

ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS E FENOTÍPICOS DE PESOS E GANHOS EM PESO DO NASCIMENTO AOS 365 DIAS DE IDADE EM UM REBANHO DA RAÇA GUZERÁ⁽¹⁾

JOÃO ADEMIR DE OLIVEIRA⁽²⁾, RAYSILDO BARBOSA LÔBO⁽³⁾ e A. A. M. GONÇALVES⁽⁴⁾

RESUMO: Estimaram-se os efeitos não genéticos, a herdabilidade e as correlações genéticas, fenotípicas e de ambiente entre os pesos ao nascer (PN), aos 8 (P8) e 12 (P12) meses de idade e ganhos diários em peso do nascimento aos 8 (G8) e 12 (G12) meses em um rebanho da raça Guzerá. Os dados colhidos entre 1979 e 1984 foram obtidos dos registros de controle zootécnico da Fazenda de Ensino e Pesquisa do Campus de Ilha Solteira, UNESP, e referem-se a 842 bezerros, progênes de 22 touros, cada um com um número mínimo de 3 filhos. A análise estatística foi efetuada pelo método dos quadrados mínimos, usando um modelo misto que incluiu o efeito de touro (aleatório) e os efeitos fixos de sexo, estação e ano de nascimento do bezerro, idade da vaca ao parto (classes) e interações entre efeitos fixos. Os resultados mostraram significância do efeito de sexo sobre todos os pesos e ganhos em peso, enquanto que ano e estação de nascimento somente não influenciaram significativamente PN. A idade da vaca influenciou significativamente PN, P12 e G12. A influência da ordenha da vaca sobre os pesos, exceto PN e ganhos em peso também foi analisada, sendo a mesma não significativa. Os coeficientes de herdabilidade, estimados pela correlação entre meio-irmãos paternos, foram: $0,24 \pm 0,10$; $0,14 \pm 0,08$; $0,11 \pm 0,07$; $0,08 \pm 0,07$ e $0,06 \pm 0,06$, respectivamente para PN, P8, G8, P12 e G12. As estimativas das correlações genéticas foram altas e, em geral, um pouco menores quando envolveram PN.

Termos para indexação: correlação, efeitos não genéticos, gado guzerá, herdabilidade, peso.

Estimates of phenotypic and genetic parameters of weight and weight gains from birth to 365 days old in Guzera cattle

SUMMARY: Non-genetic effects, heritability and genetic, phenotypic and environmental correlations between the weights at birth (BW), 8 months (WW) and 12 months old (YW), daily weight gain from birth to 8 months (DGW) and from birth to 12 months old (DGY) in a Guzera herd were estimated. Data collected from 1979 till 1984 were obtained from the Teaching and Research Farm, Ilha Solteira, UNESP, and referred to 842 calves, progenies of 22 sires, each one with a minimum of 3 offspring. The statistical analysis was done by the least-squares method, using a mixed model that included the random effect of sire and the fixed effects of sex, birth season, birth year of calves, age of dam (class) and interactions between fixed effects. The sex effect was statistically significant on all weights and weight gains studied, while the birth season and birth

(1) Recebido para publicação em setembro de 1993.

(2) Departamento de Ciências Exatas. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias/UNESP, Jaboticabal, SP.

(3) Departamento de Genética. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, Ribeirão Preto, SP.

(4) Pólo Computacional. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias/UNESP, Jaboticabal, SP.

year did not influence significantly only BW. The age of dam influenced significantly BW, YW and DGY. The milking cow effect on weight, except for BW, and weight gain was also studied and was not statistically significant. Heritability estimates, by paternal half-sib correlation, were: 0.24 ± 0.10 ; 0.14 ± 0.08 ; 0.11 ± 0.07 ; 0.08 ± 0.07 and 0.06 ± 0.06 , respectively for BW, WW, DGW, YW and DGY. The estimates of genetic correlation were high and, in general, somewhat lower when involved BW.

Index terms: correlation, guzera cattle, heritability, non-genetic effects, weight.

INTRODUÇÃO

O interesse por critérios de seleção para obtenção de animais que atinjam precocemente o peso de abate tem feito do período compreendido entre o nascimento e os 12 meses de idade, objeto de estudo de muitos pesquisadores. Isso se justifica pelo fato de que informações sobre o desempenho de animais em relação a pesos e ganhos em peso naquele período, permite selecionar os animais ainda jovens. Na elaboração de programas de seleção, no entanto, é imprescindível o conhecimento dos fatores que influenciam o crescimento dos animais, bem como, das estimativas de herdabilidade das características e das correlações genéticas entre elas, pois esses parâmetros genéticos constituem elementos básicos para o estabelecimento de diretrizes que possam orientar o melhoramento dos animais.

O sexo, mês ou estação e ano de nascimento dos bezerros têm sido indicados como importantes fontes de variação nos pesos ao nascimento, à desmama e aos 12 meses de idade, em raças zebuínas (MARQUES et al., 1983; SILVA et al., 1983a; MILAGRES et al., 1985 e NOBRE et al., 1985). Vários trabalhos indicam, também, efeitos significativos da idade da vaca ao parto sobre os referidos pesos (MARIANTE, 1979; SILVA et al., 1983a; MILAGRES et al., 1985; NOBRE et al., 1985 e AMARAL, 1986).

Herdabilidades que variam de 0,15 (MAZZA et al., 1990) a 0,76 (SILVA et al., 1983b) para o peso ao nascimento, de 0,18 (AMARAL, 1986) a 0,51 (NOBRE et al., 1985) para o peso à desmama e de 0,14 (MARIANTE, 1979) a 0,55 (CUBAS et al., 1981), têm sido publicadas na literatura científica brasileira.

Resultados de pesquisa mostram que o peso ao nascer apresenta correlações genéticas positivas de baixa magnitude com os pesos à desmama e aos 12 meses de idade, enquanto que esses pesos são altamente correlacionados entre si (SILVA et al., 1983b; MILAGRES et al., 1985; NOBRE et al., 1985 e LÓBO, 1992).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar a influência de efeitos não genéticos sobre pesos e ganhos diários em peso, do nascimento aos 12 meses de idade, bem

como estimar parâmetros genéticos para a raça Guzerá em manejo de rebanho leiteiro.

MATERIAL E MÉTODOS

Os pesos analisados neste estudo referem-se a um rebanho guzerá da Fazenda de Ensino e Pesquisa do Campus de Ilha Solteira, UNESP, localizada no município de Selvíria, MS, em região característica de cerrado e com clima tropical, de inverno seco.

O rebanho é criado em regime de pasto, formado predominantemente por capim do gênero *Brachiaria*, sendo que por ocasião da seca, recebe suplementação de volumoso (silagem de milho). As fêmeas lactantes permanecem nas pastagens a maior parte do tempo, sendo recolhidas ao estábulo para arraçamento.

A inseminação artificial e a monta natural controlada são utilizadas como métodos de reprodução. As vacas em lactação são ordenhadas uma vez ao dia com o bezerro ao pé, sendo que a cada quinze dias é efetuado o controle da produção de leite. Os bezerros são pesados ao nascer e daí, em geral, a cada dois meses. Os machos são pesados até a idade de 36 meses e as fêmeas até atingirem o peso requerido para reprodução (320kg de peso vivo).

As características consideradas neste estudo são as seguintes: PN = peso ao nascer; P8 = peso aos 8 meses; P12 = peso aos 12 meses; G8 e G12 = ganhos diários em peso do nascimento aos 8 e 12 meses, respectivamente. Os dados de PN, P8 e P12 se referem, nesta ordem, a 842, 748 e 672 bezerros, progênes de respectivamente 22, 21 e 19 touros com no mínimo 3 filhos, nascidas no período de 1979 a 1984.

Nas análises estatísticas empregou-se o método dos quadrados mínimos, utilizando-se o Programa LSML76, descrito por HARVEY (1977). O modelo utilizado foi:

$$Y_{ijk} = \mu + a_i + F_j + e_{ijk} \quad \text{onde:}$$

Y_{ijk} = PN, P8, P12, G8 e G12;

μ = média geral;

a_i = efeito aleatório do i -ésimo touro;

F_j = conjunto de efeitos fixos: sexo (s), estação (e) e ano (a) de nascimento do bezerro, classe de idade da vaca ao

parto, ordenha ou não da vaca, além das interações s X e, s X a, e X a;

e_{ijk} = erro aleatório assumido NID $(0, \sigma^2)$.

A estação de nascimento compreendeu os períodos de janeiro a março, de abril a junho, de julho a setembro e de outubro a dezembro. A idade da vaca foi usada como variável discreta com 11 classes: vacas com menos de três anos de idade, vacas de três até menos de quatro anos e assim por diante, sendo que a última classe incluiu vacas com doze anos de idade ou mais. O efeito de ordenha, não incluído no modelo para PN, refere-se ao fato de a vaca ter sido ou não ordenhada durante o aleitamento do bezerro.

Os quadrados médios obtidos na solução deste modelo foram usados para estimar os componentes de variância e covariância de touro e erro, que, por sua vez,

foram utilizados para obter estimativas de herdabilidade e correlações genética, fenotípica e de ambiente, de acordo com as fórmulas descritas por FALCONER (1960).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Efeitos não genéticos

O resumo das análises de variância por quadrados mínimos, referentes ao modelo matemático utilizado, é apresentado no quadro 1. As médias estimadas e respectivos erros-padrão foram $27 \pm 0,4$; 151 ± 3 ; 185 ± 2 ; $0,51 \pm 0,01$ e $0,43 \pm 0,05$ kg, respectivamente para PN, P8, P12, G8 e G12. No quadro 2 encontram-se as médias ajustadas dessas características, de acordo com as principais fontes de variação não genéticas incluídas no modelo.

Quadro 1. Resumo das análises de variância por quadrados mínimos para PN, P8, P12, G8 e G12

Fontes de variação	GL	Quadrados médios				
		PN	P8	G8(X10 ⁻⁴)	P12	G12(X10 ⁻⁴)
Touro	a	36**	00899**	128*	937	61
Sexo do bezerro	1	558**	15576**	1848**	73919**	4786**
Estação de nascimento	3	14	3126**	0567**	06331**	0436**
Ano de nasc.	5	11	14442**	2384**	22348**	1654**
Linear	1	37	44692**	7117**	35425**	2533**
Quadrático	1	1	13321**	2392**	55724**	4215**
Cúbico	1	9	07572**	1326**	11443**	0845**
Idade da vaca (classe)	8	31**	0775	114	01608**	106*
Linear	1	3	2413*	360*	05473**	0390**
Quadrático	1	146**	2140*	220	05278**	285*
Cúbico	1	6	1382	247	669	52
Ordenha	1		131	62	184	03
Sexo x Estação	3	12	482	64	918	54
Sexo x Ano	5	14	1092*	186*	494	37
Estação x Ano	b	13	0866*	154**	02889**	0207**
Resíduo	c	12	444	71	604	44

Obs.: a=21, b=15 e c=780 para PN; a=20, b=15 e c=686 para P8 (G8); a=18, b=13 e c=614 para P12 (G12);

* P < 0,05

** P < 0,01

Quadro 2. Médias (kg) estimadas por quadrados mínimos e respectivos erros padrão para PN, P8, G8, P12 e G12, de acordo com as principais fontes de variação não genéticas incluídas no modelo matemático

Fontes de variação		Nº	PN	Nº	P8	G8	Nº	P12	G12
Sexo	Machos	411	$28 \pm 0,4$	361	156 ± 3	$0,53 \pm 0,01$	312	197 ± 2	$0,46 \pm 0,01$
	Fêmeas	431	$26 \pm 0,4$	387	146 ± 3	$0,49 \pm 0,01$	360	173 ± 2	$0,40 \pm 0,01$
	Jan - Mar	167	$28 \pm 0,5$	154	147 ± 3	$0,49 \pm 0,01$	134	193 ± 3	$0,45 \pm 0,01$
Estação de Nascimento	Abr - Jun	200	$27 \pm 0,5$	183	155 ± 3	$0,52 \pm 0,01$	173	191 ± 3	$0,45 \pm 0,01$
	Jul - Set	225	$27 \pm 0,5$	203	157 ± 3	$0,53 \pm 0,01$	167	178 ± 3	$0,41 \pm 0,01$
	Out - Dez	250	$27 \pm 0,5$	208	146 ± 4	$0,49 \pm 0,01$	198	178 ± 3	$0,41 \pm 0,01$
Ano de Nascimento	1979	95	$28 \pm 0,7$	89	173 ± 4	$0,60 \pm 0,02$	83	211 ± 5	$0,50 \pm 0,01$
	1980	135	$27 \pm 0,5$	122	163 ± 3	$0,56 \pm 0,01$	113	198 ± 3	$0,47 \pm 0,01$
	1981	167	$27 \pm 0,5$	152	154 ± 3	$0,52 \pm 0,01$	150	182 ± 3	$0,42 \pm 0,01$
	1982	190	$27 \pm 0,5$	175	133 ± 3	$0,43 \pm 0,01$	168	159 ± 3	$0,36 \pm 0,01$
	1983	132	$27 \pm 0,5$	119	137 ± 3	$0,45 \pm 0,01$	112	171 ± 3	$0,40 \pm 0,01$
1984	123	$27 \pm 0,6$	91	146 ± 5	$0,49 \pm 0,02$	46	190 ± 5	$0,45 \pm 0,01$	
Ordenha	1			460	151 ± 3	$0,51 \pm 0,01$	417	186 ± 2	$0,43 \pm 0,01$
	2			288	152 ± 3	$0,51 \pm 0,01$	255	185 ± 2	$0,43 \pm 0,01$

Obs.: 1 e 2 = bezerras cujas mães foram ordenhadas e não ordenhadas, respectivamente

A estação e ano de nascimento influenciaram significativamente as características estudadas, menos PN. O resultado para ano pode ser atribuído, principalmente, a variações anuais nas condições do pasto, seja em função do clima, do número de animais no pastejo e/ou da não conservação das pastagens. Por sua vez, o efeito de estação deve estar relacionado com as condições favoráveis ou adversas, no que se refere à época das chuvas e à da seca, a que os animais ficaram sujeitos ao atingirem uma determinada idade. Assim, aos 8 meses, os maiores pesos e ganhos em peso foram observados nos bezerros nascidos nas estações abril-junho e julho-setembro, enquanto que aos 12 meses, os maiores pesos e ganhos em peso foram observados em animais nascidos e pesados de janeiro a junho.

O sexo do bezerro mostrou efeito altamente significativo ($P < 0,01$) sobre todos os pesos estudados, sendo que os machos foram 1,8; 9,8 e 23,8kg mais pesados que as fêmeas, com relação a PN, P8 e P12. Como consequência, G8 e G12 dos machos foram respectivamente, 33 e 61g a mais que os das fêmeas.

A ordenha não teve influência significativa sobre P8, P12, G8 e G12, com as médias por quadrados mínimos (quadro 2) mostrando pequenas diferenças (menos que 1%) a favor dos produtos de vacas ordenhadas. O resultado sugere que essas vacas, mesmo sendo ordenhadas, proporcionaram a seus bezerros um ambiente materno similar ou superior ao das vacas não ordenhadas.

A idade da vaca (classe) influenciou significativamente PN, P12 e G12. O efeito não significativo deste fator sobre P8 e G8 pode ser explicado pela ordenha das vacas, que ocorre no rebanho, por um período de no máximo 180 ou 210 dias. Este fato tende a padronizar a quantidade de leite deixada para o bezerro mamar, o que deve ter levado à eliminação parcial do efeito da idade da vaca ao parto sobre P8 e G8. Por outro lado, como o bezerro, após o término do período de ordenha, permanece com a vaca mamando livremente até sua desmama, que ocorre em torno dos 9 meses de idade, isto é, por um período não inferior a 2 meses, o efeito da idade da vaca, refletindo a capacidade materna, principalmente em relação à produção de leite, então se manifestou significativamente em relação a P12 e G12.

A interação estação x ano foi a mais importante dentre as interações incluídas no modelo matemático, sendo significativa para P8, G8, P12 e G12.

Os resultados encontrados mostram ser conveniente que a seleção no rebanho, com vista ao melhoramento genético de pesos e ganhos em peso do nascimento aos 12 meses de idade, precisa levar em conta as diferenças de ambiente de criação. Assim, a comparação entre os animais deve ser feita entre aqueles de mesmo sexo, nascidos na mesma estação e mesmo ano, ajustando-se os

dados para o efeito da idade da vaca, pelo menos para PN, P12 e G12.

Parâmetros genéticos

As estimativas de herdabilidade, por correlação entre meio-irmãos paternos, são apresentadas no quadro 3. As herdabilidades estimadas para PN, P8 e P12 decresceram gradualmente nessa ordem e são relativamente baixas quando comparadas com a maioria das citações da literatura em raças zebuínas (MARIANTE, 1979; CUBAS et al., 1981; SILVA et al., 1983b. NOBRE et al., 1985; AMARAL, 1986 e MAZZA et al., 1990). Contudo, são aceitáveis, levando-se em conta que a herdabilidade é um valor intrínseco de cada raça e/ou rebanho.

Quadro 3. Estimativas de herdabilidade (na diagonal) e de correlações genéticas (acima da diagonal), fenotípicas e de ambiente (abaixo da diagonal) entre PN, P8, P12, G8 e G12

	PN	P8	G8	P12	G12
PN	0,24 ± 0,10				
P8	0,21 0,16	0,64 ± 0,40			
G8	0,05 -0,00	0,99 0,99	0,11 ± 0,07		
P12	0,20 0,14	0,75 0,75	0,73 0,74	0,68 ± 0,45 0,71 ± 0,32	0,54 ± 0,59 0,66 ± 0,39
G12	0,06 0,01	0,73 0,74	0,73 0,74	0,99 0,99	0,62 ± 0,45 0,99 ± 0,02 0,06 ± 0,06

Uma possível causa, dentre outras, da baixa magnitude das estimativas de herdabilidade obtidas neste estudo pode ter sido um aumento da variabilidade de ambiente introduzido no rebanho em função da degradação, de um ano para outro, nas condições alimentares a que os animais foram submetidos, com conseqüente diminuição da variabilidade genética, apesar do ajuste efetuado para os efeitos de meio. FALCONER (1960) lembra que a variância de ambiente é dependente das condições de criação e manejo, onde as mais variáveis reduzem a herdabilidade.

A degradação alimentar a que se fez referência está associada ao fato de que o número de animais na fazenda aumentou consideravelmente com o decorrer dos anos, dentro do período estudado, sem que tenha ocorrido aumento ou manutenção das áreas de pastagens, com conseqüentemente declínio de ano para ano, no nível nutricional do rebanho.

Das estimativas de herdabilidade para os pesos e ganhos em peso estudados, deduz-se que pouca resposta deve ser esperada no rebanho a partir da seleção massal. Desse modo, métodos alternativos de seleção devem ser explorados. Tal conclusão, no entanto, deve ser observada com cautela, devido ao tamanho da amostra e aos altos erros-padrão das estimativas.

Os valores das estimativas das correlações genéticas foram altos e, em geral, um pouco menores quando as correlações envolveram o peso ao nascer. Neste caso, as correlações fenotípicas e de ambiente apresentaram valores de pequena magnitude e, conseqüentemente, inferiores aos das genéticas. Por outro lado, o exame das correlações estimadas entre P8, G8, P12 e G12 mostra, de forma adversa, que a correlação genética é inferior tanto à correlação fenotípica como a de ambiente (quadro 3).

A ocorrência de correlação fenotípica menor em magnitude do que a genética, à primeira vista é improvável, uma vez que a primeira contém a segunda. Todavia, SEARLE (1961) demonstrou essa possibilidade, alegando que as correlações fenotípicas podem ser menores que as genéticas, porém, associadas a correlações de ambiente baixas e positivas, quando os genes que controlam duas quaisquer características são similares, mas os ambientes relacionados com as expressões das mesmas tem baixa correlação.

É importante colocar que os valores estimados para as três correlações foram positivos, exceto para a correlação de ambiente entre PN e G8, que apresentou um valor negativo (-0,002), porém muito próximo de zero.

As estimativas das correlações genéticas entre PN e P8, PN e P12 e P8 e P12, as quais variaram de 0,64 a 0,71, são compatíveis com as citadas na literatura para as raças zebuínas. As correlações genéticas entre P8 e G8 e entre P12 e G12 apresentaram valores próximos de um, com erros-padrão menores do que 0,03. Estes resultados, além de serem semelhantes aos encontrados na literatura, permitem concordar com o conceito de alguns autores, de que P8 e P12, para fins de seleção, podem ser considerados como idênticos aos ganhos em peso correspondentes.

As estimativas apresentadas para as correlações genéticas indicam que as características estudadas são, em grande parte, influenciadas pelos mesmos genes e que a seleção praticada em uma delas poderá proporcionar algum progresso nas outras. Entretanto, deve-se ressaltar que, como as estimativas de herdabilidade foram baixas, a resposta correlacionada em um peso, sob seleção praticada em outro, será provavelmente pequena.

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste estudo permitem concluir que a seleção no rebanho, com base nos pesos e ganhos em peso do nascimento aos 12 meses de idade, precisa levar em conta as diferenças de ambiente de criação, sendo que o fenótipo tem, como as estimativas de herdabilidade evidenciam, pouco valor em termos de prever o valor genético do indivíduo. As correlações

genéticas indicam alta associação entre os caracteres mas, em função das baixas estimativas de herdabilidade, a mudança correlacionada esperada em um peso selecionando-se outro, deve ser pequena.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARAL, C. D. Efeito da endogamia sobre a reprodução e crescimento de bovinos da raça Nelore. Dissertação de Mestrado em Genética. Ribeirão Preto, SP, Faculdade de Medicina, USP, 1986. 114f.
- CUBAS, A. C.; PEREIRA, C. S.; PENNA, V. M. & TORRES, J. R. Interação touro x sexo em bezerras da raça Nelore. I. Pesos à desmama e aos 12 meses de idade. Arq. Esc. Vet., UFMG, Belo Horizonte, 33(2):341-50, 1981.
- FALCONER, W. R. Introduction to quantitative genetics. New York, The Ronald Press Co., 1960. 365p.
- HARVEY, W. R. User's guide for LSML (Mixed model least-squares and maximum likelihood computer program). Ohio, Ohio State University, 1977. 76p. (Mimeografado).
- LÔBO, R. B. Programa de melhoramento genético da raça Nelore. Ribeirão Preto, SP, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Departamento de Genética, 1992. 58p.
- MARIANTE, A. S. Growth and reproduction in Nelore cattle in Brazil: genetic parameters and effects of environmental factors. Diss. Abstr. Int., Ann Arbor, MI, 39(12):5673, 1979.
- MARQUES, L. F. A.; MILAGRES, J. C.; SILVA, M. A. & CASTRO, A. C. G. Fatores genéticos que influenciam o crescimento de gado guzerá em regiões do Espírito Santo e Minas Gerais. R. Soc. bras. Zoot., Viçosa, MG, 12(2):200-12, 1983.
- MAZZA, M. C. M.; PEREIRA, C. S. & FONSECA, C. G. Influências maternas sobre o crescimento até um ano de idade em bovinos guzerá. II. Herdabilidades e correlações genéticas entre efeitos diretos e maternos. Pesq. agropec. bras., Brasília, 25(9):1311-15, 1990.
- MILAGRES, J. C.; SILVA, L. O. C.; NOBRE, P. R. C. & ROSA, A. N. Influência de fatores de meio e herança sobre pesos de animais da raça Nelore no Estado de Minas Gerais. R. Soc. bras. Zoot., Viçosa, MG, 14(4):463-84, 1985.
- NOBRE, P. R. C.; ROSA, A. N. & SILVA, L. O. C. Influência de fatores genéticos e de meio sobre os pesos de gado nelore no Estado da Bahia-Brasil. R. Soc. bras. Zoot., Viçosa, MG, 14(3):338-57, 1985.
- SEARLE, S. R. Phenotypic, genetic and environmental correlations. Biometrics, Washington, 17:474-80, 1961.
- SILVA, L. O. C.; MILAGRES, J. C.; SILVA, M. A.; FONTES, C. A. A. & CASTRO, A. C. G. Efeitos de fatores de meio sobre pesos de animais nelore a várias idades. R. Soc. bras. Zoot., Viçosa, MG, 12(2):323-36, 1983a.
- _____. Análise genética de peso de animais nelore a várias idades. R. Soc. bras. Zoot., Viçosa, MG, 12(2):177-86, 1983b.