabela 4. Na figura 2 estão representados os mapas genéticos e físicos do SSC17.

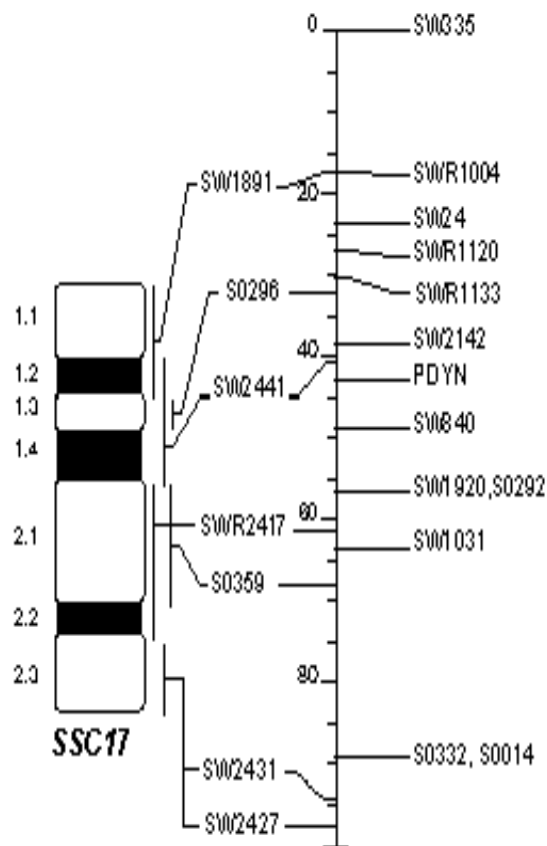


Figura 2- Mapas genético e físico do SSC17

Fonte: <http://www.animalgenome.org/pigs/maps/marcmmap.html>
 acessado em 12/12/06).

Tabela 4- Estão apresentadas as características, a posição do QTL em cM e publicações que identificaram QTL no SSC17.

Característica	Posição (cM)	Publicações
ADG	5,0	Pierzchala et al. 2003
10THRIBBF	26,4	Pierzchala et al. 2003
CRCL	30	Karlskov-Mortensen et al. 2005
EFATSHO	38,4	Pierzchala et al. 2003
ENDWT	46,4	Pierzchala et al 2003
EFATHAM	49,4	Pierzchala et al. 2003
CRCL	62,3	Pierzchala et al. 2003
MCOLOR	82	Malek et al. 2001
MCOLORL ²	82	Malek et al. 2001
MCOLORL ³	82	Malek et al. 2001
FP	88,3	Pierzchala et al. 2003
LRIBF	89,3	Pierzchala et al. 2003

Fonte: <http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/SS/viewmap> acessado em 12/12/06
 Características: ADG – média de ganho diário (g/dia), 10THRIBBF - área de gordura no músculo longissimus dorsal na 13° /14° costelas (cm²), CRCL –comprimento de carcaça (cm), EFATSHO - peso da gordura externa na paleta (Kg), ENDWT – peso vivo no abate (Kg), EFATHAM – peso da gordura externa no pernil (Kg), MCOLOR – escore da cor; MCOLORL² – (escore da cor no sistema HUNTER LAB); MCOLORL³ – (escore da cor no sistema MINOLTA LAB); FP – porcentagem de gordura (%); LRIBF - profundidade da espessura de toucinho no músculo longissimus dorsal na 13° /14° costelas (mm).

Malek et al. (2001), ao analisarem QTL no genoma de 525 animais F2, utilizando 125 microssatélites encontraram QTL significativos para as características escore da cor localizados posição de 82 cM.

Pierzchala et al. (2003) em estudos de mapeamento de QTL no SSC17 de suínos , em três populações experimentais formadas a partir do cruzamento Meishan (M) X Pietrain (P), varrão selvagem europeu (W) X Pietrain (P) e varrão selvagem europeu (W) X Meishan (M), encontraram nos animais F2 formados a partir M X P, QTL significativo (F= 5,4) para: porcentagem de carne na posição de 88,3 cM, profundidade da espessura de toucinho no músculo longissimus dorsal na

13°/14° costelas (F= 5,6) na posição de 89,3 cM, peso da gordura externa no pernil (F= 6,2) na posição de 49,4 cM, área de gordura no músculo *longissimus dorsai* na 13° /14° costelas (F= 6,8) na posição de 26,4 cM, peso da gordura externa na paleta (F= 7,6) na posição de 38,4 cM, peso vivo no abate (F= 8,1) na posição de 46,4 cM, comprimento da carcaça (F= 8,3) na posição de 62,3 cM. Para a população formada a partir do cruzamento W X P foi encontrado um QTL significativo (F= 5,5) para ganho diário na posição de 5 cM.

Karlskov-Mortensen et al. (2005), em seu estudo de análise de QTL no genoma de 462 animais F2 provenientes do cruzamento de suínos das raças Hampshire e Landrace, encontraram QTL significativo (F=25,2) para comprimento de carcaça na posição de 30 cM.

2.5.4. O Cromossomo 18 de suínos – SSC18

O SSC18, apesar de ser o menor dentre o complemento cromossômico suíno, também apresenta importantes genes de interesse fisiológico apresentados na Tabela 5.

O canal cloro voltagem-dependente (CLCN1) é responsável por manter o potencial de membrana em músculo esquelético (Bretag et al., 1987). Estudos de hiperexcitabilidade, onde há um aumento na condução de sódio e uma diminuição na condução do cloro de membranas musculares seguidas de contrações voluntárias, concluíram que indivíduos hiperexcitabilizados poderiam chegar a um quadro de miotonia (incapacidade de relaxamento após contração muscular). Outros estudos concluíram que mutações no canal de cloro têm se mostrado responsável por miotonia hereditária em ratos (Steineyer et al., 1999; Gronemeier et al., 1994) e em humanos (Koch et al., 1992; Lorenz et al., 1994).

Tabela 5 – Genes mapeados no SSC18

Sigla	Gene
CLCN1	Canal Cloro 1 músculo esquelético
GHRHR	Receptor do hormônio liberador do hormônio de crescimento
IGFBP3	Proteína ligadora 3 do fator de crescimento semelhante a insulina
LEP	Leptina
NPY	Neuropeptídeo Y
PGAM2	Porcine EST (z98802) Fosfoglucomutase músculo esquelético

Fonte: <http://www.toulouse.inra.fr/lgc/pig/cyto/gene> acessado em 12/12/06

O receptor do hormônio liberador do hormônio de crescimento (GHRHR) age em receptores específicos na pituitária anterior para estimular a síntese e a liberação de GH (Matsubara et al., 1995). O receptor é membro dos receptores proteína-G contendo sete domínios transmembrana, os quais ativam a proteína quinase adenilato ciclase-cAMP (Mayo, 1992). O GHRHR é um receptor associado à proteína G, codificado por um gene de 13 éxons, que possui um domínio extracelular, sete domínios transmembrana e um domínio intracelular (Gaylinn et al., 1993).

A proteína ligadora 3 do fator de crescimento semelhante a insulina (IGFBP-3) é o IGFBP mais abundante, responsável pela ligação da maioria dos IGFs, em especial a IGF-I; e está normalmente associada a um complexo ternário associada a IGF-I e as ALS (*acid-labile subunit*) (Jones e Clemmons, 1995). IGFBP-3 têm múltiplas funções regulatórias de crescimento celular (Rechler et al., 1997), seus níveis dependem do hormônio de crescimento, e a IGFBP-3 deve ser avaliada junto com a IGF-I. As IGFs são transportadas para as células alvo em complexo com as IGFBPs, diferentemente da insulina, o que prolonga sua meia-vida e modula sua interação com a superfície de membrana dos receptores. As

IGFBP-1 e as IGFBP-6 possuem capacidade de ligação 10 vezes maior a IGF-I em relação à IGF II, enquanto as demais IGFBPs (Jones et al., 1995; Tatar et al., 2003) têm igual afinidade às IGFS. Nenhuma das IGFBPs se liga especificamente à insulina (Jones et al., 1995; Sheppard, 2004)

A leptina (LEP) é sintetizada principalmente no tecido adiposo branco, mas também no epitélio gástrico e na placenta. Os níveis plasmáticos de leptina são fortemente correlacionados com o RNAm de leptina e com a massa do tecido adiposo (Pelleymounter et al., 1995). A expressão da leptina é influenciada por vários fatores (Ahima et al., 2000). Além de atuar no controle de ingestão de alimentos, na termogênese e na ação da insulina, atua também na regulação da expressão e da secreção de múltiplos neurotransmissores, e hormônios hipotalâmicos, incluindo o neuropeptídeo Y, o hormônio de liberação de gonadotrofinas, o hormônio de liberação do hormônio de crescimento e a somatostatina (Barb et al., 2001). O loco ob (obeso) é necessário para a produção de um fator humoral de saciedade e o loco db (diabetes) codifica uma molécula necessária para a resposta a este fator (Zhang et al., 1994; Tartaglia et al., 1995). Em camundongos, mutações no gene ob causam hiperfagia, obesidade mórbida precoce, hipotermia, decréscimo do gasto energético, hiperinsulinemia e infertilidade decorrente de hipogonadismo hipotalâmico. O produto do gene ob foi chamado de leptina (do grego leptos = magro), porque quando injetado em animais leva à redução da ingestão de alimento, diminuição de peso corporal e de gordura corporal, bem como à correção de todos os distúrbios metabólicos associados à obesidade (Halaas et al., 1995; Pelleymounter et al., 1995).

No hipotálamo, há dois grandes grupos de neuropeptídeos envolvidos nos processos orexígenos e anorexígenos (Sainsbury et al., 2002). O neuropeptídeo Y (NPY) e o peptídeo agouti (AgRP) pertencem ao grupo dos neuropeptídeos orexígenos. O NPY é largamente distribuído nas regiões do cérebro e é um dos neuropeptídeos mais abundantes do sistema nervoso, tanto em nível central como periférico. Ao contrário da leptina, o NPY é estimulador de consumo e inibidor da secreção de gonadotrofina (Parrot et al., 1986). A síntese do NPY é inibida

no hipotálamo, pela atuação da leptina (Stephens et al., 1995; Schwartz et al., 1996). A via do NPY é ativada em resposta aos sinais associados com o declínio das reservas de gordura. Esta resposta consiste num aumento da expressão do gene do NPY e esta resposta é imediata pelo ao menos em parte, por meio da redução do feedback negativo da insulina e da leptina (Woods et al., 1998).

A fosfoglucomutase (PGM) catalisa o interconversão de glicose 1-fosfatase e glicose 6-fosfatase e assim tem um papel essencial na glicólise e gluconeogenese (Whitehouse et al., 1992). A enzima PGAM (Fosfoglucomutase músculo esquelético) em humanos é codificada por meio de três marcadores autossomais não ligados, designados PGM1, PGM2 e PGM3 (Parrington et al. 1968; McAlpine et al., 1990), e há ainda a evidência em humanos de um quarto loco expresso no leite (Cantu e Ibarra., 1982). É assumido que os marcadores surgiram por meio da duplicação de gene e evoluíram separadamente para formação das isoenzimas de hoje, possuindo distintas propriedades, como tamanho molecular, distribuição de tecido, termostabilidade (McAlpine et al., 1970) e especificidade de substrato (Quick et al., 1974). As múltiplas isoenzimas, atribuíveis a múltiplos marcadores de PGM têm sido identificadas em um largo número de espécie e é evidente que a duplicação inicial do PGM aconteceu em um passado distante evolutivo (Whitehouse et al., 1992).

No cromossomo 18 foi possível a detecção de QTL para diferentes características em diversas populações experimentais, as características, a posição do QTL e publicações que identificaram QTL no SSC18 estão apresentados na Tabela 6. Na Figura 3 estão representados os mapas genético e físico do SSC18.

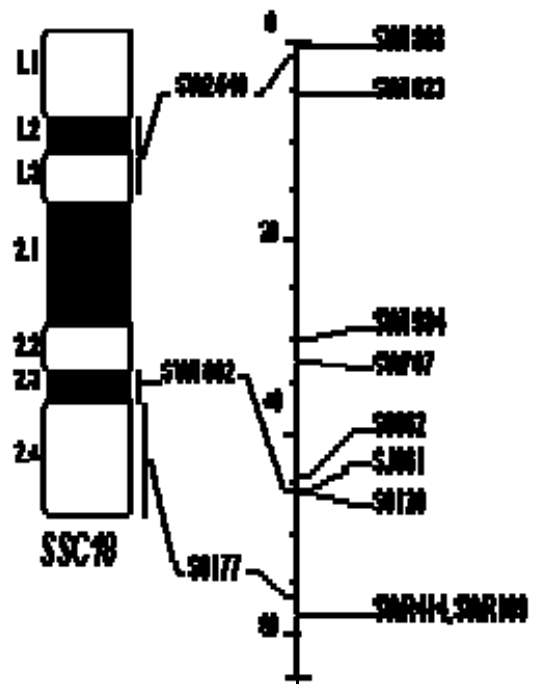


Figura 3 – Mapas genético e físico do SSC18
 Fonte: <http://www.animalgenome.org/pigs/maps/marcmmap.html>
 acessado em 12/12/2006.

Tabela 6 - Estão apresentadas as características, a posição do QTL em cM e publicações que identificaram QTL no SSC18.

Característica	Posição (cM)	Publicações
LIVERWT	6,0	Dragos-Wendrich et al. 2003
DR IPL	24	De Koning et al. 2001
M COLORL	26	Malek et al. 2001
DRESSING	33,4	Dragos-Wendrich et al. 2003
LEANP	34,4	Dragos-Wendrich et al. 2003
FP	36,9	Dragos-Wendrich et al. 2003
pHI	37	Van Wijk et al. 2006
FCONV	54,2	Dragos-Wendrich et al. 2003
PH24	55,5	Dragos-Wendrich et al. 2003

Fonte: <http://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/SS/viewmap> acessado em 12/12/06)

Características: LIVERWT – peso do fígado (g), DR IPL – perda por gotejamento (%), M COLORL-escore da cor no sistema MINOLTA LAB; DRESSING – rendimento de carcaça (%), LEANP – porcentagem de carne magra (%), FP – razão de gordura na carne (%), FCONV - taxa de conversão alimentar (KG/KG); PH 24 –pH 24 horas após o abate.

De Koning et al. (2001), em seus estudos de detecção de QTL para características de qualidade de carne, encontraram QTL sugestivo ($F=6,2$) na posição de 24 cM no SSC18, utilizando 785 animais F2 provenientes do cruzamento de suínos da raça Meishan X suínos comerciais holandeses.

Malek et al. (2001), estudando QTL no genoma de 525 animais F2 formadas a partir do cruzamento de suínos machos da raça Berkshire e fêmeas Yorkshire utilizando 125 marcadores cobrindo todo o genoma, encontraram QTL significativo para qualidade de carne (cor da carne) na posição 26 cM ($F= 6,40$).

Dragos-Wendrich et al. (2003), ao estudarem características quantitativas, em três famílias de suínos formadas pelos cruzamentos: Meishan (M) X Pietrain (P), macho selvagem europeu (W) X Pietrain (P) e, macho selvagem europeu (W) X Meishan (M), encontraram QTL significativos na família formada por M X P na posição de 55,5 cM para a característica pH 24 horas após abate ($F= 8,3$). E na família W X M QTL

para as características: taxa de conversão alimentar (F= 8,9) na posição 54,2 cM, peso do fígado (F = 8,6) a 6 cM, rendimento de carcaça (%) (F= 8,0) na posição de 33,4 cM, porcentagem de carne magra (F= 6,6) na posição 34,4cM, razão de gordura na carne (F= 6,2) na posição de 36,9cM.

Van Wijk et al. (2006), ao investigando a presença de QTL em uma população formada a partir de suínos linha sintética Pietran/Large White e fêmeas comerciais, encontraram QTL para pH inicial na posição de 37 cM. O mapa de ligação da população foi construído com o programa CRIMAP, o SSC18 foi mapeado com 3 marcadores microssatélites.

3.MATERIAL E MÉTODOS

3.1.POPULAÇÃO EXPERIMENTAL

A formação das população por meio de delineamento F2 e a coleta dos dados fenotípicos foram realizados na Granja de Melhoramento de Suínos do Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG, Brasil, no período de novembro de 1998 a julho de 2001.

Foi construída uma população F2 proveniente do cruzamento de dois varrões (identificados C e J) da raça naturalizada Brasileira Piau com 18 fêmeas originadas de linhagem desenvolvida na UFV pelo acasalamento de animais de linha comercial (Landrace x Large White x Pietrain) selecionados para desempenho. A geração F1 nasceu entre os meses de março e maio de 1999. Dentre os machos F1 foram selecionados ao acaso 11 varrões, provenientes de diferentes leitegadas, que foram cruzados (monta natural) com 54 fêmeas. Estes animais foram acasalados entre os meses de fevereiro e outubro de 2000, para a produção da geração F2, a qual nasceu entre junho de 2000 e fevereiro de 2001. Assim, foram obtidos cerca de 800 animais F2, divididos em cinco lotes:

lote 1 = animais nascidos entre 20/06/00 a 03/07/00;

lote 2 = animais nascidos entre 03/08/00 a 23/08/00;

lote 3 = animais nascidos entre 16/09/00 a 01/11/00;

lote 4 = animais nascidos entre 30/11/00 a 25/12/00;

lote 5 = animais nascidos entre 19/01/01 a 12/02/01.

Os três primeiros lotes foram constituídos de animais nascidos de matrizes de primeira parição e os demais, de segunda parição.

Ao nascimento, os animais foram identificados individualmente por meio do sistema de marcação australiano (mossa nas orelhas), pesados, submetidos ao corte de dentes e a aplicação de antibióticos. No terceiro dia receberam ferro injetável e, por volta de 10 dias de idade, os machos foram castrados. Os animais foram desmamados aos 21 dias de idade, quando foram novamente pesados e transferidos para a creche, onde ficaram até 60 dias de idade, depois foram transferidos para o setor de cria/ recria. Dos 77 aos 105 dias de idade, os animais foram submetidos ao teste de conversão alimentar individual.

O abate dos animais foi realizado quando o peso médio do lote atingia 65 kg de peso vivo e em média aos 148 dias de idade. Antes do abate, os animais permaneceram em dieta líquida por 18 horas.

Ao abate, os animais foram submetidos à insensibilização elétrica, posicionando-se os eletrodos do insensibilizador (Sulmaq, Modelo 7654) na porção dorsal do pescoço, aplicando-se uma voltagem de 300 volts, por cerca de 5 segundos. Imediatamente após a insensibilização foi realizada a sangria pela punção do coração por meio de inserção de objeto ponte-agudo sob a axila esquerda do animal. Após depilação por chamuscamento, as carcaças foram, então, suspensas pelas patas traseiras, eventradas, evisceradas, lavadas, serradas longitudinalmente, inclusive a cabeça, e pesadas. A meia-carcaça direita de cada animal foi resfriada a uma temperatura de 4°C, por 24 horas. Após este período, foi realizada a dissecação da carcaça para se obter os dados das características de cortes.

3.2.DADOS FENOTÍPICOS

As seguintes características de desempenho foram mensuradas na geração F2: conversão alimentar (CA) dos 77 aos 105 dias, consumo de ração (CR) dos 77 aos 105 dias; ganho de peso médio diário (GPD); número de tetas (NT); peso ao nascer (PN); peso aos 21 dias (P21); peso aos 42 dias (P42); peso aos 63 dias (P63); peso aos 77 dias (P77); peso aos 105 dias (P105); peso ao abate (PA) e idade ao abate (IDA) aos 65 kg de peso médio vivo. O número de observações, as médias, os desvios-padrões e os valores máximos e os mínimos destas características, obtidos por meio do PROC MEANS do SAS (2000) são apresentados na Tabela 7.

Tabela 7– Número de observações (N), média, desvio padrão e valores mínimos e máximos para as características estudadas.

Característica	N	Média	Desvio padrão	Mínimo	Máximo
CA	591	2,79	0,65	1,99	4,88
CR	598	39,80	8,35	13,54	59,07
GPD	591	0,53	0,13	0,01	0,97
NT	800	13,16	1,28	9,00	17,00
PN	800	1,20	0,28	0,43	2,13
P21	665	4,87	1,18	1,15	8,69
P42	665	8,24	1,98	1,95	17,86
P63	656	16,21	3,43	3,72	26,53
P77	602	21,42	4,38	6,05	34,50
P105	595	36,26	6,74	11,25	55,00
PA	510	64,74	5,62	39,09	79,50
IDA	521	147,94	10,61	116,00	192,00

Características: CA - conversão alimentar dos 77 aos 105 dias (Kg/Kg), CR - consumo de ração dos 77 aos 105 dias (Kg), GPD - ganho de peso médio diário dos 77 aos 105 dias (Kg); NT - número de tetas (número); PN - peso ao nascer (Kg); P21, P42, P63, P77 e P105 - peso aos 21, 42, 63, 77 e 105 dias de idade (Kg), respectivamente; PA - peso ao abate (KG); e IDA - idade ao abate aos 65 kg de peso vivo (dias).

As características de carcaça em estudo foram divididas em dois grupos: 1) carcaça, órgãos internos e vísceras e 2) cortes de carcaça em seguida ao abate.

Desta forma, as seguintes características foram avaliadas na meia-carcaça direita na geração F2: peso de carcaça com cabeça e pés (PCARC), rendimento de carcaça com cabeça e pés (RCARC),

comprimento de carcaça pelo método brasileiro (MBCC) e pelo método americano (MLC); espessura de toucinho: nas posições ETSH (maior espessura de toucinho na região da copa, na linha dorso-lombar), ETUC (espessura de toucinho imediatamente após a última costela, na linha dorso-lombar), ETUL (espessura de toucinho entre a última e a penúltima vértebra lombar, na linha dorso-lombar), ETL (menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar) e ETO (espessura de toucinho imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar).

A meia carcaça direita foi resfriada por 4°C por 24 horas e então se procedeu a sua dissecação para se obter os dados referentes as características de cortes e órgãos internos: profundidade de lombo, diâmetro do músculo *Longissimus dorsi* na região da última costela a 6,5 cm da linha dorso lombar, a partir de um corte transversal no carré (PROLOMB) e a área de olho-de-lombo (AOL). Esta foi medida em triplicata com auxílio de um planímetro, no decalque vegetal tomado da seção transversal do músculo *Longissimus dorsi*, na altura da última costela. Foi medida também a espessura do bacon (EBACON), imediatamente após a última costela, na altura da divisão carré-bacon e o peso de alguns órgãos internos: baço (BACO), coração (CORAC), fígado (FIGADO), pulmão (PULMAO), rim (RIM) e o comprimento total do intestino delgado (INTEST). O número de observações, as médias, os desvios padrões e os valores máximos e mínimos das características de carcaça, órgãos internos e vísceras obtidos por meio do PROC MEANS do SAS (2000) são apresentados na Tabela 8.

Tabela 8 – Número de observações (N), média, desvio-padrão e valores máximos e mínimos das características de carcaça, órgãos internos e vísceras.

Característica	N	Média	Desvio padrão	Mínimo	Máximo
PCARC	531	53,70	5,35	40,33	72,96
RCARC	518	81,99	2,24	70,00	89,00
MBCC	531	86,06	4,17	72,00	104,00
MLC	531	71,70	3,87	40,00	87,50
AOL	494	26,28	4,05	14,53	39,70
PROLOMB	486	43,98	5,04	28,79	64,94
EBACON	528	25,13	6,96	5,00	53,00
ETL	531	23,51	6,22	8,00	49,00
ETO	531	16,95	3,83	8,00	33,00
ETSH	532	40,49	5,57	20,00	59,00
ETUC	532	19,88	4,82	5,00	36,00
ETUL	531	28,67	6,11	14,00	54,00
BACO	526	0,09	0,01	0,05	0,15
CORAC	532	0,23	0,03	0,14	0,39
FIGADO	526	1,26	0,15	0,84	1,82
INTEST	539	18,42	1,85	12,72	24,16
PULMAO	530	0,45	0,08	0,27	0,92
RIM	536	0,12	0,01	0,07	0,21

Características: PCARC - peso da carcaça (Kg); RCARC - rendimento de carcaça com pés e cabeça (%); MBCC - comprimento de carcaça pelo Método Brasileiro de Classificação de Carcaça (cm); MLC - comprimento de carcaça pelo Método Americano (cm); AOL - área de olho-de-lombo (cm²); PROLOMB - profundidade de lombo (mm), EBACON - espessura do bacon (mm), ETL - menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm), ETO - espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (mm); ETSH - maior espessura de toucinho na região da copa, na linha dorso-lombar; ETUC - espessura de toucinho imediatamente após a última costela, na linha dorso-lombar (mm); ETUL - espessura de toucinho entre a última e a penúltima vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm); BACO – peso do baço (Kg), CORAC - peso de coração (Kg); FIGADO - peso de fígado (Kg); INTEST - comprimento total do intestino delgado (m), PULMAO - peso de pulmão (Kg) e RIM - peso de rim (Kg).

Ainda na meia carcaça referida foram tomadas as seguintes medidas: peso total da papada (PAPADA), peso total da paleta (PPA), peso da paleta limpa (PPAL), peso total do bacon (PB), peso da banha rama (PBR), peso total do carré (PC), peso total da copa (PCOPA), peso da copa limpa (PCOPAL), peso das costelas (PCOST), peso do filezinho (PF), peso do lombo (PL), peso do pernil limpo (PPL) e peso total do pernil (PP). O número de observações, as média, os desvios padrões e os

valores máximos e mínimos das características de corte obtidos por meio do PROC MEANS do SAS (2000) são apresentados na Tabela 9.

Tabela 9 – Número de observações (N), média, desvio padrão e valores máximos e mínimos para as características de cortes em quilos (kg).

Característica	N	Média	Desvio padrão	Mínimo	Máximo
PAPADA	538	0,70	0,21	0,28	1,62
PPA	538	4,86	0,64	2,56	7,07
PPAL	538	2,70	0,40	1,53	5,70
PB	534	2,69	0,46	1,28	4,31
PBR	538	0,46	0,16	0,13	1,23
PC	538	3,48	0,53	1,74	5,88
PCOPA	538	2,33	0,35	1,21	3,87
PCOPAL	537	1,68	0,27	0,75	2,67
PCOST	538	1,52	0,25	0,90	2,69
PF	538	0,22	0,04	0,11	0,36
PL	537	1,02	0,20	0,29	2,30
PPL	538	5,01	0,65	2,78	7,84
PP	536	7,28	0,86	3,88	10,18

Características: PAPADA - peso total da papada (Kg);); PPA - peso total da paleta (Kg); PPAL - peso da paleta sem pele e sem capa de gordura (Kg); PB - peso total do bacon (Kg); PBR - peso da banha rama (kg), PC - peso total do carré (Kg); PCOPA – peso total da copa (Kg); PCOPAL - peso da copa sem pele e sem capa de gordura (Kg); PCOST - peso das costelas (Kg); PF - peso do filezinho (Kg);); PL - peso do lombo (Kg); PPL - peso do pernil sem pele e sem capa de gordura (Kg); e PP - peso total do pernil (Kg).

As seguintes características de qualidade da carne foram avaliadas na geração F2: pH medido 45 minutos e 24 horas *post-mortem* (pH45 e pH24, respectivamente), perda por gotejamento (GOTEJ), perda por cozimento (COZ), perda total (PTOT), gordura intramuscular (GORINT), maciez objetiva (força de cisalhamento – MACIEZ) e coloração. A coloração foi determinada pelo sistema HUNTER LAB, sendo medidos a luminosidade (L), o índice de vermelho (A) e o índice de amarelo (B), em espectrofotômetro. Foram, então, calculados os índices de saturação [$C = (A^2 + B^2)^{1/2}$] e de tonalidade ($H = \arctang B/A$). Descrição detalhada sobre a metodologia empregada na análise das características de qualidade da carne foram apresentadas por Benevenuto Júnior (2001). O número de observações, as médias, os desvios padrões e os valores máximos e mínimos destas características obtidos por meio do PROC MEANS do SAS (2000) são apresentados na Tabela 10.

Tabela 10 – Número de observações (N), média, desvio padrão e valores mínimos e máximos para as características de qualidade.

Característica	N	Média	Desvio padrão	MIN	MAX
A	446	0,66	0,63	-0,80	3,38
B	453	6,60	0,64	1,24	8,29
C	455	6,68	0,54	4,99	8,35
H	426	84,073	5,561	46,623	89,91
L	452	45,07	2,01	32,62	50,72
MACIEZ	411	5511,63	972,33	1948,07	8135,15
PCOZ	503	32,57	2,67	15,66	42,23
GORINT	456	1,54	0,66	0,20	6,83
PGOTEJ	501	3,22	1,74	1,08	9,12
pH45	410	6,53	0,28	5,35	7,06
pH24	501	5,72	0,18	5,40	6,87
PTOT	499	35,74	3,48	17,76	44,95

Características: A - índice de vermelho (absorbância); B - índice de amarelo (absorbância); C - índice de saturação (absorbância), H - tonalidade de cor (absorbância); L – luminosidade (absorbância), (%); MACIEZ - maciez objetiva (força de cisalhamento) (Kg/cm²); PCOZ – perda por cozimento (%); GOIRNT – porcentagem de gordura intramuscular (%); PGOTEJ - perda por gotejamento (%), pH45 - pH 45 minutos após o abate (pH); pH24 - pH 24 horas após o abate (pH); e PTOT - perda total (%).

3.3. EXTRAÇÃO DE DNA

A extração do DNA das amostras de sangue dos animais parentais, F1 e F2 foram conduzidas no Laboratório de Biotecnologia Animal do Departamento de Zootecnia da UFV.

O sangue dos animais foi extraído por meio de punção venosa do *Sinus orbitalis* em tubos estéreis contendo ácido etilenodiaminotetracético (EDTA) na concentração de 0,5 M e pH 8,0, como também durante a punção cardíaca no momento do abate. As amostras foram centrifugadas a 2.500 g durante 20 minutos. A camada de células brancas, localizada entre as células vermelhas (camada inferior) e o plasma sanguíneo (camada superior), foi isolada.

As amostras foram mantidas a 60°C por uma hora em tampão de NaCl, sendo posteriormente centrifugadas e desproteinizadas em um banho de clorofórmio seguido de centrifugação, sendo o DNA então precipitado em etanol absoluto (Sambook et al., 1989), e guardado a -20°C em Tris-EDTA para uso posterior.

As soluções de DNA para uso foram diluídas na concentração de 25 ng/ μ L em solução de Tris_EDTA (Tris-HCL 10 mM- pH 8,0 e EDTA 1 mM- pH 8,0) e foram mantidas em geladeira a 4°C.

3.4.LOCOS DE MICROSSÁTELITES

Foram utilizados onze *primers* de microssatélites distribuídos nos cromossomos 16, 17 e 18. Os *primers* de microssatélites estavam disponíveis no estoque de *primers* de microssatélites do Laboratório de Biotecnologia Animal do Departamento de Zootecnia da UFV, doados pelo professor Max F. Rothschild, coordenador do US Pig Genome Project.

Detalhes sobre os *primers* como fluorescência, tamanho do produto amplificado, número de alelos e condições de amplificação são apresentados na Tabela 11.

Tabela 11 – Características dos marcadores que foram usados para detecção de QTL nos cromossomos 16,17 e 18 de suínos.

SSC ¹	Marcador	Marcação Fluorescente	Tamanho dos alelos	Nº alelos	T ²	Nº ciclos
16	S0006	TET	212-242	5	58	40
16	SW977	TET	96-102	3	58	40
16	SW2517	TET	161-189	5	58	40
16	SW1897	FAM	154-170	3	62	40
17	SW24	TET	94-1114	5	58	25
17	SW2142	TET	130-146	4	60	28
17	S0359	FAM	253-277	6	58	32
17	SW2427	HEX	117-133	5	50	40
18	SW1984	FAM	138-160	5	55	32
18	S0120	FAM	150-168	6	58	25
18	S0177	TET	139-171	7	50	25

¹Cromossomo

² temperatura de anelamento em °C

As informações de frequência de alelos (ρ), heterozigozidade esperada (H_e) e observada, e conteúdo de informação de polimorfismo

(PIC) dos marcadores de microssatélites dos 20 animais parentais, dos 64 animais F1 e 500 animais F2, foram coletadas utilizando o programa CERVUS versão 2.0 (Marshall et al., 1998), calculadas segundo as equações abaixo:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^{n-1} p_i^2 - \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n 2p_i p_j^2, \quad p_i = K_i / N$$

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2 = 2 \sum_{i=1}^n \sum_{j=i+1}^{n-1} p_i p_j$$

Em que: k_i é o número de observações do alelo i ($i = 1, \dots, m$), N é o número total de informações ($2n$ alelos) e p_i e p_j são as informações de frequência de alelos.

3.5.AMPLIFICAÇÃO DO DNA

As amplificações foram feitas em termocicladores MJ Research PTC 100-96®. Na Tabela 12 e 13 são representados respectivamente os programas e as condições de PCR para amplificação dos locos de microssatélites. A otimização das condições de amplificação foi feita com o uso do termociclador com gradiente de temperatura (MJ Research PTC 200® - DNA). As temperaturas de anelamento (passo 3 da Tabela 12) e o número de ciclos de amplificação (passo 5 da Tabela 12) sofreram variação conforme os testes realizados com os *primers*.

Tabela 12 - Programa utilizado nos termocicladores para amplificação dos locos de microssatélites.

Passo	Condição de Amplificação
1°	94° C por 3 minutos
2°	94°C por 40 segundos
3°	55°C a 60°C por 40 segundos*
4°	72°C por 1 minuto
5°	Repetir passos 2 a 4 (20 a 35 ciclos)**
6°	72°C por 10 minuto
7°	10°C por tempo indefinido
8°	Fim

*A temperatura de anelamento varia entre cada par de primer

**A variação dependia da especificidade de cada par de primer

O DNA amplificado foi visualizado em gel de poliacrilamida 8% que após eletroforese em cuba vertical contendo tampão de corrida (TBE 1X) foi corado com nitrato de prata. Foram aplicados 5 µL da reação de PCR e 2 µL de azul de bromofenol por canaleta e 1µL de padrão de peso molecular 1 Kb na primeira canaleta de cada gel para verificação do tamanho das bandas do loco de microssatélite, da intensidade das bandas e o aparecimento de bandas inespecíficas.

Tabela 13 - Condições de amplificação dos locos de microssatélite

Componentes	Concentração final	Uma reação (15uL)
H ₂ O Bidestilada		10,55
Tampão IB 10X ¹	1	1,5
DNTPs (10mM)	0,2	0,3
Primer (0,2mM) ²	0,02	1,5
Taq DNA pol (5 u/µl)	0,05	0,15
DNA (25ng/µl)	1,67	1,0

¹ Tampão IB 10 X (Phonetría), já possui magnésio na concentração de 1,5mM.

² primers forward e reverse foram colocados no mesmo microtubo diluídos para 200 µL.

Após amplificadas, as amostras foram organizadas em conjuntos de multiplex, que consistem do agrupamento dos locos amplificados por diferenças de tamanho em pares de bases e fluorescência antes de serem submetidas à análise de fragmentos, para o escoreamento das bandas e detecção de polimorfismo entre elas. Desta forma, foi colocado de 3 a 5 μ l do produto amplificado de acordo com a intensidade da banda no gel de poliacrilamida em placas para formação dos multiplex. As placas prontas e identificadas eram então lacradas por meio de um plástico adesivo, envolvidas em papel alumínio e armazenadas até o momento da aplicação no seqüenciador. Estas análises foram feitas por meio de sequenciador automático ABI PRISM 310, do Laboratório de Biotecnologia Animal, no Departamento de Zootecnia da UFV. O escoreamento dos fragmentos amplificados foi feito utilizando o *programa GenScan® (Applied Biosystems)*.

3. 6. MAPEAMENTO DE QTL

Para a construção do mapa de ligação dos SSC16, SSC17 e SSC18 utilizou-se o programa CRIMAP (Green et al., 1990).

Os dados de genótipo, fenótipo e o mapa de ligação gerado com os marcadores foram submetidos ao programa QTLEXPRESS (Seaton et al., 2002) para a obtenção da localização de QTL associados aos cromossomos 16, 17 e 18. O QTLEXPRESS analisa diversos delineamentos experimentais, mas para este estudo foi utilizada a opção de análise F2, com a procura de QTL por cromossomo.

A determinação dos limiares ($\alpha=1\%$ e 5%) foi feita com testes de 10000 permutações (Churchill e Doerge, 1994) *cromossome-wide*. O intervalo de confiança (IC) para a localização do QTL foi obtido usando a aproximação de Qui-quadrado (X^2). Um F-estatístico teria um valor aproximado igual ao $X^2_P / P(95\%)$, onde P é o número de parâmetros estimados (Pérez-Enciso et al., 2000). No presente estudo foram estimados os efeitos aditivos, dominância e imprinting.

A fração aditiva da variância fenotípica (h^2Q) da F2 explicada por um determinado QTL foi computada de acordo com Pérez-Enciso et al. (2000), assumindo que alelos alternativos estão fixados em cada raça, $h^2Q = a^2 / 2\sigma^2Y$, onde σ^2Y é o desvio padrão residual considerando os efeitos fixos e as covariáveis, exceto o QTL e “a” é o efeito aditivo, gerado pelo programa QTLEXPRESS.

Foi adotado o seguinte modelo estatístico:

$$y_{ijkl} = S_i + L_j + H_k + (C_{ijkl} - \bar{C})b + c_a a + c_d d + e_{ijkl}$$

em que:

y_{ijk} = fenótipo;

S_i = efeito fixo do sexo i , $i = 1$ (macho), 2 (fêmea);

L_j = efeito fixo do lote j , $j = 1, 2, 3, 4, 5$;

H_k = efeito fixo do genótipo do gene do Halotano k , $k = 1$ (NN), 2 (Nn);

$(C_{ijk} - \bar{C})b$ = ajustamento para as covariáveis

O genótipo do halotano foi incluído como efeito fixo, pois Band et al., (2003a e 2003b) observaram não apenas a presença da mutação Hal¹⁸⁴³ nesta população, mas também seus efeitos ($P < 0,05$) sobre características de desempenho, carcaça e qualidade de carne.

Para características de desempenho foram usadas como covariáveis: o tamanho de leitegada ao nascimento para PN; o tamanho de leitegada ao desmame para P21, P42, P63, P77, P105 e PA e o peso aos 77 dias para CR, GPD e CA. Para as características de carcaça foi usada como covariável o peso da carcaça ao abate. O peso da banda direita resfriada foi covariável para as características de corte de carcaça e para qualidade de carne usou-se como covariável a idade ao abate.

Os valores C_a e C_d são funções das probabilidades condicionais do QTL dado o genótipo dos locos e são calculados da seguinte maneira:

$$c_a = P(QQ / Mi) - P(qq / Mi)$$

$$c_d = P(Qq / Mi)$$

em que:

P(QQ) = probabilidade de os alelos do QTL serem homozigotos com origem da raça naturalizada Piau;

P(qq) = probabilidade de os alelos do QTL serem homozigotos com origem nos animais comerciais;

P(Qq) = probabilidade de os alelos do QTL serem heterozigotos.

O modelo anterior foi utilizado para estimar a regressão do fenótipo nos coeficientes C_a e C_d variando a posição do QTL a cada cM. Para cada posição, era calculada uma razão de verossimilhança (F), comparando o modelo que considera a presença do QTL (modelo completo) ao modelo sem o QTL (modelo reduzido).

4.RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. FREQUÊNCIA ALÉLICA, HETEROZIGOSIDADE E PIC.

Por meio do programa CERVUS (Marshall et al., 1998), foram calculadas as informações heterozigozidade observada e esperada e conteúdo de informação de polimorfismo (PIC) dos marcadores genotipados, sendo estes dados utilizados e apresentados na Tabela 14.

Tabela 14 - Heterozigozidade observada (H_o) e esperada (H_e), conteúdo de informação de polimorfismo (PIC) dos locos microssatélites usados no mapeamento dos cromossomos 16, 17 e 18 de suínos.

Loco	SSC1	H_o	(H_e)	PIC
S0006	16	0,88	0,72	0,67
SW977	16	0,72	0,62	0,54
SW2517	16	0,69	0,59	0,50
SW1897	16	0,40	0,36	0,32
Média	16	0,67	0,57	0,50
SW24	17	0,73	0,58	0,52
SW2142	17	0,67	0,61	0,54
S0359	17	0,70	0,60	0,59
SW2427	17	0,78	0,67	0,61
Média	17	0,72	0,61	0,56
SW1984	18	0,77	0,73	0,69
S0120	18	0,57	0,51	0,48
S0177	18	0,69	0,65	0,60
Média	18	0,68	0,63	0,59

¹cromossomo

A avaliação dos quatro locos amplificados no SSC16 forneceu valores das médias da Heterozigosidade observada (H_o) e esperada (H_e) e do Conteúdo de informação polimórfica (PIC) de 0,67, de 0,57 e 0,50, respectivamente. No SSC17 foram encontrados os resultados das médias de H_o , H_e e PIC de 0,72, 0,61 e 0,56, respectivamente para os 4 locos utilizados. E no SSC18, o valor das médias de H_o , H_e e de PIC foram 0,67 0,63 e 0,59, respectivamente utilizando 3 locos.

Os locos SW977 ($H_o=0,72$), SW24 ($H_o=0,73$), S0359 ($H_o=0,70$), SW2427 ($H_o=0,77$,) e SW1984 ($H_o=0,76$) usados no presente estudo podem ser considerados altamente polimórficos. Somente o loco SW1897 localizado no SSC16 e o S0120 localizado no SSC18 não podem ser considerados altamente polimórficos ao se examinarem os valores de PIC (Bolstein et al., 1980), mas podem ser classificados como moderadamente polimórficos. Assim todos os locos utilizados no presente estudo poderiam ser considerados eficientes nos estudos de

características quantitativas, pois a aplicabilidade dos marcadores moleculares tem relação direta com o grau de polimorfismo dos mesmos.

4.2. Mapa de ligação

O número de meioses informativas, a frequência de recombinação (FR) e o mapa de ligação dos locos para os SSC16, SSC17 e SSC18 podem ser observados na Tabela 15.

Tabela 15 - Número de meioses, posição dos locos no mapa e frequência de recombinação (F R) para cada cromossomo.

Locos	Número de meioses	Posição no mapa ¹ * (cM)	Posição relativa ¹ (cM)	FR ²
		SSC16		
S0006	645	0		
SW977	604	66	66	0,43
SW2517	362	114	48	0,37
Sw1897	403	166	52	0,39
Média	503,5			
		SSC17		
SW24	613	0		
SW2142	641	49	49	0,38
S0359	505	90	41	0,34
SW2427	727	151	61	0,42
Média	621,5			
		SSC18		
SW1984	736	0		
S0120	614	35	35	0,30
S0177	856	74	39	0,33
Média	735			

* distância média para ambos os sexos,

¹ Posição dos marcadores no cromossomo; a posição relativa se refere a diferença das distâncias entre marcadores subseqüentes .

² frequência de recombinação entre cada loco

O comprimento total dos mapas construídos foi de 166 cM para o SSC 16 (número médio de meioses informativas = 503,5), para o SSC17 foi encontrado um comprimento de 151 cM (número médio de meioses informativas= 621,5) e para o SSC18 um comprimento de 74 cM (número médio de meioses informativas= 735). Na literatura pesquisada foi encontrado variados comprimentos de mapas de ligação (CRIMAP) para o SSC16 , SSC17 e SSC18 e são apresentados na Tabela 16.

Tabela 16 – Comprimento do mapa de ligação de diferentes populações, cruzamentos que formam a população de análise (F2), meioses, número de marcadores (marcadores) e publicações.

Mapa	F2*	Meiose	Marcadores	Publicação
SSC16				
112	M X P	633	5	Pierzchala et al. 2003
110	W X P	566	5	Pierzchala et al. 2003
124,2	W X M	614	5	Pierzchala et al. 2003
120	M X LW	-	6	Bidanel et al. 2001
SSC17				
90,8	W X P	551	4	Pierzchala et al. 2003
97,8	M X P	607	4	Pierzchala et al. 2003
97,4	W X M	447	4	Pierzchala et al. 2003
90cM	M X LW	-	4	Bidanel et al. 2001
SSC18				
48,7	W X P	525	3	Pierzchala et al. 2003
56,4	M X P	622	3	Pierzchala et al. 2003
62,2	W X M	667	3	Pierzchala et al. 2003
89	M X LW	-	3	Bidanel et al. 2001

* Cruzamentos: M X P- Meishan X Pietrain, W X P- macho selvagem X Pietrain, W X M - macho selvagem X Meishan , M X LW- Meishan X Large White

Os comprimentos dos mapas de ligação do presente estudo apresentam-se diferentes dos mapas encontrados na literatura pesquisada. Isso seria esperado, pois, além de não utilizarem o mesmo conjunto de marcadores, as populações utilizadas são diferentes. A diversidade genética dentro destas populações estaria influenciando a taxa de recombinação (meiose), dado que o programa CRIMAP a utiliza

como base para fazer os mapas de ligação, o que refletiria em variações no comprimento dos mapas para as diferentes populações.

4.3.DETECÇÃO DE QTL

Foram identificados vários QTL nos SSC16, SSC17 e SSC18 para as características de desempenho, carcaça, vísceras e órgãos internos, e qualidade de carne, mostrando que o desenho experimental utilizado foi adequado para esta finalidade. Para todas as características foram estimados os parâmetros do efeito aditivo, de dominância e de imprinting, sendo este último não significativo em todas as avaliações.

A descrição dos QTL está feita nos itens a seguir.

4.3.1. Características de desempenho

Na Tabela 17 são apresentados os resumos dos valores de F máximo com as posições (cM) para os prováveis QTL e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de desempenho no SSC16 de suínos.

Tabela 17 - Resumo das estatísticas F máximas, com suas posições (cM), e estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de desempenho no SSC16.

Característica	Posição(cM)	F _{MAX}	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
CA	156	3,31	0,26	(0,13)	0,28	(0,27)
CR	66	0,92	-0,90	(0,56)	-0,21	(0,82)
GPD	165	1,72	0,05	(0,02)	0,001	(0,04)
NT	126	3,95*	0,37	(0,16)	-0,52	(0,35)
PN	125	0,83	-0,03	(0,03)	0,03	(0,07)
P21	26	6,09**	0,10	(0,19)	-0,61	(0,42)
P42	121	1,51	0,43	(0,29)	0,71	(0,58)
P63	142	1,37	-0,52	(0,55)	2,24	(1,28)
P77	144	1,81	-0,53	(0,62)	3,17	(1,44)
P105	152	1,28	1,04	(1,09)	3,58	(2,40)
PA	132	2,66	-0,90	(1,63)	10,16	(3,69)
IDA	29	2,42	2,37	(1,24)	3,91	(2,77)

*,**significativo respectivamente, a 5%(F=3,95) e a 1%(F=5,32), ao nível cromossômico.
¹ erro padrão.

CA - conversão alimentar dos 77 aos 105 dias (Kg); CR - consumo de ração dos 77 aos 105 dias (Kg); GPD - ganho de peso médio diário dos 77 aos 105 dias (Kg); NT - número de tetas; PN - peso ao nascer; P21, P42, P63, P77 e P105 - peso aos 21, 42, 63, 77 e 105 dias de idade (Kg); respectivamente, PA - peso ao abate (Kg); IDA - idade ao abate aos 65 kg de peso vivo (dias).

Foram encontrados dois QTL significativos para características de desempenho no SSC16 (Figura 4). Um QTL associado à característica número de tetas (F=3,95) na posição 126 cM (IC 95% =90-166 cM), que explica considerável variação fenotípica dessa característica (12,22%). O número de tetas totais, principalmente se todas forem funcionais nas matrizes é uma característica importante que influencia no desempenho dos leitões ao longo de suas vidas, pois maior é a chance de cada leitão se alimentar melhor, o que seria essencial para a sua sobrevivência e desenvolvimento durante a fase de pré-desmama. Não foram encontrados QTL associados ao número de tetas neste cromossomo na literatura pesquisada.

QTL a 1% ao nível de cromossomo (F=6,09) associado à característica peso aos 21 dias também foi encontrado localizado em 26cM (IC 95% de 0-48 cM), explicando apenas 0,63% da variação fenotípica da característica. QTL para P21 dias também foi encontrado no SSC16 por Bidanel et al. (2001), em uma população formada a partir das raças suínas Meishan X Large White localizado a 34 cM; estes autores também encontraram QTL para a característica ganho de peso médio

medida do nascimento até três semanas de idade na posição de 31 cM. Pierzchala et al. (2003), estudando três diferentes populações, encontraram QTL significativos no SSC16 para ganho de peso (7 cM) e consumo de ração (8 cM) somente na população formada pelo cruzamento Meishan X Pietrain.

Na porção inicial do SSC16 encontra-se o gene do receptor do hormônio de crescimento que está intimamente ligado aos efeitos do hormônio de crescimento, indiretamente aos efeitos do fator de crescimento semelhante a insulina-1 (IGF-I) e a uma enorme variedade de moléculas afins que formam o eixo regulador do crescimento pré e pós-natal. Faria et al. (2006), analisando associação de polimorfismo no gene do hormônio do crescimento com características econômicas na mesma população do presente estudo, encontraram associação do SNP (polimorfismo de nucleotídeo único, do inglês *single nucleotide polymorphism*) G316A com o número de tetas direitas, peso coração, peso do pulmão, comprimento de carcaça pelo método Brasileiro, peso da paleta, pH 24 horas e perda por gotejamento, evidenciando assim a existência de alelos nessa população influenciando o fenótipo destas características econômicas. Alonso et al. (2003) encontraram ligação do gene do receptor de prolactina com o microssatélite S0006 (também utilizado no presente estudo) e concluíram que este gene poderia ser usado como marcador molecular para o ganho de peso médio diário. Assim, estes genes e outros a serem investigados poderiam estar associados aos QTL encontrados no presente estudo no SSC16, como aos demais QTL encontrados na literatura relacionados com ganho de peso, peso em diferentes idades e consumo de ração.

Em ambos os QTL significativos encontrados, número de tetas (efeito aditivo=0,37) e peso aos 21 (efeito aditivo=0,10), o valor positivo do efeito aditivo do QTL implica que os alelos da raça Piau resultam em um acréscimo nos fenótipos (Tabela 17), o que não seria esperado, tendo em vista o baixo crescimento e baixo número de leitões por leitegada nesta raça.

Na Tabela 18 são apresentados os QTL significativos, os valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de desempenho no SSC16.

Tabela 18- QTL significativos, valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de desempenho no SSC16.

QTL	σ_y^1	$h^2_Q(\%)^2$	IC95% (cM)
NT	1,06	12,22	90-166
P21	1,26	0,62	0-48

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

² $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

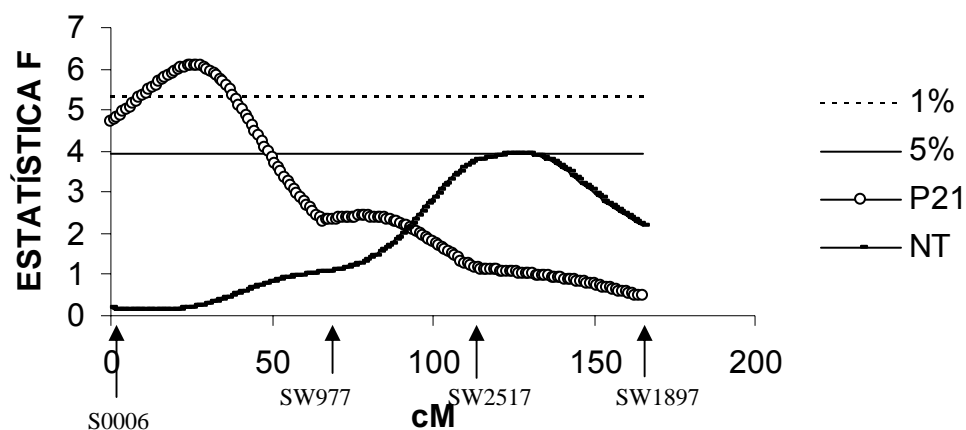


Figura 4 – Perfil dos valores de F para as características peso aos 21 dias de idade (P21) e número de tetas (NT). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 16.

Na Tabela 19 são apresentados os resumos dos valores de F máximo com as posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de desempenho no SSC17 de suínos.

]

Tabela 19 - Resumo das estatísticas F máximas, com suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características desempenho no SSC17.

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
CA	0	1,95	0,13	(0,08)	0,20	(0,14)
CR	49	1,1	-0,34	(0,62)	-1,19	(0,97)
GPD	151	1,83	0,02	(0,01)	0,03	(0,02)
NT	2	1,4	-0,08	(0,11)	0,12	(0,20)
PN	151	3,1	0,05	(0,02)	-0,05	(0,02)
P21	55	2,27	0,31	(0,15)	0,41	(0,26)
P42	49	2,21	-0,42	(0,21)	-0,03	(0,33)
P63	46	3,97*	-0,91	(0,35)	0,47	(0,60)
P77	151	6,14**	0,79	(0,34)	-1,41	(0,45)
P105	151	3,61	1,58	(0,62)	-1,22	(0,83)
PA	23	0,93	0,38	(1,30)	-2,55	(2,81)
IDA	132	2,61	-1,85	(1,09)	4,52	(2,15)

*, **significativo respectivamente, a 5% (F=3,92) e a 1% (F=5,22) ao nível cromossômico; ¹ erro padrão

CA - conversão alimentar dos 77 aos 105 dias (Kg); CR - consumo de ração dos 77 aos 105 dias (Kg); GPD - ganho de peso médio diário dos 77 aos 105 dias (Kg); NT - número de tetas; PN - peso ao nascer; P21, P42, P63, P77 e P105 - peso aos 21, 42, 63, 77 e 105 dias de idade (Kg); respectivamente, PA - peso ao abate (Kg); IDA - idade ao abate aos 65 kg de peso vivo (dias).

Foram encontradas duas associações estatísticas significativas entre os genótipos dos animais e as características de desempenho no cromossomo 17. Verificou-se um QTL (P<0,05) para peso aos 63 dias de idade (F=3,95), localizado a 46 cM (IC95%=.17-76), explicando 7,79% da variação fenotípica da característica. QTL (P<0,01) para a peso aos 77 dias de idade (F=6,14) foi localizado a 151 cM (IC95%=130-151), explicando 3,67% da variação fenotípica da característica.

Não foram encontrados QTL associados com medidas de pesos em diferentes idades na literatura pesquisada. Entretanto, Pierzchala et al. (2003), em estudos de mapeamento de QTL, em três diferentes populações experimentais, encontraram nos animais F2 formados a partir de Meishan X Pietrain QTL associados à característica peso vivo ao abate na posição de 46,4 cM. Nos animais formados a partir do cruzamento de macho selvagem europeu X Pietrain foi encontrado QTL associado à característica ganho de peso médio na posição de 5 cM. Nas demais populações avaliadas por estes autores e na população do presente estudo não foram confirmados estes QTL.

Na Tabela 20 são apresentados os QTL significativos, os valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para as características de desempenho no SSC17.

Tabela 20- QTL significativos, os valores da desvio padrão residual (σ_y), os valores da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95%.

QTL	σ_y^1	$h^2_Q(\%)^2$	IC95%(cM)
P63	3,26	7,79	17-76
P77	4,12	3,67	130-151

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

² $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

As curvas F significativas para as duas características de peso se localizaram nas extremidades opostas do SSC17 (Figura 5), evidenciando a existência de genes tanto na extremidade centromérica quanto na telomérica do SSC17 influenciando características de peso.

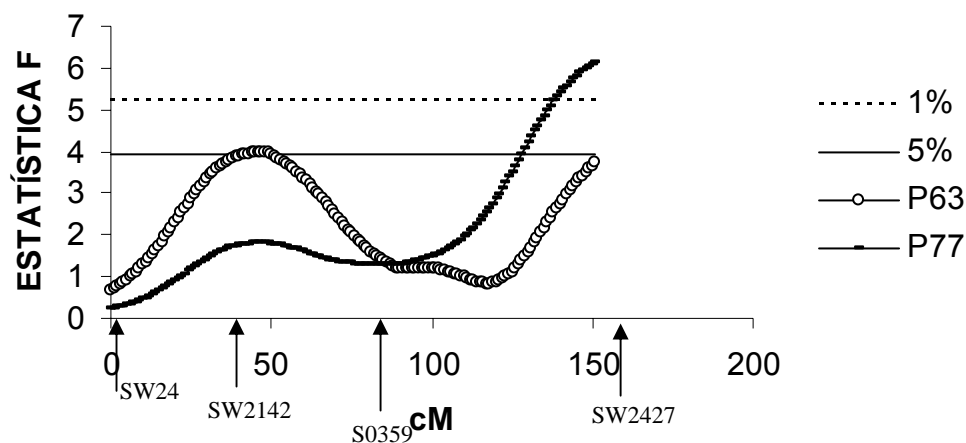


Figura 5 – Perfil dos valores de F para as características peso aos 63 dias de idade (P63) e peso aos 77 dias de idade (P77). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 17.

Na Tabela 21 são apresentados os resumos dos valores de F máximo com as posições (cM), as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de desempenho no SSC18 de suínos.

Tabela 21 - Resumo das estatísticas F máximas, suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características desempenho no SSC18.

Característica	Posição	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
CA	35	1,2	-0,01	(0,09)	0,07	(0,14)
CR	35	0,99	-0,56	(0,62)	1,17	(1,01)
GPD	0	1,22	0,008	(0,018)	0,05	(0,02)
NT	3	1,83	-0,22	(0,11)	-0,15	(0,16)
PN	58	3,33	0,06	(0,02)	-0,08	(0,05)
P21	21	5,1**	0,54	(0,15)	0,67	(0,29)
P42	74	0,43	0,07	(0,19)	0,20	(0,27)
P63	0	1,89	0,28	(0,31)	0,94	(0,43)
P77	0	2,95	0,38	(0,33)	1,35	(0,47)
P105	0	3,55	0,65	(0,61)	2,74	(0,85)
PA	0	2,01	1,19	(0,88)	1,89	(1,23)
IDA	0	3,82*	-1,29	(0,77)	-3,31	(1,07)

*, **significativo respectivamente, a 5% (F=3,59) e a 1% (F=4,89) ao nível cromossômico.
¹ erro padrão .

CA - conversão alimentar dos 77 aos 105 dias (Kg); CR - consumo de ração dos 77 aos 105 dias (Kg); GPD - ganho de peso médio diário dos 77 aos 105 dias (Kg); NT - número de tetas; PN - peso ao nascer; P21, P42, P63, P77 e P105 - peso aos 21, 42, 63, 77 e 105 dias de idade (Kg); respectivamente, PA - peso ao abate (Kg); IDA - idade ao abate aos 65 kg de peso vivo (dias).

Foram encontrados dois QTL significativos no SSC18 para características de desempenho (Figura 6). A característica IDA (F=3,82) foi significativa a 5% ao nível de cromossomo, explicando 1,73% da variação fenotípica da característica localizando -se na posição de 0 cM (IC95%= 0 -12). E um QTL para característica P21 (F= 26,50), significativo a 1% ao nível de cromossomo, na posição de 21 cM (IC95%= 1-66), explicando considerável variação fenotípica da característica (26,50%).

O QTL para P21 apresentou um amplo IC 95% pela presença de duas curvas F (Figura 6). Segundo Visscher et al. (1996), quanto maior a evidência de um QTL estar presente em uma determinada região, menor é o intervalo de confiança. O grande intervalo de confiança para o QTL pode ser devido a presença de dois QTL e não apenas um, e devido ao espaçamento entre os marcadores. Os estudos de Peixoto et al. (2006), ajudam a evidenciar a presença desse QTL no SSC18 e que poderia estar associado ao gene da Leptina. Os autores investigaram a associação de polimorfismos no gene da Leptina com características de

produção em suínos, utilizando a mesma população do presente estudo e encontraram associação do SNP T3469C com P21, P42, P63, P77, consumo, média de ganho diário, conversão alimentar, espessura de bacon e peso ao abate.

Entre os trabalhos de QTL pesquisados no SSC18, Dragos-Wendrich et al. (2003), encontraram QTL significativo ($P < 0,05$) ao nível de genoma para a característica conversão alimentar, na posição 54,2 cM. Além do gene da Leptina, no SSC18 também encontram-se os genes do receptor do hormônio liberador do hormônio de crescimento (GHRHR) que age em receptores específicos na pituitária anterior para estimular a síntese e liberação de GH, o gene da IGFBP-3 que possui múltiplas funções regulatórias de crescimento celular e o gene do NPY que é estimulador do consumo alimentar, que poderiam estar associados aos QTL encontrados no presente estudo e/ou aos demais QTL encontrados na literatura no SSC18. Ao se analisar a Tabela 21, verifica-se que os alelos Piau contribuem para um aumento no fenótipo peso aos 21 dias (efeito aditivo=0,54) e aumento (efeito aditivo= -1,29) na idade ao abate em relação aos alelos comerciais.

Na Tabela 22 são apresentados os QTL significativos, os valores do desvio padrão residual (σ_y), os valores da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de desempenho no SSC18.

Tabela 22 - QTL significativos, valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de desempenho no SSC18.

QTL	σ_y^1	$h^2_Q (\%)^2$	IC95% (cM)
IDA	9,79	1,73	0-12
P21	1,05	26,50	1-66

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

² $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

Os valores de F significativos para as características de desempenho foram plotados na Figura 6, para as características idade ao abate (IDA) e peso aos 21 dias de idade (P21), sendo que os picos correspondem às prováveis posições dos QTL encontrados no cromossomo 18.

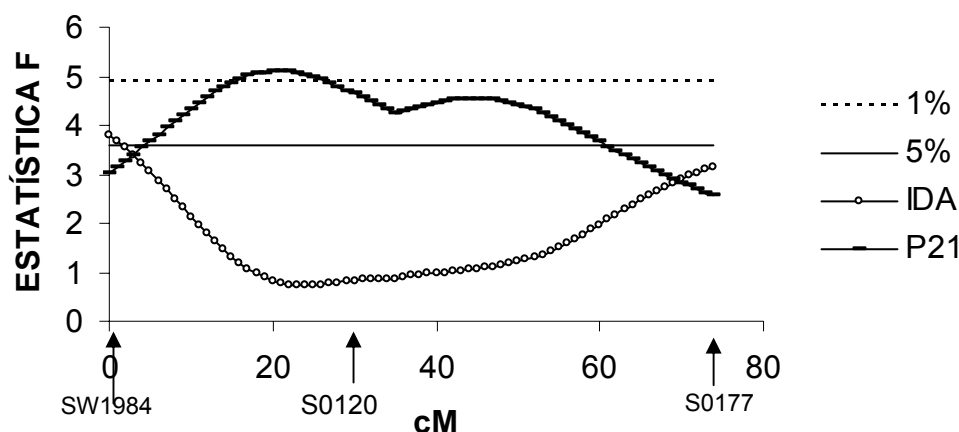


Figura 6 – Perfil dos valores de F para as características idade aos 65 kg de peso vivo (IDA) e peso aos 21 dias de idade (P21) As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 18.

4.3.2. Características de carcaça, órgãos internos e vísceras

Na Tabela 23 são apresentados os resumos dos valores de F máximos com as posições (cM) para os prováveis QTL e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC16.

Tabela 23 – Resumo dos valores de verossimilhança (F) máximas, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC16.

Característica	Posição	Fmax	Aditivo (EP) ¹		dominância (EP) ¹	
RCARC	164	1,49	0,23	(0,25)	0,40	(0,40)
MBCC	107	2,11	0,62	(0,38)	1,36	(0,76)
MLC	165	1,76	-0,36	(0,41)	-1,27	(0,79)
AOL	160	3,68	0,80	(0,46)	-2,32	(0,94)
PROLOMB	0	2,43	-1,43	(0,63)	0,64	(1,15)
EBACON	0	5,33**	-0,05	(0,56)	-2,03	(0,72)
ETL	16	5,21**	-2,02	(0,81)	-4,98	(1,46)
ETO	0	2,97	-0,23	(0,30)	-1,04	(0,39)
ETSH	19	1,22	0,40	(0,67)	-2,04	(1,27)
ETUC	106	2,97	-0,78	(0,52)	-0,78	(0,52)
ETUL	127	2,39	-1,53	(0,75)	-1,30	(1,66)
BACO	113	2,65	-0,01	(0,02)	0,04	(0,03)
CORAC	93	5,52**	0,009	(0,003)	0,009	(0,008)
FIGADO	118	3,18	-0,01	(0,01)	0,03	(0,03)
INTEST	113	3,15	-0,48	0,24	-0,43	(0,43)
PULMÃO	113	4,91*	0,01	(0,01)	0,003	(0,01)
RIM	113	2,03	-0,002	(0,001)	0,002	(0,003)

*, **significativo respectivamente, a 5%(F=3,95) e a 1% (F=5,16), ao nível cromossômico.
¹ erro-padrão.

RCARC - rendimento de carcaça com pés e cabeça (%), MBCC - comprimento de carcaça pelo Método Brasileiro de Classificação de Carcaça; MLC - comprimento de carcaça pelo Método Americano; AOL - área de olho de lombo; PROFLOMB - profundidade de lombo; EBACON - espessura do bacon (mm); ETL - menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm); ETO - espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (mm); ETSH - maior espessura de toucinho na região da copa, na linha dorso-lombar (mm); ETUC - espessura de toucinho imediatamente após a última costela, na linha dorso-lombar (mm); ETUL - espessura de toucinho entre a última e a penúltima vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm), BACO - peso de baço (Kg); CORAC - peso de coração (Kg); FIGADO - peso de fígado (Kg); INTEST - comprimento total do intestino delgado(m); PULMAO - peso de pulmão (Kg); e RIM - peso de rim (Kg).

No SSC16 foram encontrados quatro QTL significativos. O QTL encontrado para espessura de bacon (F=5,33), explica apenas 0,006% da variação fenotípica da característica e localiza-se na posição de 0 cM (IC 95% = 0 a 23 cM). O QTL para ETL (F=5,21) explica 9,51% da variação fenotípica da característica na posição de 16 cM (IC 95% = 0 a 37 cM). Estes QTL localizaram-se na porção inicial do SSC16, evidenciando que nesta região existem gene(s) que estão influenciando ambas as características (Figura 7).

No presente estudo os órgãos internos coração e pulmão, apresentaram QTL significativo, respectivamente para P<0,01 e P<0,05,

na região final do SSC16 (Figura 8). O QTL para peso de coração (F=5,32) está localizado a 93 cM (IC 95% = 68 a 145 cM), explicando 10,33 % da variação fenotípica para o peso deste órgão. O QTL para peso de pulmão (F=4,91) na posição 113 cM (IC 95% = 88-136 cM), explica 1,56% da variação fenotípica desta medida. Além do interesse zootécnico (comercialização de coração e avaliações de resistência a doenças), essas características também são interessantes para estudos em genética e etiologia comparativa entre suínos e humanos.

Ainda com relação a órgãos internos, Knott et al. (1998) encontraram QTL sugestivo para comprimento do intestino na região inicial do SSC16, em uma população formada a partir de machos selvagens europeus e fêmeas da raça Large White. Nenhum outro estudo na literatura pesquisada detectou QTL para esta classe de característica no SSC16.

Na Tabela 24 são apresentados os QTL significativos, os valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para característica de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC16.

Tabela 24 - QTL significativos, os valores da desvio padrão residual (σ_y), os valores da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para característica de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC16.

QTL	σ_y ¹	h^2_Q (%) ²	IC95% (cM)
EBACON	6,29	0,006	0-23
ETL	6,55	9,51	0-37
CORAC	0,028	10,33	68-145
PULMAO	0.08	1,56	88-136

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

² $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

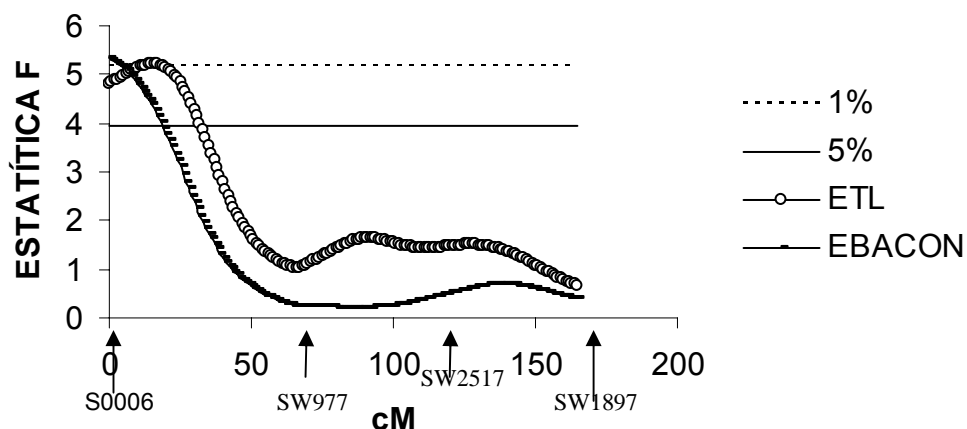


Figura 7 – Perfil dos valores de F para as características espessura do bacon (EBACON) e menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar (ETL). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 16

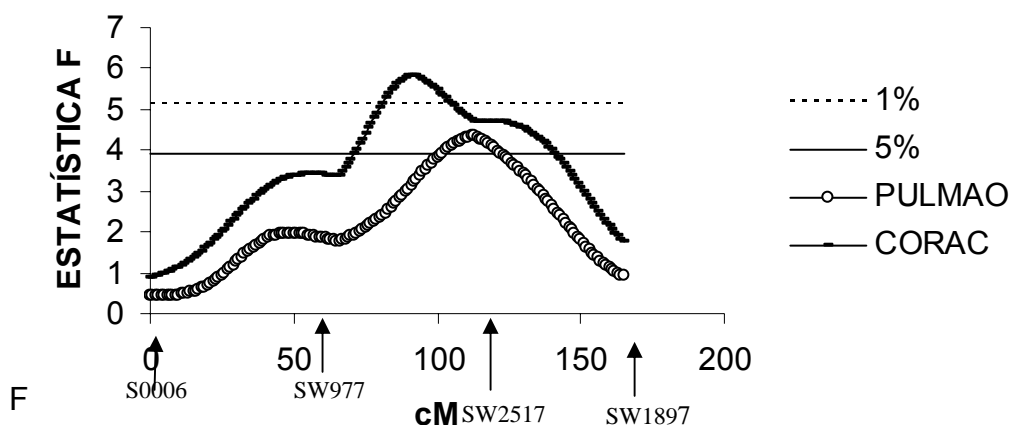


Figura 8 – Perfil dos valores de F para as características peso do pulmão (PULMAO) e peso do coração (CORAC). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 16.

Na Tabela 25 são apresentados os resumos dos valores de F máximos, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC17.

Tabela 25- Resumo das estatísticas F máximas, suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC17.

Característica	Posição	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
RCARC	151	1,71	-0,30	(0,20)	-0,51	(0,29)
MBCC	124	3,13	0,06	(0,44)	-2,10	(0,91)
MLC	114	1,26	0,30	(0,22)	-2,00	(0,82)
AOL	90	1,07	-0,02	(0,35)	-0,04	(0,49)
PROLOMB	151	2,36	0,71	(0,43)	0,03	(0,58)
EBACON	92	3,05	1,62	(0,84)	2,15	(1,43)
ETL	99	2,72	1,01	(0,76)	2,71	(1,42)
ETO	90	4,54*	0,85	(0,31)	1,15	(0,44)
ETSH	107	2,44	1,17	(0,66)	-0,07	(0,70)
ETUC	106	1,78	0,37	(0,54)	106	(0,66)
ETUL	90	2,07	1,18	(0,53)	0,64	(0,72)
BAÇO	63	2,33	0,04	(0,01)	0,05	(0,53)
CORAC	36	2,07	0,001	(0,003)	0,01	(0,006)
FIGADO	114	1,26	0,30	(0,22)	0,01	(0,03)
INTEST	118	2,95	-0,006	(0,42)	-0,37	(0,28)
PULMÃO	49	0,98	0,01	(0,008)	0,01	(0,01)
RIM	2	3,49	-0,003	(0,001)	0,001	(0,002)

*, significativo a 5% (F=3,86) ao nível cromossômico.

¹ erro-padrão.

RCARC - rendimento de carcaça com pés e cabeça (%), MBCC - comprimento de carcaça pelo Método Brasileiro de Classificação de Carcaça; MLC - comprimento de carcaça pelo Método Americano; AOL - área de olho de lombo; PROLOMB - profundidade de lombo; EBACON - espessura do bacon (mm); ETL - menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm); ETO - espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (mm); ETSH - maior espessura de toucinho na região da copa, na linha dorso-lombar (mm); ETUC - espessura de toucinho imediatamente após a última costela, na linha dorso-lombar (mm); ETUL - espessura de toucinho entre a última e a penúltima vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm), BACO - peso de baço (Kg); CORAC - peso de coração (Kg); FIGADO - peso de fígado (Kg); INTEST - comprimento total do intestino delgado(m); PULMAO - peso de pulmão (Kg); e RIM - peso de rim (Kg).

Foi encontrado um QTL significativo ($P < 0,05$) no SSC17 associado à característica espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar ($F=4,54$), explicando 6,36% da variação da característica na posição de 90 cM (IC95 % = 79 - 109 cM).

QTL relacionados com deposição de gordura também foram encontrados no SSC17 por Pierzchala et al. (2003), em uma população experimental proveniente do cruzamento Meishan X Pietrain para espessura de toucinho no músculo *longissimus dorsi* entre a 13^a e 14^a costelas na posição de 89,3 cM, para área de gordura no músculo *longissimus dorsi* entre a 13^a e 14^a costelas (26,4 cM), para peso da

gordura externa na paleta (38,4 cM) e para peso da gordura externa no pernil (49,4 cM). Karlskov-Mortensen et al. (2005) encontraram QTL para a característica comprimento de carcaça (30 cM) em população proveniente do cruzamento de suínos das raças Hampshire e Landrace.

A presença de QTL em diferentes populações relacionados com deposição de gordura traz evidências da existência de genes influenciando essa característica no SSC17.

Na Tabela 26 é apresentado o QTL significativo, o valor do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características carcaças, órgãos internos e vísceras no SSC17.

Tabela 26- QTL significativo, valor do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC17.

QTL	σ_y ¹	h^2_Q (%) ²	IC95%(cM)
ETO	3,37	6,36	79-109

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

$$^2h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$$

O valor de F significativo para a característica espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar foi plotado na Figura 9, sendo que o pico corresponde à provável posição do QTL encontrado no SSC17.

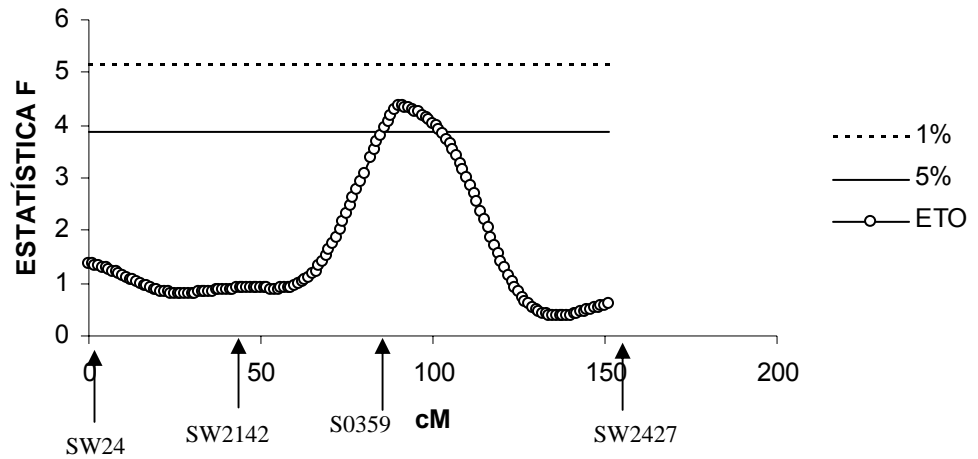


Figura 9 – Perfil dos valores de F para a característica espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, 6,5 cm da linha dorso-lombar (ETO). As linhas horizontais indicam s níveis de significância ao longo do cromossomo 17.

Na Tabela 27 são apresentados os resumos dos valores de F máximos, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para característica de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC18.

Tabela 27 - Resumo dos valores de verossimilhança (F) máximas, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC18.

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
RCARC	0	1.08	-0.02	(0.04)	-0.04	(0.04)
MBCC	74	1.54	-0.50	(0.41)	0,39	0,50
MLC	74	1.78	-0.74	(0.36)	0,17	0,35
AOL	60	1.53	-0.0053	(0.02)	0,75	(0,42)
PROLOMB	72	1.97	0.77	(1.07)	0,72	(0,61)
EBACON	74	1.78	0.68	(0.47)	-1,01	(0.70)
ETL	74	1.35	0.96	(0.51)	-0.004	(0.71)
ETO	65	4.07*	0.89	(0.30)	-0.76	(0.65)
ETSH	29	2.11	0.81	(0.48)	-0.28	(0.79)
ETUC	48	2.29	0.71	(0.45)	-0.34	(0.86)
ETUL	74	1.49	0.91	(0.44)	0,09	(0.78)
BACO	0	0.9	-0.01	(0.01)	-0.01	0.01
CORAC	35	0.89	0.001	(0.002)	0.001	(0.002)
FIGADO	0	0.9	-0.01	(0.01)	-0,03	0.01
INTEST	42	1.01	-0.008	(0.19)	-0,005	0,26
PULMÃO	0	0.71	0.006	(0.007)	0.01	0.01
RIM	7	2.05	-0.01	(0.007)	-0.003	(0.002)

*, significativo a 5% (F=3,86) ao nível cromossômico.

¹ erro-padrão.

RCARC - rendimento de carcaça com pés e cabeça (%), MBCC - comprimento de carcaça pelo Método Brasileiro de Classificação de Carcaça; MLC - comprimento de carcaça pelo Método Americano; AOL - área de olho de lombo; PROLOMB - profundidade de lombo; EBACON - espessura do bacon (mm); ETL - menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm); ETO - espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (mm); ETSH - maior espessura de toucinho na região da copa, na linha dorso-lombar (mm); ETUC - espessura de toucinho imediatamente após a última costela, na linha dorso-lombar (mm); ETUL - espessura de toucinho entre a última e a penúltima vértebra lombar, na linha dorso-lombar (mm), BACO - peso de baço (Kg); CORAC - peso de coração (Kg); FIGADO - peso de fígado (Kg); INTEST - comprimento total do intestino delgado(m); PULMAO - peso de pulmão (Kg); e RIM - peso de rim (Kg).

No SSC18 foi encontrado QTL significativo para espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (ETO) (F=4,07) na posição de 65 cM (IC 95% = 16 a 74 cM), explicando 6,97% da variação fenotípica dessa característica. Na Figura 10, pode ser visto que a curva F referente a esse QTL se encontra pouco delimitada. Assim, essa região do QTL poderia ser melhor definida com a inclusão de mais marcadores. Peixoto et al. (2006), encontraram associação de SNP no gene da Leptina espessura de bacon estudando esta mesma população. Dragos-Wendrich et al. (2003) encontraram QTL para razão de gordura:carne (36,9 cM) no SSC18.

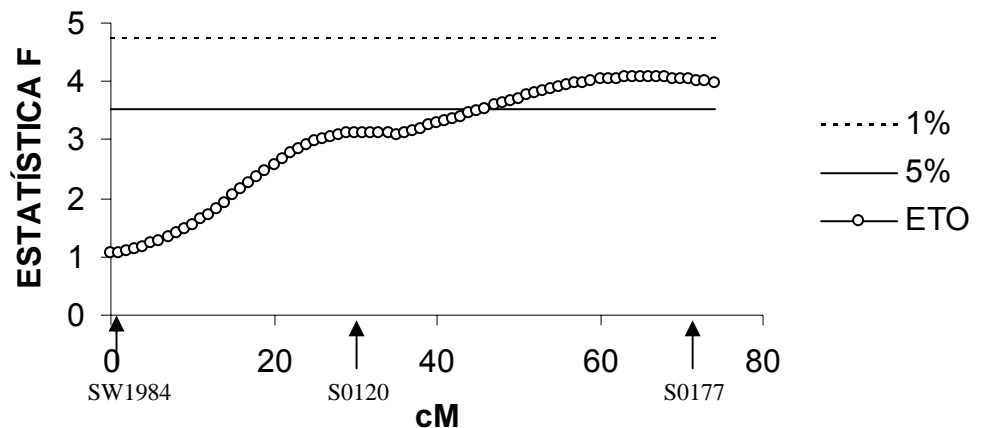


Figura 10 – Perfil dos valores de F para a característica espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar (ETO). As linhas horizontais indicam os níveis de significância no SSC18.

Na Tabela 28 é apresentado o QTL significativo, o valor do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de carcaça, órgãos internos e vísceras no SSC18.

Tabela 28- QTL significativo, o valor do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de carcaça, órgãos internos e vísceras.

QTL	σ_y^1	h^2_Q (%)*	IC95%(cM)
ETO	3,37	6,97	16-74

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

* $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

4.3.3. Características de corte de carcaça

Na Tabela 29 são apresentados os resumos dos valores de F máximos, e suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de corte de carcaça no SSC16.

Tabela 29- Resumo das estatísticas F máximas, suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de corte de carcaça no SSC16.

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
PAPADA	165	1,09	0,02	(0,02)	0,07	(0,04)
PB	101	2,63	0,12	(0,16)	0,69	(0,34)
PBR	0	2,55	0,01	(0,01)	-0,03	(0,01)
PC	111	2,11	0,01	(0,04)	-0,04	(0,08)
PCOPA	165	1,16	-0,01	(0,03)	-0,11	(0,06)
PCOPAL	117	0,84	0,03	(0,02)	0,02	(0,05)
PCOST	35	2,49	0,06	(0,03)	0,10	(0,06)
PF	27	1,99	0,006	(0,004)	0,02	(0,009)
PL	96	1,96	0,04	(0,02)	-0,01	(0,04)
PP	123	1,75	0,09	(0,09)	0,33	(0,18)
PPA	29	3,00	-0,07	(0,06)	0,40	(0,14)
PPAL	108	2,57	0,05	(0,04)	0,20	(0,08)
PPL	121	1,93	0,09	(0,06)	0,22	(0,12)

¹ erro-padrão

PAPADA - peso total da papada (Kg); PB - peso total do bacon (Kg); PBR - peso da banha rama (Kg); PC - peso total do carré (Kg); PCOPA - peso total da copa (Kg); PCOPAL - peso da copa sem pele e sem capa de gordura (Kg); PCOST - peso das costelas (Kg); PF - peso do filezinho (Kg); PL - peso do lombo (Kg); PP - peso total do pernil (Kg); PPA - peso total da paleta (Kg); PPAL - peso da paleta sem pele e sem capa de gordura (Kg) e. PPL - peso do pernil sem pele e sem capa de gordura (Kg).

No SSC16, para as características de corte de carcaça não foram encontrados QTL significativos ($P < 0,05$). Entretanto, Pierzchala et al. (2003) encontraram QTL significativo ($P < 0,05$) para peso total do pernil (6 cM), apenas para uma das três populações estudadas (Meishan X Pietrain).

Na Tabela 30 são apresentados os resumos dos valores de F máximos, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para característica de corte de carcaça no SSC17. No SSC17, para as características de corte de carcaça não foram encontrados QTL significativos ($P < 0,05$).

Tabela 30- Resumo das estatísticas F máximas, com suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de corte de carcaça no SSC17

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
PAPADA	66	1.23	0,02	(0,02)	-0,06	(0,04)
PB	7	1.35	0,21	(0,13)	-0,23	(0,25)
PBR	109	1.49	0,009	(0,01)	0,05	(0,03)
PC	115	2.81	0,01	(0,06)	0,27	(0,13)
PCOPA	74	0.92	-0,04	(0,03)	-0,04	(0,03)
PCOPAL	151	1.39	0,03	(0,02)	-0,02	(0,02)
PCOST	113	2.36	0,03	(0,03)	0,16	(0,06)
PF	61	1,66	(0,002)	(0,003)	-0,006	(0,007)
PL	151	0,62	0,01	(0,01)	-0,006	(0,01)
PP	111	0.74	0,07	(0,01)	0,13	(0,21)
PPA	79	1.46	-0,07	(0,06)	0,13	(0,11)
PPAL	146	2.68	0,08	(0,03)	-0,07	(0,05)
PPL	90	1.14	-0,03	(0,05)	-0,03	(0,04)

¹ erro-padrão

PAPADA - peso total da papada (Kg); PB - peso total do bacon (Kg); PBR - peso da banha rama (Kg); PC - peso total do carré (Kg); PCOPA – peso total da copa (Kg); PCOPAL - peso da copa sem pele e sem capa de gordura (Kg); PCOST - peso das costelas (Kg); PF - peso do filezinho (Kg); PL - peso do lombo (Kg); PP - peso total do pernil (Kg); PPA - peso total da paleta (Kg); PPAL - peso da paleta sem pele e sem capa de gordura (Kg); e. PPL - peso do pernil sem pele e sem capa de gordura(Kg).

Pierzchala et al. (2003), em estudos de mapeamento de QTL em três populações experimentais, encontraram nos animais F2 formados a partir Meishan X Pietrain, QTL associado ao peso da gordura externa no pernil (49,4 cM) e QTL associado a peso da gordura externa na paleta (38,4 cM). Nas demais populações estudadas por estes autores, assim como na população do presente estudo, não foram encontrados QTL para características de corte de carcaça.

Na Tabela 31 são apresentados os resumos dos valores de F máximos com as posições (cM) para os prováveis QTL e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para característica de corte de carcaça no SSC18. Também para este cromossomo não foram identificados QTL para características de corte de carcaça.

Tabela 31 – Resumo dos valores de verossimilhança (F) máximas, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de corte de carcaça no SSC18.

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo(EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
PAPADA	52	1,78	-0,002	(0,02)	0,07	(0,04)
PB	34	2,59	0,06	(0,12)	0,42	(0,20)
PBR	32	1,02	-0,004	(0,01)	0,04	(0,04)
PC	35	1,32	0,04	(0,04)	0,13	(0,07)
PCOPA	35	2,34	0,005	(0,02)	0,11	(0,04)
PCOPAL	30	2,95	-0,01	(0,02)	0,10	(0,04)
PCOST	8	2,29	0,01	(0,02)	0,06	(0,02)
PF	0	2,87	-0,007	(0,002)	0,09	(0,03)
PL	35	0,9	-0,01	(0,01)	-0,005	(0,02)
PP	0	3,42	0,13	(0,06)	0,05	(0,09)
PPA	0	2,19	0,05	(0,04)	0,01	(0,06)
PPAL	0	3,44	-0,02	(0,03)	0,07	(0,04)
PPL	43	2,43	-0,03	(0,05)	0,24	(0,10)

¹ erro-padrão

PAPADA - peso total da papada (Kg); PB - peso total do bacon (Kg); PBR - peso da banha rama (Kg); PC - peso total do carré (Kg); PCOPA – peso total da copa (Kg); PCOPAL - peso da copa sem pele e sem capa de gordura (Kg); PCOST - peso das costelas (Kg); PF - peso do filezinho (Kg); PL - peso do lombo (Kg); PP - peso total do pernil (Kg); PPA - peso total da paleta (Kg); PPAL - peso da paleta sem pele e sem capa de gordura (Kg) e. PPL - peso do pernil sem pele e sem capa de gordura (Kg).

Dragos-Wendrich et al. (2003) encontraram QTL ($P < 0,05$) para porcentagem de carne magra (34,4 cM) na população formada a partir do cruzamento de machos selvagens europeus X Meishan. Nas demais populações estudadas por estes autores não foram encontrados QTL para as características de corte no SSC18.

4.3.4. Características de qualidade de carne

Na Tabela 32 são apresentados os resumos dos valores de F máximos, suas posições (cM) e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de qualidade de carne no SSC16.

Tabela 32- Resumo das estatísticas F máximas, suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de qualidade de carne no SSC16

Característica	Posiçã (cM)	Fmax	Aditivo(EP) ¹		Dominância(EP) ¹	
A	28	8,8**	0,18	(0,10)	0,50	(0,22)
B	165	3,45	0,16	(0,07)	0,33	(0,14)
C	113	2,11	0,11	(0,05)	0,03	(0,10)
GORINT	165	1,6	0,18	(0,08)	-0,05	(0,16)
L	33	1,43	-0,30	(0,30)	-1,2	(0,64)
MACIEZ	38	3,7	626,14	(297,29)	-1368,1	(657)
PCOZ	51	4,05*	-0,53	(0,27)	-1,49	(0,51)
PGOTEJ	110	1,4	-0,19	(0,21)	-0,49	(0,39)
PH24	119	3,08	-0,06	(0,02)	-0,05	(0,04)
pH45	99	1,65	0,05	(0,03)	0,14	(0,08)
PTOT	82	2,04	-0,60	(0,39)	-1,03	(0,75)

*,**significativo respectivamente, a 5% (F=3,59) e a 1% (F=4,82), ao nível cromossômico.
¹ erro-padrão.

A - índice de vermelho (absorbância); B - índice de amarelo(absorbância); C - índice de saturação (absorbância); GORINT - porcentagem de gordura intramuscular (%); L - luminosidade (absorbância); MACIEZ - maciez (força de cisalhamento -Kg/cm²); PCOZ - perda de peso por cozimento (%); PGOTEJ - perda de peso por gotejamento (%); pH24 - pH 24 horas após o abate; pH45 - pH 45 minutos após o abate e PTOT - perda de peso total (%).

Foi encontrado no SSC16 dois QTL significativos (Figura 11). Um QTL para índice de vermelho (F=8,8), localizado na região de 28 cM (IC 95% de 6-44 cM), explicando 6,42% da variação fenotípica da característica. As variações na cor da carne de suínos são explicadas pelo conteúdo de pigmentos e pelas formas da mioglobina (mioglobina, oximioglobina e metamioglobina). Segundo Lindahl et al. (2001), os valores de luminosidade (L) e índice de vermelho (A) apresentam correlações altas com o conteúdo de pigmentos e pelas formas da mioglobina quase na mesma extensão. A característica índice de vermelho, torna-se ainda mais importante ao levar-se em consideração que a coloração da carne é um dos principais aspectos utilizados pelo consumidor para compra da carne *in natura*

Foi encontrado QTL significativo (P<0,05) para perda por cozimento (F=4,05), na posição de 51 cM (IC 95% de 29-91 cM), explicando 4,28% da variação fenotípica da característica. Do ponto de vista industrial, a capacidade de retenção de água da carne é importante devido às perdas de peso durante armazenamento e processamento,

influenciando o rendimento e a cor em produtos de carne curados (Van Oeckel et al., 1999a).

QTL significativos para as características pH24 (32,9 cM) e pH 45 (109,8 cM) na população formada a partir cruzamento entre suínos selvagens europeus X Pietrain foram encontrados por Pierzchala et al. (2003). Já nas demais populações estudadas por estes autores, assim como no presente estudo não foram encontrados QTL significativos para pH da carne.

Na Tabela 33 são apresentados os QTL significativos, os valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para as características de qualidade de carne no SSC16.

Tabela 33- QTL significativos, valores do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para características de qualidade de carne.

QTL	σ_y ¹	h^2_Q (%) ²	IC95% (cM)
A	0,71	6,42	6-44
PCOZ	2,56	4,28	29-91

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

² $h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$

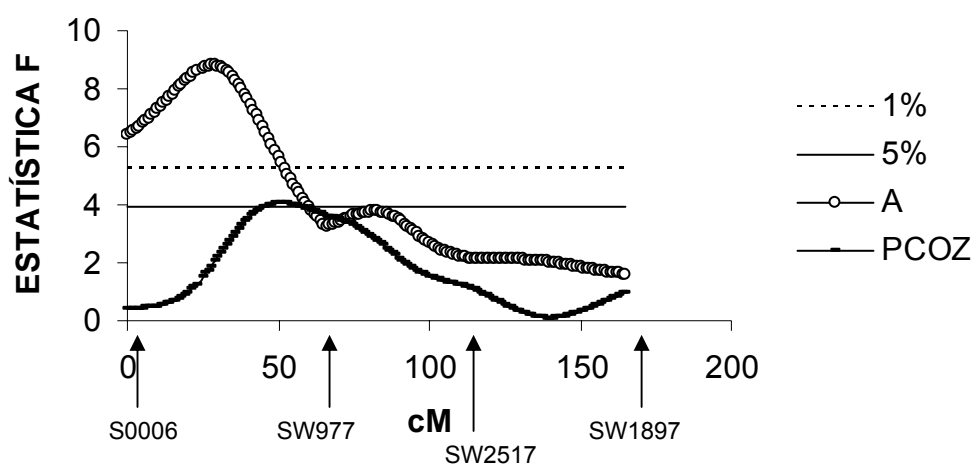


Figura 11 – Perfil dos valores de F para as características índice de vermelho (A) e perda de peso por cozimento (PCOZ). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 16.

Na Tabela 34 são apresentados os resumos dos valores de F máximos com as posições (cM) para os prováveis QTL e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de qualidade de carne no SSC17.

Tabela 34- Resumo das estatísticas F máximas, suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de qualidade de carne no SSC17

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo(EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
A	0	1,62	-0,02	(0,07)	-0,01	(0,11)
B	125	0,73	-0,04	(0,07)	-0,22	(0,16)
C	70	1,04	0,001	(0,06)	-0,20	(0,12)
GORINT	1	1,06	-0,03	(0,06)	0,13	(0,11)
L	130	1,97	0,01	(0,25)	-1,05	(0,52)
MACIEZ	63	2,98	402,85	(260,42)	-1108,9	(505,6)
PCOZ	90	2,36	0,60	(0,24)	0,47	(0,32)
PGOTEJ	151	0,71	-0,01	(0,15)	-0,17	(0,21)
Ph24	76	0,89	0,01	(0,14)	0,06	(0,04)
pH45	0	2,01	-0,03	(0,02)	-0,08	(0,04)
PTOT	89	2,03	0,80	(0,34)	0,65	(0,48)

*, **significativo a 5% (F=3,76) e a 1% (F=4,95), respectivamente ao nível cromossômico.
¹ erro-padrão.

A - índice de vermelho (absorbância); B - índice de amarelo(absorbância); e C – índice de saturação (absorbância), GORINT – porcentagem de gordura intramuscular (%); L – luminosidade (absorbância); MACIEZ - maciez (força de cisalhamento -Kg/cm²); PCOZ – perda peso por cozimento (%); PGOTEJ – perda de peso por gotejamento (%); pH24 - pH 24 horas após o abate; pH45 - pH 45 minutos após o abate e PTOT - perda de peso total (%).

Malek et al. (2001) encontraram QTL significativos para as características qualidade de carne relacionadas com escore da cor na porção telomérica na posição de 82 cM no SSC17. No entanto, neste estudo aqui descrito não foram confirmados QTL significativos para as características de cor e para as demais características de qualidade da carne.

Na Tabela 35 são apresentados os resumos dos valores de F máximos com as posições (cM), e as respectivas estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para características de qualidade de carne no SSC18.

Tabela 35 - Resumo das estatísticas F máximas, com suas posições (cM), e as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância para as características de qualidade de carne SSC18

Característica	Posição (cM)	Fmax	Aditivo (EP) ¹		Dominância (EP) ¹	
A	0	1,42	-0,03	(0,06)	0,08	(0,09)
B	74	0,98	-0,003	(0,05)	0,11	(0,07)
C	74	1,01	-0,02	(0,04)	0,09	(0,06)
GORINT	0	0,65	-0,05	(0,05)	0,07	(0,08)
L	29	1,77	0,06	(0,21)	-0,51	(0,38)
MACIEZ	23	1,06	-54,78	(244,53)	443,24	(449,50)
PCOZ	0	2,35	0,25	(0,19)	0,11	(0,27)
PGOTEJ	23	3,74	-0,001	(0,19)	-0,87	(0,35)
Ph24	35	1,1	0,02	(0,01)	0,01	(0,02)
pH45	27	4,05	0,01	(0,03)	0,17	(0,05)
PTOT	0	4,47*	0,50	(0,27)	0,09	(0,38)

*, significativo a 5% (F=3,37) ao nível cromossômico.

¹ erro-padrão.

A - índice de vermelho (absorbância); B - índice de amarelo(absorbância); e C - índice de saturação(absorbância), GORINT - porcentagem de gordura intramuscular (%);L - luminosidade(absorbância); MACIEZ - maciez (força de cisalhamento -Kg/cm2); PCOZ - perda por cozimento (%),PGOTEJ - perda por gotejamento (%);pH24 - pH 24 horas após o abate;pH45 - pH 45 minutos após o abate; PTOT - perda total (%).

No SSC18 foi encontrado QTL (P<0,05) para perda total (F=4,47) na posição de 0 cM (IC95% = 0 a 54 cM), explicando 2,13% da variação fenotípica da característica. QTL para outras características de qualidade de carne e relacionadas com perda de água foram encontrados por outros autores no SSC18. QTL para pH foram encontrados por: Dragos-Wendrich et al. (2003), na população formada a partir de suínos Meishan X Pietrain (55,5 cM) e van Wijk et al. (2006) em uma população formada a partir de machos de uma linha sintética Pietrain/Large White e fêmeas comerciais (37 cM). Para perda por gotejamento no SSC18, foi encontrado QTL (24cM) por De Koning et al. (2001), em uma população proveniente do cruzamento de suínos da raça Meishan X suínos de linhas comerciais holandesas.

Na Tabela 36 são apresentados os QTL significativos, os valores da desvio padrão residual (σ_y), os valores da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95%.

Tabela 36 - QTL significativo, valor do desvio padrão residual (σ_y), e da fração aditiva da variância fenotípica (h^2_Q) e o IC95% para característica de qualidade no SSC18.

QTL	σ_y^1	$h^2_Q (\%)^2$	IC95%
PTOT	3,42	2,14	0-17

¹obtido levando em consideração os efeitos fixos e as covariáveis.

$$^2h^2_Q = a^2 / \sigma_y^2$$

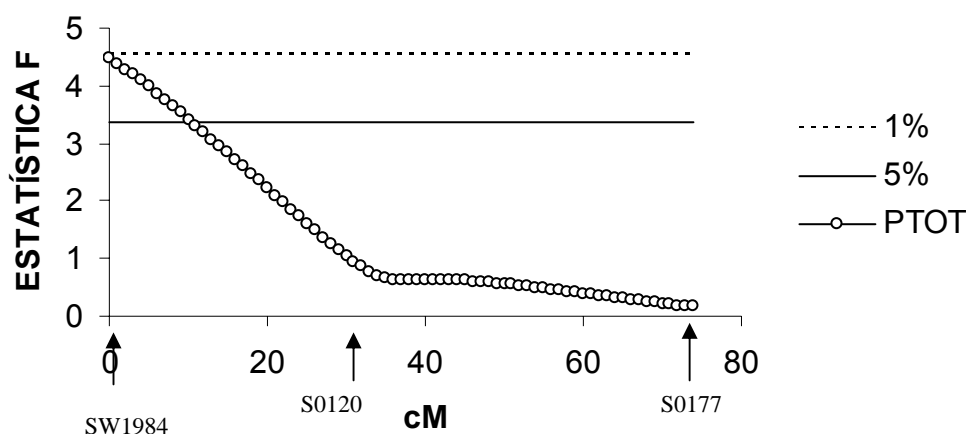


Figura 12 – Perfil dos valores de F para a característica de PTOT (perda total). As linhas horizontais indicam os níveis de significância ao longo do cromossomo 18.

Foram encontrados 15 QTL significativos distribuídos pelos SSC16, SSC17 e SSC18, associados a características de interesse econômico, que tiveram seus h^2_Q variando de 0,006 - 26,50%. A informação molecular se torna ainda mais atrativa quando associada à características de baixa herdabilidade e/ou que necessitam do abate do animal para ser avaliadas. No presente estudo foram encontrados QTL relacionados com algumas dessas características (EBACON, ETL, ETO, A, PCOZ, PTOT).

As informações dos QTL significativos encontrados permite identificar genes relacionados com o fenótipo e melhor conhecimento destas características.

A inclusão de mais marcadores na região dos QTL com curvas pouco delimitadas, proporcionará melhor definição da curva F e maior acurácia na identificação dos genes.

5.CONCLUSÃO

Foi possível detectar QTL, localizados nos cromossomos dezesseis (SSC16), dezessete (SSC17) e dezoito (SSC18) de suínos, após mensuração de várias características de carcaça, órgãos internos e vísceras, qualidade de carne e desempenho em população F2 geneticamente divergente formada a partir de suínos machos da raça naturalizada Piau e fêmeas comerciais (Landrace X Large White X Pietrain).

Foram detectados QTL não descritos na literatura, como número de tetas, perda por cozimento, índice de vermelho e menor espessura de toucinho na região acima da última vértebra lombar na linha dorso-lombar, espessura de bacon, peso do coração e do pulmão no SSC16; peso aos 63 dias de idade e peso aos 77 dias de idade no SSC 17; peso aos 21 dias e idade de abate no SSC18. QTL descritos em outras populações foram também identificados, como para peso aos 21 dias de idade no SSC16, espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar no SSC17, espessura de toucinho medida imediatamente após a última costela, a 6,5 cm da linha dorso-lombar e perda total no SSC18.

QTL com curvas F pouco definidas poderão ser melhor delimitadas com a inclusão de outros marcadores.

As informações dos QTL significativos encontrados servem como base de estudos futuros de mapeamento fino para identificação de genes permitindo o melhor entendimento das características de produção em suínos.

ANEXOS

CERVUS

Cervus (Marshall et al., 1998) é um programa para análise de dados genéticos de espécies diplóides, em que os locos sejam autossomais e co-dominantes, o *download* do programa pode ser feito no endereço <http://helios.bto.ed.ac.uk/evolgen>.

O programa calcula probabilidades de exclusão de paternidade, heterozigosidade esperada, conteúdo de informação polimórfica (PIC), e opcionalmente o equilíbrio de Hardy-Weinberg por meio da estatística de qui-quadrado e estimação de frequência de alelos nulos.

No contexto de análise das probabilidades de exclusão paternidade, os dados genotípicos da descendência e dos pais candidatos são contrastados. Para cada pai candidato, são duas as hipóteses:

H0. o pai candidato é o verdadeiro pai.

H1. o pai candidato não é o verdadeiro pai.

Pela análise da frequência dos alelos estima-se a heterozigosidade esperada (Nei, 1987) para cada loco. A heterozigosidade de um loco é definida como a probabilidade de que um indivíduo seja heterozigoto naquele loco, em uma população. A heterozigosidade pode ser considerada uma medida de variabilidade genética. Segundo Weir (1996) a frequência de heterozigotos é importante, pois estes carregam diferentes alelos e representam a existência de variação. Segundo Ott (1992), um loco é considerado altamente polimórfico se sua heterozigosidade for maior do que 70%, o que implica frequência menor do que 0,55 do mais freqüente alelo.

Na genética humana surgiu o PIC (polimorphic information content) para quantificar o valor da informação do polimorfismo de um locus marcador. Segundo Bolstein et al. (1980), um PIC maior que 0,5 é considerado altamente polimórfico, entre 0,25 e 0,5 é considerado moderadamente polimórfico e menor que 0,25 é considerado pouco polimórfico. O valor de PIC é um dos índices mais utilizados para

determinar o grau de polimorfismo de um loco (Vaiman et al., 1994; Peelman et al., 1998), sendo que a aplicabilidade dos marcadores moleculares está diretamente relacionada com o maior grau de polimorfismo dos mesmos. Em populações não endogâmicas, em que o genótipo dos parentais é variável, as famílias a serem genotipadas podem ser escolhidas baseando-se na heterozigosidade dos marcadores nos parentais ou na geração F1, para se obter maior informatividade dos marcadores.

A freqüência de alelo nulo (Summer et al., 1997) que segrega em cada loco é calculada usando um algoritmo iterativo baseado na diferença entre freqüência observada e freqüência esperada dos homozigotos. Um alelo nulo é qualquer alelo que não pode ser detectado pela técnica usada para a genotipagem individual de cada loco. Em loco de microssatélite um alelo nulo acontece freqüentemente por causa de mutações no sítio de ligação em um ou ambos os *primers*, suficiente para prevenir amplificação efetiva do alelo de microssatélite, são consideradas altas freqüências de alelos nulos valores de 0.05 ou acima (<http://helios.bto.ed.ac.uk/evolgen/cervus/details.html>).

CRIMAP

O principal propósito do programa CRIMAP (Green et al., 1990) é permitir, com rapidez, a construção automatizada de mapas de ligação de multimarcadores, facilitando tarefas auxiliares de avaliação da ordem dos marcadores, gerando tabelas de LOD e detectando erros de dados. Requer pequena memória (mínimo 1 Mb de RAM ou memória virtual), para se analisar em média mais de 10 locos simultaneamente, sendo possível processar em programa DOS se o conjunto de dados for pequeno.

O programa utiliza quatro diferentes tipos de arquivos. Todos estes arquivos têm nomes no formado *chrx.y*, onde *x* é o número do cromossomo e o sufixo *.y* é uma dos arquivos: *.gen* (arquivo dos dados de genótipo); *.par* (arquivo de parâmetro); *.dat* (arquivo de dados processados); *.ord* (arquivo de ordens ou ordens dos dados).

Os dados genotípicos das progênies F2 são submetidos a análise no programa para confirmação de ligação, ordenamento e posicionamento dos marcadores, utilizando análise com marcadores múltiplos por meio de máxima verossimilhança (ML) com um intervalo suporte de *LOD score* igual ou menor que 3. Os métodos da máxima verossimilhança basicamente estimam o valor do parâmetro (frequência de recombinação) que maximiza a probabilidade de obtenção dos dados genotípicos (Liu, 1998).

A base genética para a construção de um mapa de ligação é a recombinação genética resultante do *crossing-over* entre cromossomos homólogos durante a meiose. A recombinação entre diferentes marcadores é associada significativamente com a distância física entre eles. Entretanto, a relação entre a recombinação e a distância física varia de organismo para organismo (Liu, 1998).

Os mapas finais apresentados pela opção *build*, para machos, fêmeas e para ambos os sexos, indicam as taxas de recombinação encontradas e as posições dos marcadores calculadas usando a função de mapeamento de Kosambi. O ordenamento dos marcadores obtidos pelo *build* serão checados utilizando a opção *flips*, que executa troca de posições dos marcadores 2 a 2 e verifica se há alteração na posição dos marcadores (<http://linkage.rockefeller.edu/soft/crimap/>).

Segundo Lynch e Walsh (1998), não existe uma relação universal entre distância de mapeamento (cM) e o tamanho físico do fragmento de DNA (em pares de bases), pois um cM pode variar de 10.000 a 1.000.000 de pares de bases dependendo da espécie, podendo também existir grandes diferenças entre segmentos de um mesmo cromossomo.

Weir (1996) e Ferreira e Gratapaglia (1998) chamam atenção para dois problemas na determinação da ordem correta de um conjunto de genes ou marcadores:

- 1) o efeito da amostragem, pelo fato de somente conhecer as estimativas dos coeficientes de recombinação dos marcadores.

- 2) a melhor ordem por este critério pode não ser a verdadeira dependendo da quantidade dos marcadores, pois quando a análise

envolve um grande número de marcadores o número de ordens possíveis pode tornar-se impraticável.

Segundo Groenen et al. (1998), para se obter frações de recombinação para a construção de um mapa genético confiável é preciso um número elevado de meioses informativas, pois distâncias pequenas dificultam o ordenamento correto dos locos pela dificuldade de se obter recombinações.

QTLEXPRESS

O programa QTLEXPRESS (<http://qtl.cap.ed.ac.uk>) admite que os alelos para a determinação do QTL estejam fixados nas populações a serem utilizadas na análise de população F2, quando essa premissa não for verdadeira o poder da detecção do QTL será muito reduzido e seus efeitos serão subestimados. Mapeia os QTL existentes por meio de regressão linear (Haley et al., 1994), utilizando procedimento de duas fases: primeiramente são obtidas as probabilidades de identidade por descendência (IBD) para marcadores cromossômicos específicos, utilizando dados dos vários marcadores; em um segundo passo é empregado um modelo estatístico para as observações e os coeficientes IBD;

De acordo com Seaton et al. (2002), o programa QTLEXPRESS é adequado para processar dados gerados em populações F2 obtidas a partir de linhagens não endogâmicas, pois aplica um modelo linear aos dados fenotípicos, com efeitos fixos adicionais e cováriaveis que explicam variações para a característica avaliada. Os QTL podem ser especificados em termo de efeitos aditivos e de dominância; adicionalmente, para cruzamento de linhagens não endogâmicas, o modelo para QTL pode incluir um efeito inerente ao pai de origem *imprinting*. O programa possibilita ainda que um ou mais QTL mapeados em um cromossomo sejam utilizados como cofatores no modelo aplicado a um outro cromossomo, reduzindo assim o *background* genético e possibilitando que um QTL de pequeno efeito seja detectado.

Os resultados são exibidos em dois passos. Primeiramente um resumo é feito da estrutura de população em termos do número de famílias e número de indivíduos da progênie e as características dos marcadores genéticos em termos de número de alelos, e a possibilidade de escolha para calcular parâmetros genéticos ('a', 'd' e 'i', para efeito aditivo, de dominância e de pai-de-origem, respectivamente). Posteriormente, são exibidos os resultados da análise de QTL, estimativa dos parâmetros modelo (elemento aditivo, dominância e efeito de pai-de-origem), os efeitos fixos providos e as somas de quadrados dos modelos completos e reduzidos.

A probabilidade de cada indivíduo F2 apresentar cada um dos três genótipos do QTL é calculada conforme os marcadores, a intervalos de 1 cM ao longo do cromossomo. Estas probabilidades são usadas para se fazer a regressão das características nos coeficientes aditivos e de dominância do QTL em estudo, para cada animal.

A estimativa do efeito aditivo segue o cálculo da diferença entre genótipos da linha 1 e da linha 2, $a = (QQ(\text{linha 1}) - qq(\text{linha 2})) / 2$, de forma que um valor positivo indica que o alelo que está influenciando com mais ênfase a característica avaliada origina-se da linha 1. O efeito de dominância é definido como $d = Qq - \frac{1}{2}(QQ + qq)$, de forma que um valor positivo indica que o efeito do genótipo heterozigotos é maior que o metade da soma dos genótipos homozigotos. O efeito de pai-de-origem é definido como a diferença entre os genótipos heterozigotos quanto o alelos da linha 1 é herdado de pais de sexo oposto, $i = Q(\text{do macho})q$ de $Q(\text{da fêmea})q$, contrastes lineares dos efeitos de a, d e i podem ser visto no Quadro 1

Quadro 1 – Contrastes Lineares dos efeitos aditivos, de dominância e de imprinting

EFEITOS	CONTRASTES LINEARES			
	L1L1	L1L2	L2L1	L2L2
a	1	0	0	-1
d	0	1	1	0
i	0	1	-1	0

Fonte: <http://latte.cap.ed.ac.uk/documentation/AnalysisF2.html> acessado em 02/11/06).
L1 linha 1, L2 linha 2

Em populações F2, os coeficientes são derivados calculando a probabilidade da linha original dos alelos sendo paternal e maternal derivando os alelos separadamente. Isto é feito para ajustar o efeito de pai-de-origem para um cruzamento entre linhas não endogâmicas (<http://latte.cap.ed.ac.uk/documentation/AnalysisF2.html>).

O mapeamento por intervalo apresenta alguns problemas, particularmente na distinção de efeitos de múltiplos QTL ligados. Segundo Haley e Knott (1992), quando dois ou mais QTL estão localizados em um cromossomo, o mapeamento por intervalo pode produzir estimativas viesadas, localizando erroneamente o QTL.

O programa fornece o intervalo de confiança (IC95%). A metodologia da reamostragem *bootstrap* proposta por Visscher et al. (1996), retira amostras de N observações (indivíduos) com genótipos dos marcadores e fenótipo, cada *bootstrap* gera uma nova população (utilizando amostras com repetição), em que é realizada uma análise estatística para identificar QTL. Alguns dados podem aparecer mais de uma vez enquanto outros podem nunca ser incluídos em alguma das análises. Calculados “x” *bootstraps* e análises de QTL nestas populações amostradas, o IC de 95% para QTL é determinado pelo ordenamento das “x” estimativas geradas, retirando-se 2,5% dos valores nos extremos inferior e superior da distribuição.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHIMA, R.S, PRABAKARAN, D., MANTZOROS, C., QU, D., LOWELL, B., MARATOS-FLIER, E., FLIER, J. Role of leptin in the neuroendocrine response to nasting. **Nature** 382, 250-252, 1996.
- ALLENDE, J. E., AND ALLENDE, C. C. Protein kinases. 4. Protein kinase CK2: an enzyme with multiple substrates and a puzzling regulation. **The Journal of FASEB** 9, 313–323, 1995.
- ALONSO, V., SANTANA, B.A.A.,PIRAGE, W.J., GOULART, L.R., DINIZ, H.S., MACHAIM, M.F., BORGES, G.S.N. Efeito do gene receptor de prolactina sobre características quantitativas de interesse econômico em suínos. **Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science** 40, 366-372, 2003.
- AMOS, W., HOFFMAN, J.I., FRODSHAM, A., ZHANG, L., BEST, S., HILL, A.V.S. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. **Molecular Ecology Notes**, 2006.
- ANDERSSON L. & GEORGES M. Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits. **Nature Review Genetics** 5, 202–12, 2004.
- ANDERSSON, L. Genetic dissection of phenotypic diversity in farm animals. **Nature Reviews Genetics** 2, 130-138, 2001.
- ANDERSSON, L., ANDERSSON,-EKLUND, L. Mapping of QTLs for growth and fatness in pig. In: **molecular Dissection of Complex Traits**. 1ª Ed. CRC, 241-254, 1998.
- ANDERSSON-EKLUND, L., MARKLUND, L., LUNDSTRÖM, K., et al.: Mapping quantitative trait loci for carcass and meat quality in a Wild Boar x Large White intercross. **Journal of Animal Science** 76, 694-700, 1998.

- ANDERSSON, L., HALEY, C.S., ELLEGREN, H., KONTT, S.A. JOHANSSON, M. K. ANDERSSON, K., ANDERSSON-EKLUND, L., EDFORS-LILJA, I., FREDHOLM, M., HANSSON, I., HAKANSSON, J., LUNDSTRÖM, K: Genetic mapping of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. **Science** 263, 1771-1774, 1994.
- ARCHIBALD, A., BROWN, J., COUPERWHITE, S. et al. The PigMap consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*). **Mammalian Genome** 6:157-175. 1994.
- BAND, G. O., GUIMARÃES, S. E. F., LOPES, P. S., Schierholt, A. S., Silva, K. M., Piers, A. V., Benevenuto Júnior, A. A., GOMIDE, L. A. M. Relationship between the Porcine Stress Syndrome gene and pork quality trait in F2 pigs resulting from divergent crosses. *Genetics and Molecular* 28, 1, 88-91, 2003a.
- BAND, G. O., GUIMARÃES, S. E. F., LOPES, P. S., PEIXOTO, J. O., FARIA, A. F., PIRES, A. V., FIGUEIREDO, F. C., NASCIMENTO, C. S., GOMIDE, L. A. M. Relationship between the Porcine Stress Syndrome gene and carcass and performance trait in F2 pigs resulting from divergent crosses. *Genetics and Molecular* 28, 1, 92-96, 2003b.
- BARB, C.R., HAUSMAN, G.J., HOUSECKNECHT, K.L. Biology of leptin en the pig. **Domestic Animal Endocrinology** 21, 297-317, 2001.
- BEARZOTI, E. Mapeamento de QTL. In: **Segunda jornada em Genética e melhoramento de plantas**. Goiânia. 63-209, 2000.
- BECKMANN, J. S., SOLLER, M.: Restriction fragment length polymorphisms in plant genetic improvement. In: MIFLIN, (Ed.) *Oxford surveys of plant molecular & cell biology*. **Oxford University Press** 3,196-250, 1990.
- BENEVENUTO JÚNIOR, A. A. Avaliação de rendimento de carcaça e de qualidade da carne de suínos comerciais, de raça nativa e cruzados.

- Dissertação de mestrado.** Viçosa. Departamento de Tecnologia de Alimentos, UFV. 98, 2001.
- BENFEY, B. G. Function of myocardial alpha-adrenoceptors. **Life Science** 46, 743-757, 1990.
- BIDANEL, J.P., MILAN, D., IANNUCELLI, N., AMIGUES, Y., BOSCHER, M.Y., BOURGEOIS, F., CARITEZ, J.C., GRUAND, J., LE ROY, P., LAGANT, H., QUINTANILLA, R., RENARD C., GELLIN, J., OLLIVIER, L., CHEVALET, C. Detection of quantitative trait loci for growth and fatness in pigs. **Genetic Selection Evolution** 33, 289–309, 2001.
- BOGUSZEWSKI, C. L. Genética Molecular do eixo GH-IGF-I. **Arquivos Brasileiros Endocrinologia & Metabologia** 45, 5-14, 2001.
- BOTSTEIN, D., WHITE, R.L., SKOLNICK, M., DAVIS, R.W.: Construction of genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **The American Journal of Human Genetics** 32, 314-331, 1980.
- BOVENHUIS, H., VAN ARENDONK, J. A. M., DAVIS, G., ELSEN J. M., HALEY, C. S., HILL, W. G., BARET, P. V., HETZEL, D. J. S., NICHOLAS, F. W. Detection and mapping of quantitative trait loci in farm animals. **Livestock production Science** 52, 135-144, 1997.
- BRAMELD, J. M; GILMOUR, R. S.; BUTTERY, P.J. Glucose and Amino Acids Interact with Hormones to Control Expression of Insulin-Like Growth Factor-I and Growth Hormone Receptor mRNA In: **Cultured Pig Hepatocytes. American Society for Nutritional Sciences** 129, 1298–1306, 1999.
- BRAMELD, J. M., ATKINSON, J. L., SAUNDERS, J. C., PELL, J. M., BUTTERY, P. J., GILMOUR, R. S. Effects of growth hormone administration and dietary protein intake on insulin-like growth factor-I (IGF-I) and growth hormone receptor (GHR) mRNA expression in

- porcine liver, skeletal muscle and adipose tissue. **Journal Animal Science** 74, 1832–1841, 1996.
- BROWN, J. H., BUXTON, I. L., BRUNTON, L. L. Alpha 1-adrenergic and muscarinic cholinergic stimulation of phosphoinositide hydrolysis in adult rat cardiomyocytes. **Circulation Research** 57, 532-537, 1985.
- BROOKES, A.J. The essence of SNPs. **Gene** 177-186, 1999.
- BUONOMO, F. C. & BAILE, C. A. Influence of nutritional deprivation on insulin-like growth factor I, somatotropin, and metabolic hormones in swine. **Journal Animal Science** 69, 755–760, 1991.
- BUKAU, B., HORWICH, A. L. The HSP70 and HSP60 chaperone machines. **Cell** 92, 351-366, 1998.
- CAPRANICO, G., BINASCH, M., BORGNETTO, E. M., ZUNINO, F. E PALUMBO, M. A protein-mediated mechanism for the DNA sequence-specific action of topoisomerase II poisons. **Trends in Pharmacological Sciences**, 18, 323-329, 1997.
- CASSENS, R. G. Historical perspectives and current aspects of pork meat quality in the USA. **Food Chemistry**. 69, 357-363, 2000.
- CANTU, J. M., IBARRA, B. Phosphoglucosyltransferase: evidence for a new locus expressed in human milk. **Science** 2164, 639-640, 1982.
- CHENG, K.T., CHANG, H.C., SU, C.H., HSU, F.L., Identification of dried rhizomes of *Coptis* species using random amplified polymorphic DNA. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 38, 241-244, 1997.
- CHEUNG, M.C.; WOLFBAUER, G.; ALBERS, J.J. Plasma phospholipid mass transfer rate: relationship to plasma phospholipid and cholesteryl ester transfer activities and lipid parameters. **Biochimica et Biophysica Acta** 2, 103-110, 1996.

- CHIN, E. C. L., SENIOR, M. L., SHU, H., SMITH, J. C. S.: Maize simple repetitive DNA sequences: abundance and allele variation. **Genome** 39, 866-873, 1996.
- CHURCHILL, G.A.; DOERGE, R.W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. **Genetics** 138, 963-971,1994.
- CLARK, M. G., AND PATTEN, G. S. Adrenergic regulation of glucose metabolism in rat heart. A calcium- dependent mechanism mediated by both alpha- and beta-adrenergic receptors. **Journal of Biological chemistry** 259, 15204-15211,1984.
- CLUTTER, A. C. Developing tools for marker-assisted selection in pigs. **In: International Symposium On Animal Breeding And Genetics, Viçosa** 269-284, 1999.
- COELHO, A. S. G.: Considerações gerais sobre a análise de QTL. **FUNAPE**. Goiânia. 1-20, 2000.
- DAUNCEY, M. J., BURTON, K. A., WHITE, P., HARRISON, A., GILMOUR, R. S., DUCHAMP, C., CATTANEO, D. Nutritional regulation of growth hormone receptor gene expression. **The journal of FASEB** 8, 81–88, 1994.
- DAVIS, G.P., De NISE, S.K. The impact of genetic markers on selection. **Journal of Animal Science** 76, 2331-2339,1998.
- DEEB, N., LAMONT S. J.: Genetic architecture of growth and body composition in unique chicken populations. **Journal of Heredity** 93, 107–18, 2002.
- DEKKERS, J. C. M., HOSPITAL, F.: The use of molecular genetics in improvement of agricultural populations. **Nature Reviews Genetics** 3, 22–32, 2002.
- DEKKERS, J.C.M., ROTHSCHILD, M.F., MALEK, M.M. Potencial e aplicação de seleção assistida por locos para qualidade de carne. In:II

Conferência Internacional Virtual sobre Qualidade de Carne Suína. USA. 2001. Via Internet.

De KONING, D. J., RATTINK, A. P., HARLIZIUS, B., VAN ARENDONK J. A, M., BRASCAMP, E. W., GORENEN, M. A. N.: Detection and characterization of quantitative trait loci for meat quality traits in pigs. **Journal of Animal Science** 79, 2812-2819, 2001.

De KONING, D. J., JONSS, L. L. G., RATTINK, A. P., VAN GERS, P. A. M., De VRIES, B. J., GORENEN, M. A. N., VAN DER POEL J. J., DE GROOT, P. N., BRASCAMP, E. W., VAN ARENDONK J. A, M.: Detection of quantitative trait loci for backfat thickness and intramuscular fat content in pigs (SUS SCROFA). **Genetics** 12, 1679-1690, 1999.

De VRIES, FAUCITANO, L., SOSNICKI, A.A., et al.: The use of gene technology for optimal development of pork meat quality. **Food Chemistry** 69, 397-405, 2000.

DODGSON, J. B., CHENG, H. H., OKIMOTO, R.: DNA marker technology: a revolution in animal genetics. **Poultry Science** 76, 1108-1114, 1997.

DOERGE, R, W., CHURCHILL, G. A.: Permutation tests for multiple loci affecting a quantitative character. **Genetics** 142, 285-294, 1996.

DRAGOS-WENDRICH, M., STRATIL, A., HOJNY, J., MOSER, G., BARTENSCHLAGER, H., REINER, G., GELDERMANN, H. Linkage and QTL mapping for Sus scrofa chromosome 18. **Journal of Animal Breeding and Genetics** 120,138–143.

DUDLEY, J.W.Linkage disequilibrium in crosses between Illinois maize satrains divergently selected for protein percentagem. **Theoretical and Applied Genetics**.87, 1016-1020, 1994.

- EDWARDS, A., CIVITELLO, A., HAMMOND, H.A., CASKEY, C.T. DNA typing and genetic mapping with trimeric tandem repeats. **American Journal of Human Genetics** 49,746-756, 1991.
- EDWARDS, M. D., STUBER, C.W., WENDEL, J.F. Molecular-marker facilitated investigations of quantitative-trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. **Genetics** 116, 113-125, 1987.
- ELLEGREN, H.: Genome Analysis with microsatellites markers. Department of Animal Breeding and Genetics. **Swedish University of Agricultural Science**, 1993.
- ENDO, M. Characterization of positive inotropic effect of endothelin on mammalian ventricular myocardium. **AJP-Heart and Circulatory Physiology** 261, 611-619, 1991.
- EVANS, G. J., GIUFFRÀ, E., SANCHEZ, A., KERJE, S., DAVALO, G., VIDAL, O., ILLAN, S., NOGUERA, J. L., VARONA, L., VELANDER, I., SOUTHWOOD, O. I., DE KONING, D. J., HALEY, C. S., PLASTOW, G. S., ANDERSSON, L.: Identification of Quantitative trait loci for production traits in commercial pig populations. **Genetics**. 164, 621-627, 2003.
- FALCONER, D. S., MACKAY, T. F. C.: Introduction to quantitative genetics. **Essex, UK: Longman Group Limited, 6th edition**, 464 1996.
- FARIA, D. A., GUIMARÃES, S. E. F., LOPES, P. S., PIRES, A. V., PIAVA, S. R., SOLLERO, B. P., WENCESLAU, A. A. Association between G316A growth hormone polymorphism and economic traits in pigs. **Genetics and Molecular** 29, 4, 634-640, 2006.
- FERREIRA, M.E., GRATTAPAGLIA, D. Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética. **EMBRAPA**, Brasília, 220, 1998.

- FITZSIMMONS, M. D. et al. Control of posterior pituitary vasopressin content: Implications for the regulation of the vasopressin gene. **Endocrinology** 134, 1874-1878, 1994.
- GAYLINN BD, HARRISON JK, ZYSK JR, LYONS CE, LYNCH KR. THORNER MO. Molecular cloning and expression of human anterior pituitary receptor for growth hormone-releasing hormone. **Endocrinology** 7, 77-84, 1993.
- GELDERMANN, H., MULLER, E., MOSER, G., REINER, G., ARTENSCHLAGER, S., CEPICA, S., STRATIL, A., KURYL, J., MORAN, C., DAVOLI, R., BRUNSCH, C.: Genome-wide linkage and QTL mapping in porcine F2 families generated from Piétrain, Meishan and Wild Boar crosses. **Journal of Animal . Breeding. Genetics.**120, 363-393, 2003.
- GELDERMANN, H.: Investigations on inheritance on quantitative characters in animals by gene markers. I. Methods. **Theoretical and Applied Genetics** 46, 319-330, 1975.
- GERBENS, F., JANSEN, A., VAN ERP, A.J., HARDERS, F., MEUWISSEN, T.H., RETTENBERGER, G., VEERKAMP, J.H., TE PAS, M.F.: The adipocyte fatty acid-binding protein loci: characterization and association with intramuscular fat content in pigs. **Mammalian Genome**, 9, 1022-6, 1998.
- GIBSON, J. P.: Short-term gain at the expense of long-term gain response with selection of identified loci. **Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production** 21, 201-204, 1994.
- GILMELFARB, A., LANDE, R. Simulation of marker assisted selection in hybrid populations. **Genetics Research** 63, 39-47, 1994.
- GOLDMAN, I., ROCHEFORD, T.R., DUDLEY, J.W. Quantitative trait loci influencing protein and starch concentration in the Illinois long term

- selection maize strains. **Theoretical and Applied Genetics**, 87, 217-224, 1993.
- GREEN, P.; FALLS, K.; CROOKS, S. **CRIMAP Documentation version 2.4** St. Louis: Washington University School of Medicine, 1, 1990.
- GRIFFITS, A.J.F., MILLER, J.H., SUZUKI, D.T., LEWONTIN, R.C., GELBART, W.M. **Introdução à genética**. 7ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2002, 194p.
- GRINDFLEK, E., SZYDA, J., LIU, Z., LIEN, S.: Detection of quantitative trait loci for meat quality in a commercial slaughter pig cross. **Mammalian Genome**, 12, 299-304, 2001.
- GRODZICKER, T., WILLIAMS, J., SHARP, P., SAMBROOK, J. Physical mapping of temperature-sensitive mutations of adenoviruses. **Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology** 39, 439-446, 1974.
- GROENEN, M. A. M., CHENG, H. H., BUMSTEAD, N., BENKEL, B. F., BRILES, W. E., BURKE, T., BURT, D. W., CRITTENDEN, L. B., DODGSON, J., HILLEL, J., LAMONT, S., PONCE DE LEON, A., SOLLER, M., TAKAHASHI, H., VIGNAL, A.: A consensus linkage map of the chicken genome. **Genome research**. 10, 137-147, 2000.
- GRONEMEIER, M., CONDIE, A., PROSSER, J., STEINMEYER, K., JENTSCH, T.J., JOCKUSCH, H. **Journal Of Biological Chemistry**, 269, 5963-5967, 1994.
- GUIMARÃES, S. E. F., LOPES, P. S., WENCESLAU, A. A., PIRES, A. V., MENK SOARES, M. A., CARMO, F. M. S. O Genoma dos Suínos. **In: Anais da 38ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia**. Piracicaba. SP., 612-619, 2001.
- HALAAS, J.L., GAJIWALA, K.S., MAFFEI, M., COHEN, S.L., CHAIT, B.T., RABINOWITZ, D., LALLONE, R.L., BURLEY, S.K., FRIEDMAN,

- J.M. Weight-reducing effects of the plasma protein encoded by the obese gene. **Science** 269, 543-546, 1995.
- HALEY, C. S., KNOTT, S. A., ELSEN, J. M.: Mapping quantitative trait loci in crosses between outbred lines using least squares. **Genetics** 36, 1195-1207, 1994.
- HALEY, C. S., KNOTT, S. A.: A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. **Heredity** 69, 315-324, 1992.
- HILLEL, J. Map-based quantitative trait locus identification. **Poultry Science** 76, 1115-1120, 1997.
- HOWARD, M.T., NEECE, S.H.; MATSON, S.W.; KREUZER, K.N. Disruption of a Topoisomerase-DNA Cleavage Complex by a DNA Helicase. **Biochemistry** 91,12031-12035,1994.
- JANSEN, R. C.: Maximum likelihood in a generalized linear finite mixture model by using the EM algorithm. **Biometrics** 49,.227-231, 1993.
- JONES JL.; CLEMMONS D.R. Insulin-like growth factors and their binding proteins: biological actions. **Endocrine Reviews** 16, .3-34, 1995.
- KARLSKOV-MORTENSEN, P.; BRUUN*, C.S.; BRAUNSCHWEIG, M. H.; SAWERA, M.; MARKLJUNG, E; ENFÄLT, A. C.; HEDEBROVELANDER, I.; JOSELL, Ä.; LINDAHL, G.; LUNDSTRÖM, K.; VON SETH, G.; JØRGENSEN, C.B.; ANDERSSON, L.; FREDHOLM, M. Genome-wide identification of quantitative trait loci in a cross between Hampshire and Landrace I: carcass traits. **Animal Genetics** 11, 1365-2052, 2005.
- KELLY , P. A.; BOUTIN, J. M.; JOLICOEUR, C.; OKAMURA, H.; SHIROTA, M.; EDERY, M.; DUSANTER-FOUR, I.; DJIANE, J. Purification, cloning, and expression of the prolactin receptor. **Biology Reproduction** 40, 27-32, 1989.

- KNOTT, S. A., MARKLUND L., HALEY .C S., ANDERSSON, K., DAVIES, W., ELLEGREN, H., FREDHOLM, M., HANSSON, I., HOYHEIM, B., LUNDSTROM, K., MOLLER, M., ANDERSSON, L.: Multiple marker mapping of quantitative trait loci in a cross between outbred wild boar and Large White pigs. **Genetics** 148, 1069-1080, 1998.
- KOCH, M.C., STEINMEYER, K.LORENZ, C., RICKER, K., WOLF, F.,OTTO,M., ZOLL, B., LEHMANN-HORN, F., GRZESCHIK,K.-H.,JENTSCH, T.J. **Science** 257,797-800, 1992.
- KREK, W., MARIDOR, G., AND NIGG, E. A. Casein kinase II is a predominantly nuclear enzyme. **Journal of Cell Biology** 43, 43–55, 1992.
- KUBOTA, H., HYNES, G., CARNE, A,, ASHWORTH, A., AND WILLISON, K. Identification of six Tcp-1-related genes encoding divergent subunits of the TCP-1-containing chaperonin. **Current Biology** 4, 89-99, 1994.
- LANDE, R.,THOMPSON,R. Efficiency of Marker-Assisted Selection in the Improvement of Quantitative Traits. **Genetics** 124, 743-756, 1990.
- LANDE, R.: The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. **Genetics** 121,185-199, 1981.
- LANDER, E. S., BOLSTEIN, D.: Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics** 121, 185-199, 1989.
- LEWIN, B. **Genes VII**. Oxford University Press 952, 2000.
- LI, W. Z., SHERMAN, F. Two types of TATA elements for the CYC1 gene of the yeast *Saccharomyces cerevisiae* **Moleculiar and Cellular. Biology** 11, 666-676, 1991

LIE, J.; DE CROM,R., JAUHAINEN, M.; GENT, T. VAN; HAPEREN, R. VAN; SCHEEK, L.; JANSEN, H.; EHNHOLM, C., TOL , VAN VAN. 2001. Evaluation of phospholipid transfer protein and cholesteryl ester transfer protein as contributors to the generation of pre beta-high-density lipoproteins. **Journal Of .Biological Chemistry**, 360, 379–385.

LITCHFIELD, D. W., AND LUSCHER, B. Casein Kinase II in signal transduction and cell cycleregulation. **Molecular and Cellular Biochemistry** 127/128, 187–199, 1993.

LITT, M., LUTTY, J. A.: A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **American Journal of Human Genetics** 44, 398-401, 1989.

LIU, B.H. Statistical genomics: Linkage, mapping and QTL analysis 1998 **CRC Press Science**. 611, 1998.

LORENZ, C., MEYER-KLEINE, C., STEINMEYER, K., KOCH, M., JENTSCH, T. **Journal of. Human. Molecular. Genetics** 3, 941-946, 1994

LYNCH, M. WALSH, B.: Genetics and Analysis of quantitative traits. **Sunderland: Sinauer Associates** 980, 1998.

MCALPINE, P. J., STRANC, L. C., BOUCHEIX, C. & SHOWS, T. B. The 1990 catalog of mapped genes and report of the nomenclature committee. **Cytogenetics and Cell Genetics** 55, 5-76, 1990.

MCALPINE, P. J., HOPKINSON, D. A. & HARRIS, H. The relative activities attributable to the three phosphoglucomutase loci (PGM1, PGM2, PGM3) in human tissues. **Annals of human genetics** 34, 177-185, 1970.

- MACKAY, t. F. C.: Quantitative trait in *Drosophila*. *Nature Reviews Genetics*, v2, 11-20, 2001.
- MALEK, M., DEKKERS, J. C. M., LEE, H. K., BASS, T. J., ROTSCCHILD, M. F.: A molecular genome scan analysis to identify chromosomal regions influencing economic traits in the pig. I. Growth and body composition. *Mammalian genome*, 12, 630-636, 2001.
- MARKLUND, L., MOLLER, M. J., HOYHEIM, B., DAVIES, W., FREDHOLM, M., JUNEJA, R.K., MARIANI, P., COPPIETERS, W., ELLEGREN, H., ANDERSSON, L. A comprehensive linkage map of the pig based on a wild pig–Large White intercross. *Animal Genetics* 27, 255–269, 1996.
- MARKLUND, L., JOHANSSON MOLLER, M., HOYHEIM, B., et al.: A comprehensive linkage map of the pig based on a Wild pig–Large White intercross. *Animal Genetics*. 27, 255-269, 1996.
- MARSHALL, T. C.; SLATE, J.; KRUIK, L. E. B.; PEMBERTON, J. M. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology* 7, 639-655, 1998.
- MATSUBARA, S., SATO, M., MIZOBUCHI, M., NIIMI, M., TAKAHARA, J. Differential Gene Expression of Growth Hormone (GH)-Releasing hormone (GRH) and GRH Receptor in Various Rat Tissues. *Endocrinology* 136, 1995.
- MAYO KE .Molecular cloning and expression of a pituitary-specific receptor for growth hormone-releasing hormone. *Molecular Endocrinology* 6, 1734-1744, 1992.
- MEUWISSEN, T. H. E., GODDARD, M. E.: The use of marker haplotypes in animal breeding schemes. *Genetics Selection Evolution* 28, 161, 1996.
- MOSER, G., MULLER, E., BEECKMANN, P. et al.: Mapping QTL in F₂ generations of Wild Boar, Pietraín and Meishan pigs. *In: Proceedings*

of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production 26,. 478-481, 1998. [CD-ROM].

MULLIS, K.B.; FALOONA, F.A. Specific synthesis of DNA in-vitro via a polimerase catalyzed chain reaction. **Methods in Enzymology** 155: 335-350, 1987.

NEI, M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees **Molecular Biology and Evolution** 4 , 406-425, 1987.

OVILO C., PÉREZ-ENCISO, M., BARRAGAN C., CLOP A., RODRIGUEZ C., OLIVER M.A., TORO M.A., NOGUERA J.L. A QTL for intramuscular fat and backfat thickness is located on porcine chromosome 6, **Mammalian. Genome** 11, 344–346, 2000.

PLASTOW, G. S.: Molecular genetics in the swine industry. **In: Simpósio Nacional de Melhoramento Animal**. Belo Horizonte.21-30, 2000.

PARROTT, R.F., HEAVENS, R.P., BALDWIN, B.A. Stimulation of feeding in the satiated pig intracerebro-ventricular injection of neuropeptide Y. **Physiology & Behavior** 36, 523-525, 1986.

PARRINGTON, J. M., CRUICKSHANK, G., HOPKINSON, D. A., ROBSON, E. B., HARRIS, H. Linkage relationships between the three phosphoglucomutase loci PGM1, PGM2 and PGM3. **Annals of Human Genetics** 32, 27-34, 1968.

PARSELL, D. A. and LINDQUIST, S. The function of heat-shock proteins in stress tolerance: degradation and reactivation of damaged proteins. **Annual .Review Genetics** 27, 437-496, 1993.

PASZEK, A., WILKIE, P., FLICKLINGER, G., ROHRER, G., ALEXANDER, L., BEATTIE, C.W., SCHOOK, L.B.: Interval Mapping of growth in divergent swine cross. **Mammalian Genome** 10, 117-122, 1999.

- PELLEYMOUNTER, M.A., CULLEN, M.J., BAKER, M.B., HECHT, R., WINTERS, D., BOONE, T., COLLINS, F. Effects of the obese gene product on body weight regulation in ob/ob mice. **Science** 269, 540-543, 1995.
- PEIXOTO, J. O., GUIMARÃES, S. E. F., LOPES, P. S., SOARES, M. A. M., PIRES, A. V., BARBOSA, M. V. G., TORRES, R. A., SILVA, M.; A. Associations of Leptin gene polymorphisms with production traits in pig. *Journal Animal Breeding* 123, 1-6 2006.
- PEPPERKOK, R., LORENZ, P., ANSORGE, W., AND PYERIN, W. Casein kinase II is required for transition of G0/G1, early G1, and G1/S phases of the cell cycle. **Journal of Biological Chemistry** 269, 6986–6991, 1994.
- PEREIRA, A. F. Melhoramento genético de suínos. In: **Reunião Anual da SBZ**. Viçosa. 9-15, 2000.
- PÉREZ-ENCISO, M., CLOP, A., NOGUERA, J.L., et al.: A QTL on pig chromosome 4 affects fatty acid metabolism: Evidence from a Iberian by Landrace intercross. **Journal of Animal Science** 78, 2525-2531, 2000.
- PIERZCHALA, M., CIESLAK, D., REINER, G., BARTENSCHLAGER, H., MOSER, G.; GELDERMANN, H. Linkage and QTL mapping for *Sus scrofa* chromosome 17. **Journal of Animal Breeding Genetics** 120 : 132-137, 2003.
- PIRES, A. V. Mapeamento de locos de características quantitativas no cromossomo 6 de suínos. **Tese de Doutorado em Genética e Melhoramento**. Universidade Federal de Viçosa. 75, 2003.
- PIRES, A. V. Mapeamento de Locos de Características Quantitativas no cromossomo 6 de suínos. **Tese de doutorado**. Viçosa. Departamento Zootecnia, UFV. 75, 2001.

- PUCEAT, M., TERZIC, A., CLEMENT, O., AND SCAMPS, F. Cardiac alpha 1-adrenoceptors mediate positive inotropy via myofibrillar sensitization. **Trends In Pharmacological Sciences**13, 263-265, 1992.
- QUICK, C. B., FISHER, R. A. & HARRIS, H. Phosphoglucomutase 1: complete human and rabbit mRNA sequences and direct mapping of this highly polymorphic marker on human chromosome 1. **Jornal of Biochemistry** 42, 511-517, 1974.
- RECHLER, M.M Editorial: growth inhibition by insulin-like growth factor (IGF) binding protein-3: what's IGF got to do with it? **Endocrinology** 138, 2645–2647, 1997
- REIS, A.S.N., CABRAL, A.C.V.; BARRA, H.V.L.; DEMIAN, A.A.; REIS, A.M. Pressão Arterial e Concentração Plasmática do Peptídeo Atrial Natriurético e do Peptídeo Natriurético Tipo B, em Gestações Complicadas pela Pré-eclâmpsia. **Revista Brasileira de Ginecologia e Obstetrícia** 6, 413-418. 2003.
- REPPERT, S. M.; WEAVER, D.R. 1995. Melatonin Madness. **Cell** 83, 1059-1062.
- RIBAUT, J.M., JIANG, C., GONZ'ALEZ-DE-LE'ON, D., EDMEADES, G.O., HOISINGTON, D.A. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. II. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics** 94:6/7, 887-896, 1997.
- RIBELAYGA, C.; PÉVET, P. & SIMONNEAUX, V. HIOMT drives the photoperiodic changes in the amplitude of the melatonin peak of the Siberian hamster. **American Journal Physiology** 278, R1339-R1345, 2000.
- ROHRER, G. A., KEELE, J. W.: Identification of quantitative trait loci affecting carcass composition in swine: I. Fat deposition traits. **Journal of Animal Science** 76, 2247-2254, 1998.

- ROHRER, G.A.: Identification of quantitative trait loci affecting birth characters and accumulation of backfat and weight in a Meishan-White composite resource population. **Journal of Animal Science**. 78, 2547-2553, 2000.
- ROTHSCHILD, M. F., SOLLER, M.: Candidate gene analysis to detect genes controlling traits economic importance in domestic livestock. In: **Simpósio Internacional de Genética e Melhoramento Animal**. Viçosa.219-242, 1999.
- ROTHSCHILD, M.F., LIU, H.C., TUGGLE, C.K., et al.: Analysis of pig chromosome 7 genetic markers for growth and carcass performance traits. **Journal of Animal Breeding and Genetics** 112, 341-348, 1995.
- ROTHSCHILD, M.F., PLASTOW, G.S.: Advances in pig genomics and industry applications. **AgBiotechNet** 1,.1-7 1999.
- RUY, D. C., NONES K., BARON, E. E., LEDUR, M. C., MELO, C. M. R., AMBO, M., CAMPOS, R. L.R., COUTINHO, L. L. . Strategic marker selection to detect quantitative trait loci in chicken. **Scientia Agricola** 62,111-116, 2005.
- SACHS, H., et al. Biosynthesis and release of vasopressin and neurophysin. **Recent Progress in Hormone Research** 25, 447-491, 1969.
- SAIKI, R. K., SCHARF, S., FALOONA, F., MULLIS, K. B., HORN, G.T., ERLICH, H. A., ARNHEIN, N. Enzymatic amplification of B-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. **Science** 20, 350-1354, 1985.
- SAINSBURY, A.; COONEY, G.J., HERZOG, H. Hypothalamic regulation of energy homeostasis. **Best Practice Research Clinical Endocrinology Metabolism** 16(4): 623-37, 2002.

- SAKIYAMA, N. S. Marcadores moleculares e as hortaliças. **Horticultura Brasileira** 11:2, 204-206, 1993.
- SAMBROOK, J., FRITSH, E.F., MANIATS, T. Molecular cloning: **A laboratory manual**. 2 ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory 564, 1989.
- SAS INSTITUTE INCORPORATION. **SAS/STAT® user's guide**: version 6. 4 ed. Cary, NC:2000.
- STANDAERT D. G. et al. Inhibition of the firing of vasopressin neurons by atriopeptin. **Nature** 329, 151-153, 1987.
- SAX, K.: The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in Phaseolus Vulgaris. **Genetics** 8, 522-560, 1923.
- SCHWARTZ, M.W., SEELEY, R.J., CAMPFIELD, L.A., BURN, P., BASKIN, D.G. Identification of targets of leptin action in rat hypothalamus. **The Journal of Clinical Investigation** 98, 1101-1106, 1996.
- SCHLOTTERER, C. The evolution of molecular markers-just a matter of fashion? **Nature Reviews Genetics** 5, 63-69, 2004.
- SEATON, G., HALEY, C. S., KNOTT, S. A., KEARSEY, M., VISSCHER, P. M.: QTLEXPRESS: mapping quantitative trait loci in simple and complex pedigrees. **Bioinformatics** 18:2, 339-340, 2002. Disponível em: <<http://qtl.cap.ed.ac.uk>>. Acessado entre 01 e 26 de Janeiro de 2007.
- SENIOR, M.L., CHIN,E.C.L., LEE,M.,SMITH,J.S.C., STUBER, C.W. Simple sequence repeat markers developed from maize sequences found in the GenBank database: map construction. **Crop Science. Madison** 36:6, 1676-1683, 1996.
- SHEPPARD MC. Growth hormone - from molecule to mortality. **Clinical Medicine** 4, 437-40, 2004.

- SHIBELI, V.; ROKKONES, E.; GAUTYIK, K. M. Growth Homone and prolactin receptors belong to a new receptor family. **Biological and Medical Aspects** 113: 6, 725-730, 1993.
- SOLIMAN, A. T., HASSAN, A. E., AREF, M. K., HINTZ, R. L., ROSENFELD, R. G., ROGOL, A. D. Serum insulin-like growth factors I and II concentrations and growth hormone and insulin responses to arginine infusion in children with protein-energy malnutrition before and after nutritional rehabilitation. *Pediatric Research* 20,1122–1130, 1986.
- SOLLER, M., GENIZI, A., BRODY, T. On the power of experimental designs for the detection of linkage between marker loci and quantitative loci in crosses between inbred lines. *Theoretical and Applied Genetics* 47, 35, 1976.
- SOUZA, A. P. Biologia molecular aplicada ao melhoramento. In: Nass, L.L., VALOIS, A.F.C.C., MELO, I.S., VALADARES-INGLIS, M.V. (Eds.) **Recursos genéticos e melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT 913-965, 2001.
- STEINEYER, K.; ORTLAND, C.; JENTSCH, T.J. Primary structure and functional expression of a developmentally regulated skeletal muscle chloride channel. **Nature** 354, 301-304, 1991.
- STEPHENS, T.W., BASINSKI, M., BRISTOW, P.K., BUE-VALLESKEY, J. M., BURGETT, S.G., CRAFT, L., HALE, J., HOFFMANN, J., HSIUNG, H.M., KRIAUCIUNAS, A., MACKELLAR, W., ROSTECK Jr, P.R., SCHONER, B., SMITH, D., TINSLEY, F. C., ZHANG, X.-Y. and HEIMAN, M. The role of neuropeptide Y in the antiobesity action of the obese gene product. **Nature** 377, 530-534, 1995.
- STIEHM E.R., AMMANN AJ. Combined antibody (B-Cell) & cellular (T-Cell) immunodeficiency disorders. In: **Stites DP, Terr AI, Parslow TG Eds. Medical Immunology, 9th Ed., Appleton & Lange, Stamford, CT 359-361, 1997.**

- STRAUS, D. S. & TAKEMOTO, C. D. Effect of dietary protein deprivation on insulin-like growth factor (IGF)-I and -II, IGF-binding protein-2; and serum albumin gene expression in rat. **Endocrinology** 127, 1849–1860, 1990a.
- STUBER, C.W., SISCO, P. H. Marker- facilitated transfer of QTL alleles between elite inbred lines and responses in hybrids. In: **ANNUAL Corn & Sorghum Research Conference Chicago** 46, 105-113, 1991.
- SUGIYAMA, Y. ; SUZUKI, A. ; KISHIKAWA, M.; AKUTSU, R.; HIROSE, T.; WAYE, M.M.Y.; TSUI , S.K.W.; YOSHIDA, S. ; OHNO, S. Muscle Develops a Specific Form of Small Heat Shock Protein Complex Composed of MKBP/HSPB2 and HSPB3 during Myogenic Differentiation. **The Journal Biological Chemistry** 275, 1095–1104, 2000.
- TANKSLEY, S. D. Mapping Polygenes. **Annual Review of Genetics** 27,. 205-233,1993.
- TARTAGLIA, L.A., DEMBSKI, M., WENG, X., DENG, N., CULPEPPER, J., DEVOS, R., RICHARDS, G.J., CAMPFIELD, L.A., CLARK, F.T., DEEDS, J., MUIR, C., SANKER, S., MORIARTY, A., MOORE, K.J., SMUTKO, J.S., MAYS, E.A., WOOLF, E.A., MONROE, C.A., TEPPER, R.I. Identification and expression cloning of a leptin receptor, OB-R. **Cell** 83, 1263-1271, 1995.
- TATAR M, BARTKE A, ANTEBI A. The endocrine regulation of aging by insulin-like signals. **Science** 299:13, 46-51, 2003.
- TERZIC, A., PUCEAT, M., CLEMENT, O. Scamps, F., and Vassort, G. J. **The journal Physiology** 447, 275-292, 1992
- THODAY, J. M: Location of polygenes. **Nature** 191, p.368-370, 1961.

- TRASK, D. K.; MULLER, M. T.; Stabilization of type I topoisomerase-DNA covalent complexes by actinomycin D. **Biochemistry** 85, 1417-1421, 1988.
- TUISKULA-HAAVISTO, M., HONKATUKIA, M., KONING, D.J., SCHULMAN, N.F., MÄKI-TANILA, A. Mapping of quantitative trait loci affecting quality and production traits in egg layers, **Poultry Science** 81, 919-927, 2002.
- UNGERER, J.P.J., OOSTHUIZEN, H. M., BISSBORT, S. H., Vermaak, W. J. Serum, adenosine deaminase: isoenzymes and diagnostic application. **Clinical Chemistry** 38:1322–1326, 1992
- VANCE, M. L., HARTMAN, M. L., THORNER, M. O. Growth hormone and nutrition. **Clinical Chemistry** 38:85–88, 1992.
- VARONA, L., OVILO, C., CLOP, A., NOGUEIRA, J.L., PEREZ-ENCISO, M., COLL, A., FOLCH, J.M., BARRAGAN, C., TORO, M.A., BABOT, D., SANCHEZ, A.: QTL mapping for growth and traits in a Iberian by landrace pig intercross: additive, dominant and epistatic effects. **Genetics Research** 80. 145-154, 2002.
- VEERKAMP, J. H., MAATAMAN, R. G. H. J. Cytoplasmic fatty acid binding proteins: their structure and genes. **Progress. Lipid. Research** 34, 17-52, 1995.
- VEERKAMP, J. H., VAN KUPPERVELT, T. H. M. S. M., MAATMAN, R. G. H. J., PRISNSEN, C. F. M. Structural and functional aspects of cytosolic fatty acid binding proteins. **Prostaglandins leukot Essent Fatty Acids** 49, 887-906, 1993.
- VICENT, A.; WANG, L.; TUGGLE, C. K.; ROBIC, A.; ROTHSCHILD, M. F. Prolactin receptor maps to pig chromosome 16. **Mammalian Genome** 8, 793-794, 1997.

- VISSCHER, P., PONG-WONG, R., WHITTEMORE, C., HALEY, C. Impact of biotechnology on (cross) breeding programmes in pigs. **Livestock Production Science** 65: (1-2), 57-70, 2000.
- VISSCHER, P.M.; THOMPSON, R.; HALEY, C.S. Confidence intervals in QTL mapping by bootstrapping. **Genetics** 143, 1013-1020, 1996.
- VOS, P., HOGERS, R., BLEEKER, M., REIJANS, M., LEE, T., HORNES, M., FRIJTERS, A., POT, J., PELEMAN, J., KUIPER, M., ZABEAU, M.: AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research** 23:5, 4407-4414, 1995.
- WANG, L., YU, T.P., TUGGLE, C.K. A direct search for quantitative trait loci on chromosomes 4 and 7 in pigs. **Journal of Animal Science** 76, 2560-2567, 1998.
- WALLING G.A., VISSCHER P.M., ANDERSSON L., ROTHSCHILD M.F., WANG L., MOSER G., GROENEN M.A.M., BIDANEL J.P., CEPICA S., ARCHIBALD A., GELDERMANN H., DEKONING D.J., MILAN D., HALEY C.S. Combined analyses of data from QTL mapping studies: chromosome 4 effects on porcine growth and fatness. **Genetics**, 155, 1369–1378, 2000.
- WEBER, J. L. MAY, P. E.: Abundant class of human DNA polymorphism which can be typed using the Polymerase Chain Reaction. *American Journal of Human Genetics*, 44, 388-396, 1989.
- WEEKS, D.E., CONLEY, Y.P., FERRELL, R.E., MAH, T.S, GORIN, M.B. A table of two genotypes: consistency between two high-throughput genotyping centres. **Genome Research** 12, 430-435, 2002.
- WEIR, B.S. Genetic data analysis II. **Sunderland: Sinauer Associates** 445, 1996.
- WELLER, J. I. Quantitative trait loci Analysis in Animals. **CABI Publishing**. Technology & Industrial Arts. 287, 2001

- WELLER, J.I., WIGGANS G.R., VAN RADEN P.M., RON M. Application of a canonical transformation to detection of quantitative trait loci with the aid of genetic markers in a multi-trait experiment. **Theoretical and Applied Genetics** 92, 998–1002, 1996.
- WELLER, P. A., DAUNCEY, M. J., BATES, P. C., BRAMELD, J. M., BUTTERY, P. J. & GILMOUR, R. S. Regulation of porcine insulin-like growth factor-I and growth hormone receptor mRNA expression by energy status. **American Journal Physiology** 266, E776–E785, 1994.
- WELLER, J. I., KASHI, Y., SOLLER, M.: Power of daughter and granddaughter designs for genetic mapping of quantitative traits in dairy cattle using genetic markers. **Journal of Dairy Science** 73, 2525–2537, 1990.
- WELSH, J., McCLELLAND, M.: Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary loci. **Nucleic Acids Research** 18:7, 7213–7218, 1990.
- WILLIAM, D.B.: QTL analysis: power, precision and accuracy. In: **PATERSON, A.H. Molecular dissection of complex traits**. CRC Press, New York, 145–162, 1998.
- WILLIAMS, J.G.K., KUBELICK, A.R., LIVAK, K.J., RAFALSKI, J.A., TINGEY, S.V.: DNA polymorphisms amplified by arbitrary loci are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research** 18:6, 6531–6535, 1990.
- WHITEHOUSE, D.B., PUTT, W., LOVEGROVE, J.U., MORRISON, K., HOLLYOAKE, M., FOX, M.F., HOPKINSON, D.A., EDWARDS, Y.H. Phosphoglucosyltransferase 1: Complete human and rabbit mRNA sequences and direct mapping of this highly polymorphic marker on human chromosome. **Genetics** 89, 411–415, 1992.
- WOODS, S.C.; SEELEY, R.J.; PORTE JR, D. & SCHWARTZ, M.W. Signals that regulate food intake and energy homeostasis. **Science** 280, 1378–83, 1998.

- YONASH, N., CHENG, H. H., HILLEL, J., HELLER D. E., CAHANER A.:
DNA microsatellites linked to quantitative trait loci affecting antibody
response and survival rate in meat-type chickens. **Poultry Science**
80, 22–8, 2001.
- YU, I. J., SPECTOR, D. L., BASE, Y.-S., AND MARSHAK, D. R.
Immunocytochemical localization of casein kinase II during interphase
and mitosis. **The Journal Of Cell Biology**, 114, 1217-1232, 1991.
- ZENG, Z. B.: Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**136,
1457-1466,1994.
- ZENG, Z. B.: Theoretical basis for separation of multiple linked gene
affects in mapping quantitative trait loci. **Proceedings of the National
Academy of Sciences. United States of America.** 90, 10972-10976,
1993.
- ZHANG, Y.; PROENÇA, R.; MAFFEI, M.; BARONE, M.; LEOPOLD, L.;
FRIEDMAN, J.M. Positional cloning of the mouse obese gene and its
human homologue. **Nature** 372, 425-432, 1994.
- ZHU, J.J.; LILLEHOJ, H.H.; POLLOCK, D.; SADJADI, M.; EMARA,
M.G.Screening for highly heterozygous chickens in outbred
commercial broiler lines to increase detection power for mapping
quantitative trait loci. **Poultry Science** 80, 6-12, 2001.