

HERDABILIDADE E FONTES DE VARIAÇÃO QUE INFLUENCIAM A CARACTERÍSTICA DATA DO PARTO EM BOVINOS

HERITABILITY AND SOURCES OF VARIATION INFLUENCING THE TRAIT CALVING DATE IN CATTLE: A REVIEW

Vitória Maria SIMIONI¹

RESUMO: O interesse entre pesquisadores pela característica data do parto tem-se tornado crescente como uma possível medida de fertilidade. Entre os argumentos que sustentam o uso da data do parto destacam-se sua herdabilidade relativamente favorável, sua facilidade de mensuração, sua correlação com perímetro escrotal e com características de produção. Dentre as fontes de variação comumente consideradas nos estudos da data do parto destacam-se os efeitos de reprodutor, ano de nascimento, constituição genética do indivíduo, idade da vaca ao parto, sexo do bezerro, “status” de lactação, data do parto anterior, período de gestação e peso ao nascer do bezerro. Estimativas de herdabilidade para data do parto têm apresentado ampla variação.

UNITERMOS: Característica reprodutiva, Data do parto, Dias para o parto.

INTRODUÇÃO

A data do parto de determinada fêmea corresponde ao número de dias compreendidos entre a data de início da estação de nascimento e a data em que esta fêmea pariu dentro desta estação. Esta definição corresponde à adotada por Ponzoni (1992) e é equivalente à definição de dias para o parto – número de dias compreendidos entre o início da estação de monta, na qual ocorreu a concepção, e a data em que determinada fêmea pariu – freqüentemente considerada na literatura (JOHNSTON; BUNTER, 1996; MEYER et al., 1991; PEREIRA et al., 2000a).

As datas do primeiro, do segundo ou de partos subsequentes podem ser consideradas como características independentes (NOTTER et al., 1993). No entanto, os estudos de Pereira et al. (1998) e Pereira et al. (2000b) não fizeram distinção entre diferentes datas do parto, considerando-as como medidas repetidas.

A atenção para a característica data do parto ou sua equivalente, dias para o parto, tem-se tornado crescente entre pesquisadores como possível medida de desempenho reprodutivo, entre eles Bergmann et al. (1998), Bourdon e Brinks (1983), Buddenberg et al. (1990), Graser et al. (1994), Gressler (1998), Johnston

(1995), Johnston e Bunter (1996), López de Torres e Brinks (1990), Mac Gregor (1995), Meacham e Notter (1987), Meyer et al. (1990), Meyer et al. (1991), Ponzoni (1992), e Rege e Famula (1993).

Entre os argumentos que sustentam o uso da data do parto destacam-se sua herdabilidade relativamente favorável (BUDDENBERG et al., 1990; LÓPEZ de TORRES; BRINKS, 1990; MEYER et al., 1990; REGE; FAMULA, 1993), sua facilidade de mensuração (JOHNSTON, 1995; LÓPEZ de TORRES; BRINKS, 1990; MEYER et al., 1990), sua associação desejável com perímetro escrotal (GRASER et al., 1994; GRESSLER et al., 2000; MEYER et al., 1991) e com características de produção (REGE; FAMULA, 1993).

No entanto, outros pesquisadores não encorajam o uso da data do parto como um indicador de fertilidade. Morris e Cullen (1988) e Morris (1990) constataram regressão fenotípica negativa de intervalo de partos sobre a data do parto anterior, sendo este o argumento utilizado pelos autores para justificarem-se contrários ao uso da data do parto como medida de eficiência reprodutiva. Entretanto, de acordo com Ponzoni (1992), esta regressão é geralmente esperada ser negativa e, seria consequência do maior tempo que as vacas que parem mais cedo têm de aguardar até o início da próxima estação de monta,

¹ Professora Adjunta. Doutora. Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Federal de Uberlândia
Received: 20/12/02 Accept: 24/04/03

em relação àquelas que parem mais tarde. Deste modo, esta regressão não significa que vacas que parem mais cedo na estação de nascimento em um ano irão parir tardiamente no ano seguinte, e vice e versa.

Fontes de Variação que Influenciam a Característica Data do Parto em Bovinos

A identificação de efeitos ambientes relacionados à eficiência reprodutiva é importante por possibilitar alterações, quando necessário, do manejo dos animais, visando maior produtividade, redução dos custos e aumento do lucro. Além disso, permite ajustamentos e correções para os efeitos ambientes necessários à obtenção de parâmetros genéticos e estimativas do valor genético dos animais e, dessa forma, possibilita correto estabelecimento de planos de melhoramento (GRESSLER, 1998).

Entre as fontes de variação comumente consideradas nos estudos da característica data do parto ou sua equivalente, dias para o parto, destacam-se os efeitos de reprodutor (BUDDENBERG et al., 1990; JOHNSTON; BUNTER, 1996), rebanho (JOHNSTON, 1995; JOHNSTON; BUNTER, 1996; MEACHAM; NOTTER, 1987), ano de nascimento (MEACHAM; NOTTER, 1987), constituição genética do indivíduo (BOURDON; BRINKS, 1983; DeROUEN; FRANKE, 1989; MEACHAM; NOTTER, 1987); idade da vaca ao parto (BOURDON; BRINKS, 1983; REGE; FAMULA, 1993) e sexo do bezerro (BOURDON; BRINKS, 1983; MAC GREGOR, 1995; MACNEIL; NEWMAN, 1994).

“Status” de lactação influenciando a data do parto subsequente foi avaliado por Ray et al. (1989) em rebanhos da raça Hereford. Análises separadas para vacas secas e lactantes foram realizadas constatando-se que as vacas secas pariram 11 dias mais precocemente na estação de parição seguinte do que as vacas lactantes. Macneil e Newman (1994) também observaram em rebanhos da raça Hereford que vacas que não desmamaram um bezerro no ano anterior pariram $2,81 \pm 0,81$ dias mais precocemente que vacas que tinham desmamado um bezerro.

A característica data do parto anterior quando considerada nos modelos tem mostrado efeito significativo com relação à característica data do parto atual. Bourdon e Brinks (1983) relataram atraso de $0,11 \pm 0,2$ dia na data do parto atual para cada dia de atraso na data do parto anterior. Valor de 0,7 dia foi observado por Makarechian et al. (1985). Aumento de 0,312 dia/dia na data do parto

atual para cada dia de aumento na data do parto anterior foi verificado por Ray et al. (1989), enquanto Rege e Famula (1993) encontraram valor de 0,295 dia/dia e Mac Gregor (1995) constatou valor de $0,09 \pm 0,07$ dia/dia.

O período de gestação como um fator afetando significativamente a data do parto foi considerado nos estudos de Bourdon e Brinks (1983). Os autores constataram que para cada dia de aumento no período de gestação houve $1,17 \pm 0,08$ dias de atraso na data do parto.

A influência significativa do peso ao nascer do bezerro sobre a data do parto foi analisada por Rege e Famula (1993) em vacas da raça Hereford. A cada Kg de aumento no peso ao nascimento ocorreu 0,135 dia de atraso na data do parto.

No Brasil, estudos envolvendo a data do parto em fêmea zebu são relativamente escassos. Bergmann et al. (1998) avaliaram fatores genéticos e de ambiente sobre algumas características reprodutivas de fêmeas da raça Nelore em regime de estação de monta. O efeito de ano de nascimento do animal foi fonte importante de variação para as características primeira e segunda data do parto, com coeficientes de regressão de -4,7 dias/ano e -4,8 dias/ano, respectivamente. De acordo com os autores, as reduções observadas nestas características no decorrer dos anos podem ser atribuídas às melhorias de manejo, alimentação e aos reflexos positivos resultantes da redução na duração da estação de monta, além do possível efeito favorável do descarte de fêmeas não gestantes ao final da estação de monta. O peso ao nascer do primeiro bezerro teve efeito significativo sobre a primeira data do parto com coeficiente de regressão de 2,4 dias/kg. O sexo do primeiro bezerro foi importante fonte de variação para a segunda data do parto. Vacas de primeira cria que amamentaram bezerras machos pariram, em média, 6,9 dias mais tarde do que vacas que amamentaram fêmeas. A idade do animal ao parto também se mostrou uma fonte de variação estatisticamente significativa sobre a primeira e segunda data do parto com coeficientes de regressão linear de 0,25 e 0,036 dia/dia, respectivamente. O efeito de touro, pai da novilha, foi significativo apenas para a primeira data do parto, evidenciando a importância do componente genético aditivo associado à característica.

De acordo com os estudos de Rege e Famula (1993) e de Gressler (1998) a característica data do parto apresenta grande variabilidade (23,7 a 71,9 dias) como pode ser constatado na Tabela 1.

Tabela 1. Número de observações (N), data do parto média (DP) e seu erro-padrão (EP) segundo a raça, país e autores consultados.

| Autor (es) e Ano de Publicação | N | Raça | DP±EP (dias) | País |
|--|--------|----------|--------------------|--------|
| REGE & FAMULA (1993) - 1ª DP | 16.911 | Hereford | 23,7 ± 0,47 | EUA |
| GRESSLER (1998) - 1ª DP | 1.582 | Nelore | 62,1 ± 0,81 | Brasil |
| GRESSLER (1998) - 2ª DP | 577 | Nelore | 71,9 ± 1,30 | Brasil |
| Total de animais, média ponderada e amplitude. | 19.070 | | 28,3 (23,7 a 71,9) | |

Herdabilidade

O conhecimento da herdabilidade é importante na identificação de características passíveis de serem incluídas em programas de melhoramento e na estimação do mérito genético dos animais.

A herdabilidade no sentido restrito expressa a proporção da variância fenotípica que é atribuída à variância genética aditiva. A mais importante função da herdabilidade no estudo genético do caráter métrico é o seu papel preditivo, expressando a confiança no valor fenotípico como um guia para o valor genético. Somente o valor fenotípico do indivíduo pode ser diretamente medido, mas é o valor genético que determina sua influência na próxima geração. Uma vez que o valor da herdabilidade depende da magnitude dos componentes de variância, a alteração em qualquer um deles a influenciará. A herdabilidade é, portanto, um conceito estatístico que varia de uma população para a outra, de característica para característica e de época para época (FALCONER; MACKAY, 1996). Está contida em quase todas as fórmulas relacionadas aos métodos de melhoramento e sua magnitude é de extrema importância para tomada de decisões práticas de seleção (LUSH, 1964).

Segundo Koger (1976), a genética da fertilidade em bovinos poderia ser descrita da seguinte maneira: a) a seleção natural teria produzido, nas populações bovinas nativas, graus variados de fertilidade diretamente relacionados às condições ambientes. A migração entre estas populações teria levado ao aumento da variação genética; b) durante a formação das raças em condições favoráveis de meio, a seleção natural e artificial teriam levado ao aumento da frequência dos genes responsáveis para alta eficiência reprodutiva, explicando o grau geralmente alto de fertilidade na maioria das raças especializadas para produção de carne e leite. As

estimativas de herdabilidade, nestes grupos, seriam baixas, posto que a variação genética teria diminuído, decorrente da seleção e reprodução em populações fechadas; c) nas raças e/ou tipos que se desenvolveram em condições desfavoráveis com pouca ou nenhuma seleção artificial, este quadro poderia ser diferente. Em primeiro lugar, o nível reprodutivo médio seria baixo, permitindo rápida resposta fenotípica. Em segundo lugar, existiria considerável variação genética aditiva que possibilitaria a seleção.

Pereira (2001) relata que de acordo com informações disponíveis na literatura de melhoramento animal, os eventos associados à eficiência reprodutiva, mostram valores baixos de herdabilidade para a maioria das características. As conclusões extraídas de tais estimativas sugerem que o melhoramento genético da eficiência reprodutiva é tarefa difícil e que resultados imediatos podem ser obtidos através de melhorias nas condições ambientes, especialmente da nutrição, manejo profilático-sanitário e do manejo geral da criação. No entanto, parece que há substancial variação quantitativa nas características reprodutivas, em geral causadas pela mistura complexa de fatores genéticos e ambientais. As conclusões extraídas dos trabalhos de pesquisas apontam que há significativa variação genética para a maioria das características, porém a herdabilidade é baixa devida à grande variância de meio.

Na Tabela 2 são apresentadas estimativas de herdabilidade para data do parto ou sua equivalente, dias para o parto, envolvendo fêmeas de diferentes raças em diversos países, segundo vários autores. Os valores mínimo e máximo constatados nesta tabela foram respectivamente, 0,03 e 0,39, com média de 0,11. Pode-se ressaltar o interesse relativamente recente, no Brasil, com relação à avaliação desta característica.

Tabela 2: Estimativas de herdabilidade (h^2) e erros-padrão (e.p.) para a característica, data do parto^a ou, sua equivalente, dias para o parto^b, segundo o grupo genético, autores e país.

| Autor (es) e Ano de Publicação | Grupo Genético | h^2 (e.p.) | País |
|--------------------------------|------------------------------|---------------------------|-----------|
| ITULYA, 1980 | Hereford | 0,09 ^a | - |
| REGE, 1986 | Hereford | 0,19 (0,06) ^a | EUA |
| MEACHAM & NOTTER, 1987 | Simental (1 ^a DP) | 0,17 (0,04) ^a | EUA |
| MEACHAM & NOTTER, 1987 | Simental (2 ^a DP) | 0,07 ^a | EUA |
| RAY et al, 1989 | Hereford | 0,09 (0,07) ^a | - |
| BUDDENBERG et al., 1990 | Hereford (1 ^a DP) | 0,20 (0,16) ^{aE} | EUA |
| BUDDENBERG et al., 1990 | Hereford (1 ^a DP) | 0,39 (0,21) ^{aI} | EUA |
| BUDDENBERG et al., 1990 | Hereford (2 ^a DP) | 0,04 (0,07) ^{aE} | EUA |
| BUDDENBERG et al., 1990 | Hereford (2 ^a DP) | 0,13 (0,07) ^{aI} | EUA |
| BUDDENBERG et al., 1990 | Hereford | 0,03 (0,04) ^{aE} | EUA |
| LÓPEZ de TORRE & BRINKS, 1990 | Retinta | 0,16 (0,12) ^a | Espanha |
| MEYER et al., 1990 | Hereford | 0,05 ^b | Austrália |
| MEYER et al., 1990 | Angus | 0,08 ^b | Austrália |
| MEYER et al., 1990 | Cruzados Zebu | 0,09 ^b | Austrália |
| MEYER et al., 1991 | Hereford | 0,13 ^b | Austrália |
| MEYER et al., 1991 | Angus | 0,08 ^b | Austrália |
| MEYER et al., 1991 | Cruzados Zebu | 0,07 ^b | Austrália |
| REGE & FAMULA, 1993 | Hereford | 0,16 ^a | EUA |
| MACNEIL & NEWMAN, 1994 | Hereford | 0,06 ^a | EUA |
| GRASER et al., 1994 | Raças Britânicas | 0,07 ^b | Austrália |
| JOHNSTON, 1995 | Raças Britânicas | 0,08 ^b | Austrália |
| JOHNSTON & BUNTER, 1996 | Angus | 0,07 ^b | Austrália |
| GRESSLER, 1998 | Nelore | 0,11 (0,05) ^a | Brasil |
| PEREIRA et al., 2000a | Nelore | 0,17 (0,07) ^b | Brasil |
| PEREIRA et al., 2000b | Nelore | 0,05 ^b | Brasil |
| SIMIONI, 2002 | Nelore(1 ^a DP) | 0,35 ^{aE} | Brasil |
| SIMIONI, 2002 | Nelore(2 ^a DP) | 0,16 ^{aE} | Brasil |

E=Vacas que não pariram excluídas das análises. I=Vacas que não pariram incluídas nas análises.

CONCLUSÃO

O atraso genético quantificado por indicadores reprodutivos deficientes constitui o principal desafio a ser superado no melhoramento de nossas populações bovinas. Reconhece-se que a inclusão de características reprodutivas é indispensável para programas de melhoramento que visem a otimização do processo produtivo. No entanto, a seleção direta para características relacionadas à reprodução não é facilmente aplicada. Isto se deve à complexidade do processo reprodutivo exigindo a identificação de características de reprodução facilmente mensuráveis, que

apresentem variabilidade genética adequada e que sejam geneticamente relacionadas aos eventos reprodutivos. Desta forma, torna-se relevante a identificação e viabilização do uso de diferentes características de reprodução que possam contribuir favoravelmente em programas de seleção que visem melhorar a eficiência reprodutiva. Neste sentido, a data do parto tem mostrado ser um caráter passível de ser utilizado como critério de seleção para fertilidade. Ressalta-se, entretanto, que sua utilização ficaria restrita a rebanhos que adotem estação de monta, o que limitaria sua recomendação generalizada em programas de seleção.

ABSTRACT: The interest among researchers about the characteristic calving date has increased as a possible measure of fertility. Among the arguments that support the use of calving date are its relatively favorable heritability, its easiness of mensuration, its correlation with scrotal perimeter and characteristics of production. Among the sources of variation frequently considered in the studies of the calving date are the sire effect, year of birth, genetic constitution of the individual, age of the cow at calving, sex of the calf, status of lactation, date of previous calving, period of gestation and birth weight of the calf. The estimates of heritability for calving date have presented high variation.

UNITERMS: Calving date, Days to calving, Reproductive trait.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BERGMANN, J. A. G.; GRESSLER, S. L.; PEREIRA, C. S.; PENNA, V. M.; PEREIRA, J. C. C. Avaliação de fatores genéticos e de ambiente sobre algumas características reprodutivas de fêmeas da raça Nelore em regime de estação de monta restrita. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 50, n. 5, p. 633-645, 1998.

BOURDON, R. M.; BRINKS, J. S. Calving date versus calving interval as a reproductive measure in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 57, n. 6, p. 1412-1417, 1983.

BUDDENBERG, B. J.; BROWN, C. J.; BROWN, A. H. Heritability estimative of calving date in Hereford cattle maintained on range under natural mating. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 68, p. 70-74, 1990.

DeROUEN, S. M.; FRANKE, D. E. Effects of sire breed, breed type and age and weight at breeding on calving rate and date in beef heifers first exposed at three ages. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 67, p. 1128-1137, 1989.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. Longman: Scientific & Technical, 1996; 464 p.

GRASER, H. U.; NITTER, G.; BARWICK, S. A. Evaluation of advanced industry breeding schemes for australian beef cattle. II. Selection on combinations of growth, reproduction and carcass criteria. **Australian Journal Agriculture Research**, Armidale, v. 45, p. 1641-1656, 1994.

GRESSLER, S. L. **Estudo de fatores de ambiente e parâmetros genéticos de algumas características reprodutivas em animais da raça Nelore**. 1998. 149 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Faculdade de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1998.

GRESSLER, S. L.; BERGMANN, J. A. G.; PEREIRA, C. S.; PENNA, V. M.; PEREIRA, J. C. C. Estudo das associações genéticas entre perímetro escrotal e características reprodutivas de fêmeas Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 29, n. 2, p. 427-437, 2000.

JOHNSTON, D. Days to calving in BREEDPLAN. Disponível: <<http://agbu.une.edu.au/beef4.html>. **AGBU-Technical notes 2/95**>. Acesso em: 21 dez. 1998.

JOHNSTON, D. J.; BUNTER, K. L. Days to calving in angus cattle: genetics and environmental effects, and covariances with other traits. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 45, p.13-22, 1996.

KOGER, M. Reemplazo de vacas vacías: ventajas económicas y mejoramiento genético de la fertilidad en la rodeo de cría. _____. In: **Mejoramiento de la eficiencia reproductiva del ganado bovino para carne**. Buenos Aires: Hemisferio Sur, 1976. 283 p.

LÓPEZ DE TORRES, G.; BRINKS, J. S. Some alternatives to calving date and interval as measures of fertility in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 68, p. 2650-2657, 1990.

LUSH, J. L. **Melhoramento genético dos animais domésticos**. Rio de Janeiro: Sedegra, 1964. 470p.

MAC GREGOR, R. G. Evaluation of calving date and calving interval as measures of reproductive efficiency in beef cows. **Journal of the South-African Veterinary Association**, Pretoria, v. 66, n. 4, p. 235-238, 1995.

MACNEIL, M. D.; NEWMAN, S. Genetics analysis of calving date in Miles City Line 1 Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 72, p. 3073-3079, 1994.

MAKARECHIAN, M.; FARID A.; BERG, R. T. Evaluation of bull and cow fertility at pasture in single-sire mating. **Canadian Journal of Animal Science**, Ottawa, v. 65, n. 4, p. 799-809, 1985.

MEACHAM, N. S.; NOTTER, D. R. Heritability estimates for calving date in Simmental cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 64, p. 701-705, 1987.

MEYER, K.; HAMMOND, K.; PARNELL, P. F.; MACKINNON, M. J.; SIVARAJASINGAM, S. Estimates of heritability and repeatability for reproductive traits in australian beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 25, p. 15-30, 1990.

MEYER, K.; HAMMOND, K.; PARNELL, P. F. Estimates of covariances between reproduction and growth in australian beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 69, p. 3533-3543, 1991.

MORRIS, C. A. Theoretical and realized responses to selection for reproductive rate. In: WORLD CONGRESSES ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 4., 1990, Edinburgh. **Proceedings**...Edinburgh: [s. n.], 1990. p. 309-318.

MORRIS, C. A.; CULLEN, N. G. Oestrous and reproductive performance of early and late calving beef cows. **New Zeland Journal of Agricultural Research**, Wellington, v. 31, p. 395-399, 1988.

NOTTER, D. R.; MC FADDEN, L. G.; BERGMANN, J. A. G. Relationship between yearling scrotal circumference and measures of female reproduction in Angus cattle. In: BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 25., 1993, Asheville. **Proceeding**... Asheville, 1993. p. 180-184.

PEREIRA, J. C. C. Melhoramento Genético das raças Zebus. In: _____. **Melhoramento genético aplicado à produção animal**. Belo Horizonte: Fundação de Estudo e Pesquisa em Medicina Veterinária e Zootecnia, 2001. p. 251-304.

PEREIRA, E.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S.; FIGUEIREDO, L. G. G. Correlação genética entre perímetro escrotal e algumas características reprodutivas na raça Nelore. In: CONGRESSO BRASILEIRO DAS RAÇAS ZEBUÍNAS, 3., 1998, Uberaba. **Anais**... Uberaba: Associação Brasileira de Criadores de Zebu, 1998. p. 381-384.

PEREIRA, E.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S.; MENDONÇA, C. D. A. Análise genética da característica dias para o parto na raça Nelore. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37., 2000, Viçosa. **Anais**... Viçosa: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2000a. Disponível em: <www.sbz.org.br>. Acesso em: 11 set. 2000.

_____. Análise genética do intervalo de partos e do primeiro intervalo de partos na raça Nelore. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 3., 2000, Belo Horizonte. **Anais**... Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 2000b. p. 433-434.

PONZONI, R. W. Which trait for genetic improvement of beef cattle reproduction: calving rate or calving day. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Berlin, v. 10, p. 119-128, 1992.

RAY, D. E.; ITULYA, S. B.; ROUBICEK, C. B.; BENSON, C. R. Pregnancy rate, calf mortality and calving date in unsupplemented Hereford range cows. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 23, n. 3, p. 305-315, 1989.

REGE, J. E. O., FAMULA, T. R. Factors affecting calving date and its relationship with production traits of Hereford dams. **Animal Production**, Bletchley, v. 57, p. 385-395, 1993.