

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Programa de Pós-Graduação em Zootecnia



Tese

Caracterização da interação genótipo-ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul via normas de reação obtidas por regressão aleatória

Marcela Bicca Bragança Corrêa

Pelotas, 2007.

Marcela Bicca Bragança Corrêa

Caracterização da interação genótipo-ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul via normas de reação obtidas por regressão aleatória

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências (Melhoramento Genético Animal).

Orientador: Nelson José Laurino Dionello

Co-Orientador: Fernando Flores Cardoso

Pelotas, 2007.

Banca Examinadora:

Nelson José Laurino Dionello

Fernando Flores Cardoso

Marcelo Alves Pimentel

Ricardo Alberto Cardellino

José Braccini Neto

José Carlos da Silveira Osório (Suplente)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela proteção durante toda a trajetória de estudos.

Agradeço aos meus Pais, Luiz Ricardo e Dórian, pelo amor e dedicação, pela minha formação como pessoa. Amo vocês!

Ao meu marido Luiz Carlos e minha filha Luiza, pelo amor dedicado em todos os momentos, pela força e o incentivo. Vocês são minha vida.

Às minhas irmãs, Clarissa, Maria Luiza e Ana Carolina, meu cunhado João André e minha sobrinha Lívia, pelo amor e amizade de sempre.

Aos meus Avós, pela compreensão, carinho e incentivo.

Agradeço ao meu orientador e “Mestre” Professor Dr. Nelson José Laurino Dionello, pela grande contribuição na minha formação, por ter me acompanhado durante todos estes anos de trabalho. Muito Obrigada.

Agradeço à todos os colaboradores deste estudo, aos conselheiros do corpo docente Prof. Dr. Marcelo Alves Pimentel, Prof. Dr. João Gilberto Corrêa da Silva, Prof. Dr. João Carlos Deschamps, Prof. Dr. José Carlos da Silveira Osório.

Um agradecimento especial à Embrapa, na pessoa do Dr. Fernando Flores Cardoso, meu co-orientador que muito contribuiu com o desenvolvimento deste trabalho no Projeto Intergen.

À Universidade Federal de Pelotas pela oportunidade de realizar o curso de Pós-Graduação, em especial professores, funcionários e alunos do Departamento de Zootecnia.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

À Associação Nacional de Criadores “Herd Book Collares”, pela cessão de dados, o que permitiu a realização deste trabalho.

Aos meus colegas de trabalho da SEAPA/DPA, IVZ São Francisco de Paula, Aloir, Ângelo, Daniela, Júlio, em especial Dr. Élvio por disponibilizar tempo para dedicar ao meu trabalho.

OBRIGADA A TODOS QUE ACREDITARAM EM MIM!

RESUMO

CORRÊA, MARCELA BICCA BRAGANÇA. Caracterização da Interação Genótipo-Ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul, via normas de reação obtidas por regressão aleatória. 2007. 87f. Tese (doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

O objetivo do presente estudo foi verificar a presença de interação genótipo-ambiente ($G \times A$) no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul, bem como avaliar a classificação para seleção de reprodutores que tenham apresentado progênes em diversos grupos de contemporâneos (GC). Para estes animais, a interação $G \times A$ foi estabelecida por meio da comparação do desempenho das suas progênes nos diferentes ambientes. Pelo uso de modelos de regressão aleatória foi obtida uma linha de trajetória (normas de reação) do desempenho dos reprodutores frente a diversos ambientes aos quais suas progênes foram expostas. Além disso, os modelos de regressão aleatória permitiram ajustar uma trajetória aleatória para cada indivíduo como desvios da trajetória média da população. O trabalho foi desenvolvido utilizando-se dados de campo coletados rotineiramente pelo Programa de Melhoramento de Bovinos de Carne – PROMEBO da Associação Nacional de Criadores “Herd Book Collares”- ANC em rebanhos da raça Devon que participam do programa. De um total de 25.500 animais controlados, 14.973 tinham registros válidos e conectados de ganho pós desmama padronizado para 345 dias, que foi a característica considerada. As análises desses dados foram divididas em dois capítulos. O primeiro teve por objetivo de verificar a presença da interação $G \times A$, bem como comparar os três modelos de análise propostos: modelo animal convencional (MA), modelo hierárquico normas de reação (MHNR) e o modelo hierárquico normas de reação heterocedástico (MHNRH). Nesses modelos hierárquicos o valor genético do animal foi obtido por uma função do valor ambiental médio correspondente ao registro, ou seja, para cada nível ambiental há um valor genético específico de cada animal. As estimativas dos parâmetros foram obtidas usando-se uma abordagem bayesiana, por meio de métodos Monte Carlo via cadeias de Markov. Com base em critérios bayesianos de escolha de modelos, o MHNR proporcionou ajuste superior aos dados, sendo o modelo mais apropriado para considerar a interação $G \times A$ nessa população. Para esse modelo, as estimativas da variância residual, genética aditiva

do nível e da inclinação da norma de reação e sua correlação genética foram respectivamente $272,02 \pm 8,51$; $340,38 \pm 17,11$; $0,119 \pm 0,006$ e $0,83 \pm 0,01$. Esses resultados permitiram concluir que há efeito em escala da interação G*A, com variância genética e herdabilidade crescentes no gradiente ambiental. O segundo capítulo teve por objetivo comparar o ordenamento do mérito genético dos reprodutores pelo MA frente ao MHNR (melhor ajuste). A correlação de Spearman entre as classificações variou de 0,12 à 0,99, demonstrando de moderada à alta alteração de ordenamento. Tais resultados refletem a necessidade de considerar a interação G*A no processo seletivo, principalmente nos níveis de baixo desempenho dos indivíduos, onde houve a maioria das inversões de ordenamento. Nos níveis de alto desempenho observou-se efeito em escala e, portanto, os indivíduos de maior valor genético médio foram os que mais responderam as modificações ambientais. O processo seletivo dessa população Devon deverá ser considerar a interação G*A para maximizar o ganho genético e conseqüentemente à produtividade futura dos rebanhos.

Palavras-chave: Bovinos de corte. Ganho pós-desmama. Interação genótipo-ambiente. Heterogeneidade de variâncias. Normas de reação.

ABSTRACT

CORRÊA, MARCELA BICCA BRAGANÇA. Caracterização da Interação Genótipo-Ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul, via normas de reação obtidas por regressão aleatória. 2007. 87f. Tese (doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

The objective of this study was to verify the presence of genotype by environment (G*E) interaction on Devon cattle performance in Rio Grande do Sul, as well as to evaluate the ranking for selection of sires that had shown offspring in the several contemporary groups (CG). For these animals, the G*E interaction was established through observations by comparing their progeny performance on different environments. Using random regression models a trajectory line (reaction norms) of sires performance was obtained across the several environmental that their progeny was exposed. Moreover, the random regression models enable to fit a random trajectory for each animal as a deviation of mean population trajectory. This work was carried out using field data routinely collected by PROMEBO – beef cattle improvement program of Associação Nacional de Criadores Herd Book Collares on Devon breed herds participating in the program. From a total of 25,500 controlled calves, 14,973 had valid and connected records of post weaning gain 345 days standardized, which was the evaluated trait. Data analysis is presented in two chapters. The first one had as objective to verify the presence of G*E interaction as well as to compare three proposed models: standard animal model (AM), reaction norms hierarquical model (RNHM) and reaction norms heterogeneous hierarquical model (RNHHM). In these hierarquical models, the genetic values of the animals were obtained as a function of an average environmental value corresponding to that record, that is, for each environmental level there is a specific genetic value of each animal. Parameter estimates were obtained using a Bayesian approach by Markov chain Monte Carlo methods. Based on Bayesian model choice criteria, the NRHM provided superior fit to the data, being the most appropriate model to consider the G*A on this population. For this model, estimates of residual variance, reaction norm

level and slope additive genetic variances and their genetic correlation were, respectively, 272.02 ± 8.51 ; 340.38 ± 17.11 ; 0.119 ± 0.006 and 0.83 ± 0.01 . These results allow to conclude that there is a scale effect of G*E interaction, with genetic variance and heritability increasing on the environmental gradient. The second chapter had the objective of comparing sires genetic merit rankings between the AM and the RNHM (best fit). The Spearman correlation between the rankings ranged from 0.12 to 0.99, demonstrating moderate to high ranking changes. These results reveal the need of considering the G*E interaction in the selection process, especially on low performance levels where most re-rankings happened. In the high performance levels a scale effect was observed and, therefore, individuals with larger genetic value were the one that most respond to environmental changes. The selection process of this Devon population must consider the G*E interaction to maximize genetic gain and consequently future herd production.

Key words: Beef cattle. Genotype by environment interaction. Heterogeneity of variance. Post weaning gain. Reaction norms.

LISTA DE FIGURAS

Página

1. INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Interação genótipo-ambiente, (1) a ordem dos genótipos se mantém mas a magnitude da diferença não, (2) o ordenamento dos genótipos é diferente conforme o ambiente. 21

3. Caracterização da Interação Genótipo-ambiente e Comparação entre Modelos para Ajuste do Ganho Pós-demama de bovinos Devon via Normas de Reação

Figura 1. Gráficos traço da convergência dos efeitos de animal (A), de grupo de contemporâneos (B) e dos resíduos (C) no modelo animal 50

Figura 2. Gráficos traço da convergência dos efeitos de grupo de contemporâneos aleatório (A), nível da norma de reação (B), covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D) e do erro residual (E) no modelo hierárquico normas de reação ... 51

Figura 3. Gráficos traço da convergência dos efeitos de grupo de contemporâneos aleatório (A), nível da norma de reação (B), covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) e do parâmetro da heterogeneidade de variância residual (F) no modelo hierárquico normas de reação heterocedástico 51

Figura 4. Variâncias genéticas e residuais conforme o gradiente ambiental no modelo animal (A), no modelo hierárquico normas de reação (B) e no modelo hierárquico normas de reação heterocedástico (C) 54

Figura 5. Herdabilidades da característica GPD345 nos modelos propostos pelo gradiente ambiental 56

Figura 6. Correlação genética no modelo hierárquico norma de reação..... 57

4. Comparação entre a Ordenação do Mérito Genético de Reprodutores obtido pelo Modelo Animal e pelo Modelo Hierárquico Normas de Reação

Figura 1. Norma de reação para o ganho de peso pós desmama padronizado para 345 dias dos 25 reprodutores com maior número de filhos.....

LISTA DE TABELAS

Página

1. INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1. Ilustração da interação genótipo-ambiente com base na classificação dos genótipos	21
Tabela 2. Situações possíveis de interação genótipo x ambiente	22

3. Caracterização da Interação Genótipo-ambiente e Comparação entre Modelos para Ajuste do Ganho Pós-demama de bovinos Devon via Normas de Reação

Tabela 1. Médias, desvios padrões (DP), e amplitudes observadas para peso à desmama (PD), peso ao sobreano (PS), ganho pós desmama (GPD), ganho diário pós desmama (GDPD) e ganho pos desmama padronizado para 345 dias (GPD345)	49
Tabela 2. Critério de informação da deviance (DIC), deviance baseada na ordenada preditiva condicional (CPO) e deviance baseada nos fatores de Bayes (FB) para comparação entre os modelos propostos	52

4. Comparação entre a Ordenação do Mérito Genético de Reprodutores obtido pelo Modelo Animal e pelo Modelo Hierárquico Normas de Reação

Tabela 1. Comparação dos parâmetros genéticos pelo modelo animal (MA) e pelo modelo hierárquico normas de reação (MHNR)	69
Tabela 2. Comparação do ordenamento dos 25 reprodutores com maior número de filhos entre o modelo animal (MA) e o modelo hierárquico normas de reação (MHNR)	71
Tabela 3. Correlações de Spearman entre os valores genéticos de	

5% (acima da diagonal) e 10% (abaixo da diagonal) dos reprodutores, obtidos pelo modelo animal (MA) e pelo modelo hierárquico normas de reação (MHNR) para os diferentes níveis ambientais

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	4
ABSTRACT.....	6
1. INTRODUÇÃO GERAL	13
2. METODOLOGIA GERAL	27
3. Caracterização da Interação Genótipo-ambiente e Comparação entre Modelos para Ajuste do Ganho Pós-demama de Bovinos Devon via Normas de Reação	38
RESUMO.....	38
ABSTRACT	39
Introdução	40
Material e Métodos	41
Resultados e Discussão	48
Conclusões	59
Literatura Citada.....	60
4. Comparação entre a Ordenação do Mérito Genético de Reprodutores obtido pelo Modelo Animal e pelo Modelo Hierárquico Normas de Reação	64
RESUMO	64
ABSTRACT	65
Introdução	66
Material e Métodos	67
Resultados e Discussão	68
Conclusões	75
Literatura Citada	76
5. CONCLUSÕES GERAIS	78
6. REFERÊNCIAS	79

1. INTRODUÇÃO GERAL

A bovinocultura de corte cada vez mais abrange a sua importância no território econômico brasileiro, sendo necessário um profissionalismo cada vez maior no sistema produtivo. A tendência é que os rebanhos sejam cada vez mais controlados e monitorados a fim de se obter o máximo de produção com qualidade e retorno econômico.

Seleção:

Com esta incessante busca por produção com qualidade, as ferramentas de Melhoramento Genético Animal estão cada vez mais sendo buscadas pelos produtores como forma de melhorar o ganho dos rebanhos. A seleção, principalmente, tem ganhado proporções bastante importantes neste contexto, sendo praticada pela quase totalidade de criadores com a finalidade de aumentar a frequência de alelos desejáveis na população.

A variação entre os indivíduos é que possibilita a seleção. Se não houvesse diferença entre os indivíduos, não haveria necessidade de se eleger ou refugar animais no processo reprodutivo, já que todos teriam um desempenho semelhante (Cardellino & Rovira, 1987).

A partir da década de 60, com a difusão da inseminação artificial em grande escala, tornando acessível aos produtores sêmen de reprodutores das mais variadas linhagens genéticas, cada vez mais a seleção foi sendo facilitada e conseqüentemente o ganho genético favorecido. Atualmente, tem-se acesso a vários catálogos anuais de reprodutores confeccionados por diversas empresas,

contendo o valor genético dos animais e ainda, a acurácia com que foi obtida a estimativa, para que o produtor possa optar pelo animal que demonstra superioridade com dada confiabilidade, respectivamente, na característica desejada para a população particular.

Metodologias utilizadas:

As avaliações genéticas empregadas atualmente, feita por meio de metodologias que geram preditores com propriedades conhecidas por BLUP (melhor preditor linear não viesado) pressupõem-se, usualmente, homogeneidade de variâncias entre os níveis dos efeitos fixos do modelo estatístico proposto. Entretanto, diversos trabalhos (Boldman & Freeman, 1990; Dong & Mao, 1990; Reverter et al., 1997; Torres, 1998) relatam a existência da heterogeneidade de variâncias genética e residual entre rebanhos, grupo de contemporâneos ou outras classificações dos efeitos ambientais (Cavalheiro et al., 2002). Quando ignorada, a heterogeneidade de variâncias genética e/ou residual pode ocasionar a redução da precisão dos valores genéticos preditos e conseqüentemente, a redução da resposta à seleção (Garrick & Van Vleck, 1987).

Medidas repetidas de um mesmo indivíduo têm sido analisadas sob diferentes aspectos metodológicos. As abordagens mais utilizadas são os modelos de repetibilidade, que considera todas as medidas como sendo o mesmo caráter (Johnston & Bunter, 1996; Pereira et al., 2000), ou com modelo de uni ou multicaráter, que considera cada medida como um caráter diferente (Johnston & Bunter, 1996; Gressler et al., 2000).

O modelo de repetibilidade pressupõe homogeneidade de variâncias e pode não acomodar o padrão geral das correlações que decrescem conforme aumenta o

intervalo de medidas, e, portanto, não é adequado para descrever as covariâncias genéticas dos desempenhos. Por outro lado, o modelo multicaráter, com o número de caracteres igual ao número de medidas nas diferentes idades, resultaria em modelos altamente parametrizados (Mercadante et al., 2002).

Modelos de Regressão Aleatória:

Mais recentemente, os Modelos de regressão aleatória (MRA) tem sido propostos como alternativa na avaliação genética de dados longitudinais, pois suas funções de covariância resultantes são as mais apropriadas para a análise destes. Segundo El Faro & Albuquerque (2003), os MRA podem ser chamados também de modelos de dimensão infinita, uma vez que permitem quantas medidas for de interesse por indivíduo e tais medidas são mais correlacionadas, quanto mais próximas entre si.

Os MRA acomodam registros repetidos para caracteres que mudam gradualmente através do tempo, não requerendo pressuposições quanto à homogeneidade das variâncias e correlações (Meyer, 2000) e tem sido usado no melhoramento animal para modelar registros diários de produção de leite durante a lactação de bovinos leiteiros, assim como no crescimento corporal em bovinos de corte (Meyer, 1999 e 2000; Albuquerque & Meyer, 2001).

Modelos de regressão aleatória permitem ajustar uma trajetória aleatória para cada indivíduo como desvios de uma trajetória média da população, descrevendo os desvios genéticos a partir de regressões fixas, permitindo que cada animal tenha uma forma diferente da trajetória de seus desempenhos em termos genéticos (Mercadante et al., 2002).

Alguns estudos com MRA:

Meyer (2003), em estudo de simulação para quantificar o aumento na acurácia da avaliação genética de bovinos de corte com a implementação dos modelos de regressão aleatória, comenta que tais modelos aparecem como uma alternativa óbvia e preferencial, pois remove não somente os limites atuais do número de registros de desempenho por animal como também elimina a necessidade de correção pela idade, fornecendo estimativas do mérito genético para todas as idades. Neste estudo, a autora encontrou aumento na acurácia da avaliação do crescimento de bovinos de corte quando substituiu o modelo de múltiplas características pelos modelos de regressão aleatória.

Schenkel et al. (2003), buscaram, por meio de regressão aleatória, quantificar parâmetros genéticos, ambientais e fenotípicos e examinar o período ótimo para se avaliar a entrada na alimentação de bezerros de corte individualmente testados. Segundo os autores, MRA na análise do período de entrada dos animais à alimentação, permite obter mais informações de parâmetros ambientais do que uma simples análise de período de tempo, bem como fornece o período ótimo para testar os animais e estima parâmetros genéticos de forma mais garantida.

Arango et al. (2004), analisando pesos de vacas de corte por meio de funções de covariância e modelos de regressão aleatória concluíram que as estruturas de covariância pelos efeitos permanentes de ambiente são complexas, exigindo o uso de polinômios de alta ordem, por outro lado, a maioria dos efeitos genéticos são altamente correlacionados ao longo das idades, e poderia ser aceitável modelar por uma tendência linear. De fato, a correlação genética alta entre os pesos e as idades pode presumir que a seleção por peso adulto poderia ser

aplicada. No entanto, a repetibilidade do modelo linear não foi mantida tão bem quanto modelo de regressão aleatória.

Já Hassen et al. (2003), utilizaram os modelos de regressão aleatória para estimar componentes de variância e parâmetros genéticos da característica de percentagem de gordura intramuscular em bovinos de corte Aberdeen Angus.

Nobre et al. (2003a) estimaram parâmetros genéticos e analisaram a curva de crescimento da raça Nelore, comparando o modelo multicaráter com os modelos de regressão aleatória. Num segundo estudo, também Nobre et al. (2003b) compararam os modelos de regressão aleatória e os modelos multicaráter, porém para avaliação de crescimento na raça Nelore, através da avaliação genética de pesos em uma grande população.

Segundo Queiroz et al. (2004), ao compararem valores genéticos preditos para características de crescimento em bovinos Guzerá, por modelos de regressão aleatória sobre polinômios de Legendre e modelos unicaracter padrão, as correlações encontradas, positivas e de baixa a moderada magnitude, sugerem haver grandes diferenças de classificação dos animais quando os dois métodos são comparados. Tal estudo permitiu concluir que os melhores animais escolhidos pelo método de regressão aleatória apresentam classificação diferente daqueles destacados pelas análises unicaracterísticas. O modelo empregando regressão aleatória, diferentemente das análises unicaracterísticas, discriminou, ao longo dos anos, ganhos genéticos positivos na população. Diferentemente, Nobre (2001), trabalhando com pesos de bovinos Nelore, encontrou correlações entre valores genéticos de análise multicaracterística e de regressão aleatória variando de 0,80 a 0,89. Albuquerque & El Faro (2003), também trabalhando com pesos de Nelore, relataram correlações variando de 0,64 a 0,87.

Funções de Covariância (FC):

El Faro & Albuquerque (2003) comentam que um conceito que vem sendo abordado quando se trabalha com MRA diz respeito às funções de covariância (FC). As FC foram propostas por Kirkpatrick et al. (1990) para a análise de dados longitudinais, por exemplo, medidas de crescimento ou lactação e, segundo estes autores, são equivalentes às matrizes de covariâncias dos modelos multivariados de dimensão finita.

Analisando dados de peso-idade de bovinos Nelore, nascidos e criados no estado de Pernambuco, Santoro et al. (2004) utilizaram funções de covariância na descrição do crescimento dos bovinos, estudando diferentes modelos de regressão aleatória na descrição da variabilidade interindividual destes dados de crescimento.

Segundo El Faro & Albuquerque (2003), o grande interesse em relação às FC para a modelagem de dados longitudinais é que elas permitem descrever mudanças graduais das covariâncias com o passar do tempo, e prever variâncias e covariâncias para os pontos ao longo de uma trajetória, mesmo que haja pouca ou nenhuma informação entre os pontos. Os MRA/FC permitem a modelagem dos efeitos aleatórios, utilizando funções polinomiais lineares e, além disso, permitem considerar heterogeneidade de variâncias residuais em cada controle.

Heterogeneidade de variâncias:

A modelagem considerando as variâncias residuais heterogêneas para cada classe pode melhorar a partição da variação total, mas proporciona um aumento no número de parâmetros a serem estimados no processo de maximização da função de verossimilhança. O número elevado de parâmetros dos modelos, a estrutura de

covariâncias e o fato de as matrizes de incidência serem mais densas que para os modelos convencionais podem dificultar a convergência na estimação os componentes de variância, sendo entraves para a utilização desta metodologia para avaliações genéticas em conjuntos com grande volume de dados. Têm-se testado algumas alternativas para se obter MRA mais parcimoniosos, sem que haja perda na qualidade de ajustes dos efeitos aleatórios.

Estudos têm proposto a utilização de estruturas de variâncias residuais distintas, com número reduzido de classes de variâncias, por intermédio do agrupamento das classes que contenham variações semelhantes ou por meio de funções de variância (FV) residuais, utilizando polinômios ortogonais de Legendre ou ordinário (Olori et al., 1999; Meyer, 1999; Brotherstone et al., 2000; Albuquerque & Meyer, 2001).

Dias et al. (2004) compararam diferentes modelagens para a variância residual para dados de peso de animais da raça Tabapuã, buscando aliar adequação e parcimônia do modelo. Os autores concluíram por meio deste estudo que é necessário considerar a heterogeneidade de variâncias residuais para estudo das características de crescimento. Porém, neste caso, o mais adequado foi utilizar funções de variância quártica para modelar o resíduo.

Comparando modelos de regressão aleatória para estimação de parâmetros genéticos de características de crescimento de ovinos da raça Santa Inês, Sarmiento et al. (2004) também concluíram que a utilização de variâncias residuais heterogêneas é necessária para modelar as variâncias nos dados adequadamente.

Interação Genótipo-Ambiente:

Entretanto, a produção de carne assim como depende do potencial genético dos rebanhos, também depende do ambiente onde estes animais são criados, pois estes além de possuírem superioridade genética, necessitam ambiente propício para a demonstrarem.

Portanto, para incrementar a acurácia do processo seletivo, os critérios de seleção devem ser adequadamente ajustados para os efeitos de ambiente (Dal-Farra et al. 2002).

Segundo Cardoso (1999) os fatores ambientais são considerados nas análises através de comparações entre grupos e dentro de grupos, fatores de correção e ajustes para idades padrão. O conhecimento do efeito de cada fator ambiental sobre os caracteres avaliados, é necessário para o ajuste correto dos dados, diminuindo o viés nas informações, melhorando a acurácia e obtendo-se resultados mais precisos.

Os métodos de seleção e progresso genético dependem do conhecimento dos parâmetros genéticos (herdabilidades e correlações genéticas) das populações. Há uma marcada diferença nestes parâmetros entre populações criadas em ambientes diferentes (Koots et al., 1994). Estimativas confiáveis de parâmetros genéticos das populações locais são necessárias à adequada condução dos programas de melhoramento genético em cada região.

Segundo Cardellino & Rovira (1987) existe interação genótipo ambiente quando os efeitos de G e A não se combinam aditivamente. Um exemplo é quando a ordem de classificação dos indivíduos se modifica ao mudar o meio ambiente, conforme Tabela 1.

Tabela 1. Ilustração da interação genótipo-ambiente com base na classificação de genótipos.

Genótipos	Ambiente X	Ambiente Y
A	1º	2º
B	2º	1º

Fonte: Cardellino & Rovira, 1987

O fenótipo dos indivíduos é o resultado de seu genótipo, manifestado segundo o ambiente em que este indivíduo está exposto. Ambos, genótipo e ambiente, são importantes na expressão da maioria das características econômicas em bovinos de corte, e uma questão básica no melhoramento animal é se a seleção de indivíduos em determinado ambiente resulta em progresso genético em outro tipo de ambiente. Na Figura 1, esta situação é claramente identificada.

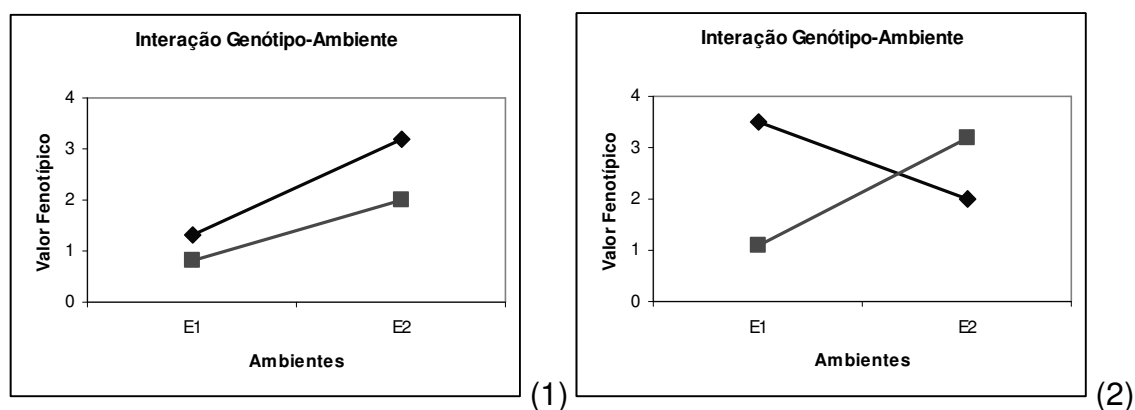


Figura 1. Interação genótipo-ambiente, (1) a ordem dos genótipos se mantém mas a magnitude da diferença não, (2) o ordenamento dos genótipos é diferente conforme o ambiente.

A presença de interação genótipo-ambiente (G*A) se caracteriza por uma resposta diferenciada dos genótipos às variações ambientais, o que pode ocasionar alteração no ordenamento de performance dos genótipos nos diferentes ambientes (Falconer & Mackay, 1996).

As progênies de um mesmo reprodutor podem não repetir o desempenho dos pais, caso sejam criadas em microrregiões ou fazendas diferentes, evidenciando

a necessidade de cuidados na compra de reprodutores e ou sêmen, em razão da existência da interação genótipo x ambiente (Nobre et al., 1987)

Espera-se que haja interação genótipo x ambiente quando as diferenças entre os genótipos e entre os ambientes sejam grandes. As situações possíveis de ocorrer estão resumidas na Tabela 2.

Tabela 2. Situações possíveis de interação genótipo-ambiente (G*A).

Situação	Diferença G	Diferença A	Comportamento
1. Raças em diferentes áreas	Grande	Grande	Se espera G*A
2. Animais em diferentes áreas	Pequena	Grande	G*A pode ser importante
3. Raças em um mesmo ambiente	Grande	Pequena	G*A provavelmente baixa
4. Animais em um mesmo ambiente	Pequena	Pequena	G*A baixa

Fonte: Dunlop (1962) citado por Cardellino & Rovira, 1987.

A primeira situação ocorre quando as diferenças nos níveis genéticos e ambientais são grandes. No caso de bovinos, o exemplo típico é a comparação da produtividade de diferentes raças em ambientes contrastantes, como a comparação entre raças européias e zebuínas em ambiente tropical e temperado. A existência deste tipo de interação implica em conhecer qual a combinação ótima entre genótipos e ambientes, visando maximizar a produção. Para o tipo de interação da segunda situação, pode-se exemplificar o caso dos plantéis de seleção localizados nas melhores regiões, utilizando-se práticas de manejo bem acima da média. Os reprodutores produzidos nestes plantéis são então distribuídos para serem usados nos mais variados ambientes. O conhecimento da importância dessa interação permite, em alguns casos, definir as condições de ambiente em que os animais deverão ser selecionados. A terceira situação pode ocorrer quando, por exemplo,

diversas raças são criadas numa determinada área. Neste caso, a comparação da performance dos animais seria importante e as interações possivelmente estariam presentes, mas de baixa magnitude, desde que os resultados fossem restritos àquela situação de ambiente. E a quarta e última situação pode ocorrer, por exemplo, quando um grupo de indivíduos é transferido de condições favoráveis, alterando-se o comportamento relativo dos indivíduos, para uma dada característica (Vencovsky & Packer, 1976).

Segundo Cardoso et al. (2005a), do ponto de vista da seleção e interação G*A isto implica que os animais identificados como melhoradores em um determinado ambiente não serão necessariamente os de melhor desempenho, se transferidos para um ambiente diferenciado ou se sua progênie for criada em condições diferentes do ambiente no qual esses animais foram selecionados.

Essa interação pode também provocar alterações nas variâncias genéticas, fenotípicas e ambientais e, por conseguinte, resultar em mudanças nas estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos, implicando na possibilidade de mudanças nos critérios de seleção, dependendo do ambiente (Alencar et al., 2005).

Por ser um país de grande extensão territorial e conseqüentemente possuir regiões com marcadas diferenças climáticas, o Brasil apresenta um panorama bastante diverso quanto ao ambiente de criação bovina. Isto faz com que a expressão genética dos indivíduos seja alterada conforme o ambiente a qual o animal está exposto. Além disso, segundo Toral et al. (2004) o Brasil não apresenta um sistema padrão de exploração de gado bovino em todo seu território e a diversidade de sistemas de exploração está, em grande parte, ligada a diferenças de fatores climáticos, econômicos e históricos e à disponibilidade de recursos naturais que influenciam a produção animal.

Igualmente, Rorato et al. (2000), comentam que o Brasil, por ser um país continental, apresenta grande variação climática, com baixas temperaturas no inverno e verão quente; um regime de chuvas bem distribuído durante o ano todo, no sul; inverno seco com temperatura amena e verão quente e chuvoso, nas regiões centrais; clima tropical úmido, na região norte e semi-árido na região nordeste.

Metodologias empregadas para analisar Interação Genótipo-ambiente:

*** Correlações Genéticas:**

Conforme Cardoso et al. (2005a) a interação G*A tem sido tradicionalmente descrita nos modelos de avaliação genética através da definição da expressão fenotípica em diferentes ambientes como caracteres distintos e estimando-se a correlação genética entre esses caracteres (Costa et al., 2000; De Mattos et al., 2000). Neste caso, se as correlações genéticas forem de baixa magnitude, há interação G*A. Ou seja, a característica é controlada por genes parcialmente diferentes em ambientes distintos (Falconer & Mackay, 1996). Neste tipo de procedimento o ambiente deve ser dividido em um número limitado de sub-classes, por exemplo, nível produtivo, rebanhos ou países.

*** Normas de Reação:**

Por outro lado, através do uso de funções de covariância (Kirkpatrick et al., 1990; Gomulkiewicz & Kirkpatrick, 1992), o modelo acima pode ser generalizado para um número infinito de ambientes (ou caracteres), possibilitando-se estudar a norma de reação dos animais para variações gradativas no ambiente de produção, pela regressão do desempenho dos genótipos no valor médio de performance

observado em cada ambiente (De Jong, 1995; Falconer & Mackay, 1996). Embora esse método inclua informação de uma variável dependente no modelo explanatório, tem a vantagem de discriminar objetivamente os ambientes como mais ou menos favoráveis e foi usado com sucesso para identificar interação G*A em bovinos de leite (Kolmodin et al., 2002). Esses autores usaram um procedimento em dois estágios, primeiro estimando o efeito ambiental médio de rebanho ignorando-se o efeito genético e, em seqüência, estimaram os efeitos genéticos e de interação G*A com base nas estimativas ambientais obtidas previamente.

Caracterização do Problema:

- Metodologias adotadas pelos programas de avaliação genética para dados longitudinais não consideram a heterogeneidade de variâncias e os efeitos da interação G*A;
- A presença de interação genótipo-ambiente (G*A) se caracteriza por uma resposta diferenciada dos genótipos às variações ambientais, o que pode ocasionar alteração no ordenamento de performance dos genótipos nos diferentes ambientes;
- Animais identificados com melhoradores em um determinado ambiente não serão necessariamente os de melhor desempenho, se transferidos para um ambiente diferenciado ou se sua progênie for criada em condições diferentes do ambiente no qual esses animais foram selecionados.

Tendo em vista que a heterogeneidade da variância residual pode resultar em classificação menos precisa dos animais, prejudicando a escolha de futuros reprodutores e, conseqüentemente o progresso genético e a rentabilidade dos rebanhos em questão, deve-se obter a avaliação genética dos animais por metodologias que considerem tal heterogeneidade, como os MRA (NORMAS DE

REAÇÃO), de forma a lograr-se maior precisão e confiabilidade das estimativas, bem como a possibilidade de se obter parâmetros genéticos para qualquer idade do animal ao longo da curva de crescimento.

Considerando que o ambiente de criação nos principais países fornecedores de indivíduos de mérito genético de bovinos é bastante diferente das condições de pastejo extensivo predominantes do sul do Brasil e que há evidências de interação G*A entre países e entre regiões do mesmo país, é de essencial importância investigar a presença de interação G*A no desempenho de bovinos criados no Brasil e no Estado do Rio Grande do Sul.

Objetivos:

Os objetivos do presente estudo foram:

- Verificar a presença da interação genótipo-ambiente do desempenho pós-desmama de bovinos Devon no Rio Grande do Sul por meio de regressão aleatória (Normas de Reação);
- Avaliar qual o modelo de análise ajustou melhor o conjunto de dados: modelo animal, modelo hierárquico normas de reação ou modelo hierárquico normas de reação heterocedástico;
- Avaliar o comportamento de reprodutores da raça Devon que tenham apresentado progênes em diversos grupos de contemporâneos pelas suas trajetórias frente a diversos ambientes.

2. METODOLOGIA GERAL

O trabalho foi desenvolvido utilizando-se dados de campo coletados rotineiramente pelo Programa de Melhoramento de Bovinos de Corte – PROMEBO da Associação Nacional de Criadores “Herd Book Collares” - ANC, nos rebanhos da raça Devon que participam do programa entre os anos de 1980 e 2005. Foram utilizados 25.500 registros de animais, destes, restaram 14.973 animais conectados para as análises.

Foi avaliada a característica de ganho pós-desmama padronizado para 345 dias (GPD345).

As etapas adotadas para a análise dos dados foram os seguintes:

- **Etapa 1:**

1. Rotina em linguagem SAS (SAS, 2000) em ASCII utilizada para ler os dados originais.
2. Foram formados os grupos contemporâneos para serem usados como descritores do ambiente no qual os animais foram criados. Esses grupos foram formados para agrupar os animais que tiveram um ambiente comum ou equivalente para expressar seu potencial produtivo (rebanho-ano-estação-código de manejo-data da pesagem e sexo).
3. Foi verificado e formado, quando necessário, identificações únicas para os animais, incluindo número original, rebanho e ano na identificação. É necessário que os animais tenham a mesma identificação quando aparecem como produtos e

depois como pais de outros animais, para combinar as informações de desempenho individual e da progênie no modelo animal.

4. Foram formadas outras variáveis utilizadas na análise, a partir dos dados originais: idade da vaca ao quadrado (IDV^2), idade à desmama (IDD), idade ao sobreano ao quadrado (IDS^2) a partir das datas de nascimento, desmama e sobreano..

5. Foram feitas estatísticas descritivas: Freqüência para dados discretos (variáveis classificatórias) e médias, mínimos, máximos, desvios padrão, para variáveis contínuas (variáveis resposta e covariáveis).

6. Foi feita a consistência: eliminar registros fora dos padrões de peso e idade; foram eliminados registros extremos dentro do grupo de contemporâneos (3,5 desvios padrões abaixo ou acima da média do grupos de contemporâneos) e eliminados os grupos contemporâneos com poucos registros (5 ou menos).

- **Etapa 2:**

1. Foi verificada a conectabilidade de GC baseado no número total de laços genéticos (mínimo 10), baseado em um modelo animal, usando o programa **AMC** (Roso e Schenkel, 2006). O programa junto com as instruções foi obtido diretamente dos autores. O programa permite varias opções para testar conectabilidade, onde se pode escolher o modelo (touro e vaca, animal, etc.), o número mínimo de laços genéticos e observações para considerar o grupo contemporâneo conectado. O programa localiza o grupo com maior numero de conexões genéticas e depois todos os demais grupos a ele conectados (arquipélago 1). Depois procura o grupo com maior número de conexões entre os não conectados ao arquipélago 1 e os demais conectados a ele para formar o arquipélago 2 e assim por diante até que

permanecem somente grupos desconectados. A rotina prepara o arquivo de entrada para o programa AMC, de acordo com o formato necessário.

2. Foi feita leitura do arquivo de saída do programa AMC para identificar os animais conectados, pertencentes ao arquipélago 1. Para os propósitos desta análise, foi usando um modelo animal (todos o laços genéticos através da matriz de parentesco foram considerados para conectabilidade) e um mínimo de 10 laços foram necessários para considerar o grupo conectado e somente os grupos de arquipélago 1 foram mantidos para a análise.

- **Etapa 3:**

1. Foi gerado o arquivo de pedigree. Os produtos, touros e vacas foram recodificados de 1 a número de animais, sem a preocupação de que pais tenha números menores que os filhos, o que pois isto não é necessário para o modelo animal no Intergen. Pais desconhecidos, bem como reprodutores múltiplos foram codificados com 0. Um código de acordo com o número de pais desconhecidos foi gerado, 1 para nenhum (pai e mãe conhecidos), 2 para 1 pai (ou mãe) desconhecido e 3 para os dois pais desconhecidos (animais base). O pedigree é aumentado através de inclusão dos pais dos touros que aparecem no sumário de touros da ANC, para aumentar os laços genéticos.

2. Foi gerado o arquivo de dados para o modelo animal. Renumerou-se o único efeito classificatório, de grupo de contemporâneo (1 a n). As variáveis gravadas no arquivo foram escolhidas de acordo com o modelo a ser adotado, incluindo o animal, efeitos fixos e aleatórios e variáveis respostas. Opcionalmente, uma coluna somente com 1's foi usada para ajustar uma constante no modelo.

3. Foram feitas estatísticas descritivas do arquivo de dados, calculadas para verificar se os dados foram gerados corretamente e para serem usadas na descrição dos dados.

4. Por fim PROC MIXED dos SAS (SAS INSTITUTE INC., 2000) foi rodado para verificar a significância e pertinência do modelo proposto, antes de rodar o programa Intergen.

Posteriormente foi rodado o programa **Intergen** com um modelo animal, para obter as estimativas dos efeitos médios de ambiente (no exemplo, grupos de contemporâneos) e também para servir de base de comparação para a análise de normas de reação.

- **Etapa 4 - Programa Intergen:**

O programa computacional Intergen foi desenvolvido pela Embrapa Pecuária Sul (Cardoso, 2007) em linguagem Fortran 90, utilizando-se bibliotecas para geração de números aleatórios e para operações com matrizes esparsas, e programas de implementação da metodologia dos modelos mistos e do amostrador de Gibbs, disponíveis através do Dr. Ignacy Misztal (<http://nce.ads.uga.edu/~ignacy/>). O programa executa modelos hierárquicos de Bayes, que contemplem a diversidade de situações comuns em dados de desempenho de animais pecuários, incluindo: incerteza de paternidade, estrutura populacional com múltiplas composições raciais, interação genótipo-ambiente, heterogeneidade de variância residual e robustez a dados extremos.

O programa Intergen é controlado por um arquivo de parâmetros ("parameterfile"), contendo informações sobre os arquivos de dados e de pedigree,

efeitos classificatórios e covariáveis, fixos e aleatórios, além de especificações a priori sobre os componentes de variâncias dos efeitos aleatórios, inclusive residuais.

- **Análise de Convergência:**

O programa Intergen utiliza o amostrar de Gibbs e Algoritmo de Metropolis-Hastings para obter amostras dos parâmetros definidos no modelo. A análise de convergência é um processo fundamental na Inferência Bayesiana baseada em Métodos Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC). Por ser um processo interativo de amostragem, as amostras seqüenciais da cadeia são correlacionadas e algum tempo é necessário para que a cadeia esqueça os valores iniciais e atinja a distribuição equilíbrio, da qual as amostras serão usadas para inferência. A velocidade que se da a convergência depende da complexidade do modelo, da correlação a posteriori dos parâmetros e da autocorrelação entre amostras sucessivas.

Apesar da sua importância, não existe consenso nem método automático para avaliação da convergência de cadeias MCMC, essencialmente por que a densidade a posteriori da distribuição alvo é, em geral, desconhecida. Existem, entretanto, diversos métodos que podem ser usados como indicativos de provável convergência (Cowles & Carlin, 1996; Brooks and Roberts, 1998) e o uso concomitante de vários desses procedimentos é recomendável. Na prática, para as análises típicas em genética e melhoramento animal tem-se adotado o seguinte procedimento, utilizado neste estudo (baseado em Geyer, 1992):

- A. Rodar uma cadeia “longa” dependendo da complexidade do modelo, de 100.000 ciclos após um período de descarte/aquecimento (burn in) de 10% da cadeia e salvando a cada 10 amostras (“thinning”).
- B. Fazer gráficos de traço dos valores das amostras para todos os componentes de variância versus o ciclo, incluindo a média da segunda metade da cadeia e média corrente como referência no gráfico. Neste gráfico avaliar que a cadeia tenha cruzado a linha da média pelo menos duas vezes no período de descarte e que após esse período as amostras variem sobre essa linha da média, sem tendência.
- C. Calcular e observar as correlações de pearson entres as amostras dos diferentes componentes de variância e autocorrelação de diferentes atrasos (1, 10 e 100) entre amostras de um mesmo componente de variância.

Os seguintes critérios são indícios de problemas de convergência:

- Correlações extremas (>0.9 ou <-0.9) entre diferentes parâmetros;
- Autocorrelações próximas a 1 em atrasos 1 e que não decresçam significativamente (para próximo a zero) quando o atraso é maior (p.ex. 100);
- Gráficos de traço que apresentam um movimento muito lento (“slow mixing”) da cadeia ao redor da média (gráficos em ondas indicam movimento lento enquanto ziguezagues indicam boa mistura da cadeia) ou apresentem tendência (não circulem ao redor da média) para algum parâmetro;

➤ **Critérios de escolha de modelo**

Um ponto fundamental nas análises é a escolha do modelo a ser utilizado, especialmente quando é preciso decidir entre duas ou mais alternativas. Na inferência Bayesiana a escolha do modelo é, em geral, baseada na distribuição marginal dos registros, buscando o modelo que melhor prediz o que foi de fato

observado nos dados. Normalmente avalia-se a desempenho global do modelo no ajuste de todos os registros, entretanto em alguns casos pode ser interessante avaliar o modelo com respeito a um subconjunto de observações, de interesse diferenciado.

Três critérios foram utilizados a partir dos arquivos de saída do Programa Intergen:

1. Critério de Informação da Deviance (DIC):

O *DIC* (Spiegelhalter et al, 2002) é um meio de comparação de modelos que segue a proposição de Dempster (1974), o qual sugere que comparações entre modelos sejam baseadas de distribuição a posteriori da deviance de cada modelo. O *DIC* é composto por uma medida de ajuste global – a média a posteriori da deviance - e uma penalização por complexidade do modelo (número efetivo de parâmetros, p_D) – a diferença entre a média a posteriori da deviance e a deviance baseada na média a posteriori dos parâmetros do modelo.

A deviance do modelo i pode ser definida como:

$$D(\boldsymbol{\theta})_i = -2\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, M_i).$$

Um estimador de Monte Carlo é obtido por:

$$\bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m -2\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$$

A complexidade do modelo i como número efetivo de parâmetros é dada por:

$$p_{Di} = \bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i - D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i$$

onde $D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i = -2\log p(\mathbf{y} | \bar{\boldsymbol{\theta}}, M_i)$ e $\bar{\boldsymbol{\theta}}$ é a media a posteriori dos parâmetros.

Finalmente o *DIC* é calculado por:

$$\bar{D}IC_i = \bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i + p_{D_i}$$

Obtemos $\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) = \sum_{k=1}^n \log p(y_k | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ como acima para BF , e ao final de m avalia-se $\bar{\boldsymbol{\theta}} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \boldsymbol{\theta}^{(j)}$ para obter,

$$D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i = \sum_{k=1}^n -2 \log p(y_k | \bar{\boldsymbol{\theta}}, M_i), \text{ dado que:}$$

$$\bar{D}IC_i = 2\bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i - D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i$$

Menores valores de DIC indicam melhor ajuste do modelo, indicam modelo mais próximo do modelo perfeito, pois a deviance é uma penalização pela complexidade do modelo.

2. Deviance baseada nos Fatores de Bayes (BF)

O fator de Bayes é uma medida global de ajuste dada pela razão entre as distribuições marginais dos dados $p(\mathbf{y} | M_i)$ sob dois modelos diferentes ($M_i, i=1,2$), dado que

$$BF = \frac{p(\mathbf{y} | M_1)}{p(\mathbf{y} | M_2)}$$

Pode ser demonstrado que $p(\mathbf{y} | M_i) = E^{-1} [p^{-1}(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, M_i)]$ e um estimador de Monte Carlo foi proposto por Newton & Raftery (1994):

$$\hat{p}(\mathbf{y} | M_i) = \frac{1}{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m p^{-1}(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)}$$

onde m é o número do ciclos de Gibbs e $\boldsymbol{\theta}^{(j)}$ é a amostra da distribuição a posteriori dos parâmetros no ciclo j .

Para evitar erros de precisão ao calcular BF a estratégia adotada foi a seguinte:

$$f_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \exp(-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) - c) \exp c,$$

onde c é o maior valor de $-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ e tomando-se o logaritmo

$$\log f_i = \log \left[\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \exp(-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) - c) \right] + c$$

finalmente ,

$$\overline{BF} = \exp(-\log f_1 + \log f_2)$$

A cada ciclo de salvou-se o $\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) = \sum_{k=1}^n \log p(y_k | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ e no final dos m ciclos o BF pode ser obtido como descrito acima, sendo que valores maiores que um suportam M_1 , enquanto valores menores que um suportam M_2 . Não há necessidade de os modelos serem aninhados como no teste da razão da verossimilhança, mas é preciso que todas as especificações de priores sejam próprias para que as comparações sejam válidas.

A deviance baseada no estimador do BF para o modelo i é igual a $-2\log f_i$, sendo que menores valores dessa deviance indicam melhor ajuste.

3. Deviance baseada na Ordenada Preditiva Condicional - Conditional Predictive Ordinate (CPO)

Os CPO 's são densidades de validação cruzada $p(y_k | \mathbf{y}_{(k)})$, as quais sugerem quais valores de y_k são prováveis quando o modelo é ajustado a todas as observações exceto y_k (um conjunto representado por $\mathbf{y}_{(k)}$). O CPO proporciona uma medida de ajuste para cada observação individualmente e comparações entre modelos são feitas por razões de CPO :

$$C_k = \frac{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_1)}{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_2)}$$

Adicionalmente, uma medida global de ajuste é dada pelo pseudo-fator de

Bayes
$$PBF = \prod_{k=1}^n C_k = \prod_{k=1}^n \frac{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_1)}{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_2)}$$

Desde que y_k sejam condicionalmente independentes dado θ , o *CPO* pode ser estimado por Monte Carlo da seguinte forma:

$$\hat{CPO}_k = p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_i) = \frac{1}{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m p^{-1}(y_k | \theta^{(j)}, M_i)}$$

O programa Intergen avalia a cada ciclo $p(y_k | \theta^{(j)}, M_i)$, mantendo uma soma corrente desses valores para no final calcular a média harmônica acima.

Finalmente o estimador da deviance do modelo i baseada em *CPO* é obtido por $-2 \sum_{k=1}^n \log \hat{p}(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_i)$, para o qual menores valores indicam melhor ajuste.

Artigo 1

Caracterização da Interação Genótipo-ambiente e Comparação entre Modelos para Ajuste do Ganho Pós-demama de Bovinos Devon via Normas de Reação

Enviado para Revista Brasileira de Zootecnia

1 **3. Caracterização da Interação Genótipo-ambiente e Comparação entre Modelos**
2 **para Ajuste do Ganho Pós-demama de Bovinos Devon via Normas de Reação¹**

3
4 **Marcela Bicca Bragança Corrêa², Nelson José Laurino Dionello³, Fernando Flores**
5 **Cardoso⁴, Leonardo Talavera Campos⁵**

6
7 **RESUMO** – O objetivo deste estudo foi verificar a presença de interação
8 genótipo-ambiente e comparar modelos para o ajuste do desempenho da raça Devon no
9 Estado do Rio Grande do Sul, via normas de reação obtidas por regressão aleatória.
10 Foram utilizados dados do PROMEBO – Programa de melhoramento de Bovinos de
11 Carne da Associação Nacional de Criadores – “Herd Book Collares” dos rebanhos
12 Devon que participaram do programa entre 1980 e 2005. Um total de 25.500 bezerros
13 foram avaliados, dos quais 14.973 tinham registros válidos e conectados de ganho pós
14 desmama padronizado para 345 dias (GPD345), que foi a característica avaliada. Para
15 análise dos dados foi utilizado o programa Intergeren em diversas etapas. Primeiro foi
16 rodado um modelo animal convencional (MA), para servir de base de comparação e
17 obter estimativas do gradiente ambiental, baseado nos desvios dos grupos de
18 contemporâneos (GC), que foram então usadas para rodar o modelo hierárquico de
19 normas de reação (MHNR). Neste último foram incluídos efeitos fixos de idade da vaca
20 e idade do bezerro ao sobreano com coeficientes lineares e quadráticos, efeito aleatório
21 de GC e genéticos (nível e inclinação da norma de reação), inicialmente com variâncias
22 residuais homogêneas e após considerando heterogeneidade de variâncias residuais no
23 gradiente ambiental (MHNHR). Para o MHNR as estimativas da variância residual,
24 genética aditiva do nível e da inclinação da norma de reação e sua correlação genética
25 foram respectivamente $272,02 \pm 8,51$; $340,38 \pm 17,11$; $0,119 \pm 0,006$ e $0,83 \pm 0,01$. Para
26 o MHNHR foram respectivamente $401,96 \pm 11,91$; $177,86 \pm 16,60$; $0,076 \pm 0,006$ e
27 $0,72 \pm 0,02$. A herdabilidade bem como a variância genética foi crescente no gradiente

¹ Parte da Tese apresentada pelo primeiro autor à FAEM/UFPEL, para obtenção do título de Doutor em Ciências. Financiada pela CAPES.

² Aluna de Doutorado do Departamento de Zootecnia/FAEM/UFPEL. E-mail: marcela-correa@seapa.rs.gov.br

³ Professor Orientador do Departamento de Zootecnia/FAEM/UFPEL. E-mail: dionello@ufpel.tche.br

⁴ Pesquisador da Embrapa Pecuária Sul, Coordenador da Rede de Estudos Projeto Intergeren

⁵ Associação Nacional de Criadores – “Herd Book Collares”

1 ambiental, caracterizando que há interação genótipo-ambiente. Com base nos Critérios
2 de Informação Deviance, nos Fatores de Bayes e Pseudo Fatores de Bayes, o MHNR
3 proporcionou ajuste superior aos dados, sendo o modelo mais apropriado para
4 considerar a interação genótipo ambiente na avaliação genética e melhorar a precisão de
5 seleção dessa população da raça Devon.

6

7 Palavras-chave: bovinos de corte, ganho pós desmama, interação genótipo-ambiente;
8 heterogeneidade de variâncias, normas de reação.

9

10 **Characterization of Genotype by Environment Interaction on Post Weaning Gain**
11 **of Devon Cattle Via Reaction Norms Obtained by Random Regression**

12

13 **ABSTRACT** – The objective of this study was to verify the presence of genotype
14 by environment interaction and to compare different models to fit Devon cattle
15 performance in Rio Grande do Sul State, via reaction norms obtained by random
16 regression. Data from PROMEBIO – beef cattle improvement program of Associação
17 Nacional de Criadores - Herd Book Collares pertaining to Devon herds that participated
18 in the program from 1980 through 2005 were used. A total 25,500 calves were evaluated,
19 of which 14,973 had valid and connected records of post weaning gain 345 days
20 standardized, which was the evaluated trait. The Intergen program was used for data
21 analysis in several steps. First, a standard animal model (AM) was fit to serve as
22 comparison basis and to provide estimates of the environmental gradient, based on
23 contemporary group (CG) deviations, which were then used to run the reaction norms
24 hierarchical model (RNHM). In the latter fixed effects of age of dam and age of calf at
25 yearling with linear and quadratic coefficients, random CG effect and genetic effects
26 (level and slope of animal's reaction norms) were included, initially with homogeneous
27 residual variances and later considering heterogeneous residual variance on the
28 environmental gradient (RNHHM). For the RNHM estimates of residual variance,
29 reaction norm level and slope additive genetic variances and their genetic correlation
30 were, respectively, 272.02 ± 8.51 ; 340.38 ± 17.11 ; 0.119 ± 0.006 and 0.83 ± 0.01 , while
31 for the RNHHM were respectively 401.96 ± 11.91 ; 177.86 ± 16.60 ; 0.076 ± 0.006 and

1 0.72 ± 0.02. The heritability and the genetic variance increased on the environmental
2 gradient, characterizing that there is genotype by environment interaction. Based on the
3 Deviance Information Criterion, Bayes Factors and Pseudo Bayes Factors, the NRHM
4 provided superior fit to the data, being the most appropriate model to consider the
5 genotype by environmental interaction in the genetic evaluations and to improve
6 selection precision of this Devon breed population.

7

8 Key-words: beef cattle, heterogeneity of variance, interaction genotype by environment
9 post weaning gain, reaction norms.

10

11

Introdução

12

13 A produção de bovinos de corte está cada vez mais se organizando e se
14 especializando como forma de obter maior produtividade e eficiência econômica. A
15 seleção, como ferramenta de melhoramento genético, ocupa posição de destaque entre
16 os produtores e criadores.

17 Porém, as avaliações genéticas atualmente ainda não contemplam a verificação de
18 interação genótipo-ambiente (G*A) e utilizam metodologias em que se pressupõem
19 homogeneidade de variâncias. Entretanto, diversos trabalhos (Boldman & Freeman,
20 1990; Dong & Mao, 1990; Reverter et al., 1997; Torres, 1998) relatam a existência da
21 heterogeneidade de variâncias entre rebanhos ou, grupo de contemporâneos (Cavalheiro
22 et al., 2002). Esta, quando ignorada, pode ocasionar a redução da resposta à seleção
23 (Garrick & Van Vleck, 1987).

24 A G*A quando desconsiderada também pode acarretar prejuízos no ganho
25 genético por causar alterações nos parâmetros genéticos e variâncias e resultar em
26 equívocos na escolha dos reprodutores. Portanto, animais identificados como
27 melhoradores de um determinado rebanho poderão não serem os melhores se

1 transferidos para condições ambientais diferentes ou se sua progênie for criada em
2 condição ambiental diferente daquela onde foram selecionados.

3 Os modelos de regressão aleatória (MRA) têm sido propostos como alternativa na
4 avaliação genética de dados longitudinais por permitem ajustar uma trajetória aleatória
5 para cada indivíduo como desvios de uma trajetória média da população, permitindo
6 que cada animal tenha uma forma diferente da trajetória de seus desempenhos em
7 termos genéticos (Mercadante et al., 2002).

8 Por meio das funções de covariância é possível determinar a norma de reação dos
9 animais a variações gradativas no ambiente de produção e identificar os genótipos de
10 melhor desempenho em cada extrato ambiental, podendo ser generalizado para número
11 infinito de ambientes, além das vantagens de remover o limite de número de registros,
12 eliminar a necessidade de correção pela idade e permitir considerar a heterogeneidade
13 de variâncias (Meyer, 2003).

14 Considerando que o ambiente de criação nos principais países fornecedores de
15 indivíduos de mérito genético de bovinos é bastante diferente das condições de pastejo
16 extensivo predominantes do sul do Brasil, o objetivo do presente estudo foi avaliar a
17 presença da interação G*A no rebanho da raça Devon no Estado do Rio Grande do Sul,
18 através de regressão aleatória (normas de reação), bem como avaliar qual modelo
19 proposto melhor ajusta dos dados.

20

21

Material e Métodos

22

23 O estudo foi realizado utilizando dados de campo do PROMEBO – Programa de
24 Melhoramento de Bovinos de Carne, conduzido pela ANC – Associação Nacional de
25 Criadores “Herd Book Collares” de bovinos da raça Devon que participaram do

1 programa entre 1980 e 2005. Foram utilizados 25.500 registros, destes, restaram 14.973
2 animais conectados para as análises.

3 A característica avaliada foi o Ganho de Peso Pós-desmama padronizado para 345
4 dias (GPD345). Inicialmente foram realizadas análises de preparação, formatação e
5 descrição dos dados, usando rotinas por Cardoso (2007) em linguagem SAS (SAS
6 INSTITUTE INC., 2000), posteriormente foi testado a conectabilidade de grupo de
7 contemporâneos (GC) baseado no número total de laços genéticos (mínimo 10), usando
8 o programa AMC (Roso & Schenkel, 2006). Foi feita leitura da saída do programa
9 AMC e preparação do arquivo para rodar o modelo animal, usando novamente
10 linguagem SAS (Cardoso, 2007) para gerar um arquivo de pedigree e um arquivo de
11 dados para o modelo animal, incluindo somente GC conectados. Também foi testada a
12 significância e pertinência do modelo fixo proposto antes de rodar o programa Intergen.

13 Os GC foram formados para agrupar os animais que tiveram um ambiente comum
14 ou equivalente para expressar seu potencial produtivo (rebanho-ano-estação-código de
15 manejo-data da pesagem e sexo).

16 Seguindo, foi rodado o programa Intergen (Cardoso, 2007) com um modelo
17 animal (MA), para obter as estimativas dos efeitos médios de ambiente (grupos de
18 contemporâneos) e também para servir de base de comparação para a análise de normas
19 de reação.

20 O programa Intergen ajusta modelos hierárquicos de Bayes, ou seja, com
21 parâmetros definidos em níveis ou estágios estruturados, que contemplem a diversidade
22 de situações comuns em dados de desempenho de animais pecuários, sendo que, no caso
23 dos modelos de normas de reação, o valor genético do animal é obtido por uma função
24 do nível ambiental médio correspondente a solução do GC ao qual o registro pertence,
25 isto é, para cada nível ambiental há um valor genético específico de cada animal,

1 seguindo-se a seguinte estrutura geral abaixo descrita, que acrescenta os efeitos
2 aleatórios da Norma de Reação ao modelo animal anteriormente utilizado:

$$3 \quad y_{ij} = \mu + GC_j + \mathbf{x}'_i \boldsymbol{\beta} + a_i + b_i \hat{X}_{(GC)j} + e_{ij},$$

4 onde y_{ij} é um registro de produção do animal i pertencente ao GC_j ; μ representa a
5 média geral; $\boldsymbol{\beta}$ é o vetor de efeitos fixos (coeficientes para idade da vaca e do bezerro
6 lineares e quadráticos) e \mathbf{x}'_i o correspondente vetor de indicação; a_i e b_i são,
7 respectivamente, o intercepto e coeficiente de regressão linear aleatórios
8 correspondentes a norma de reação do animal i ao ambiente representado por $\hat{X}_{(GC)j}$,
9 que é dado pela solução do efeito de GC, previamente obtida por meio de um modelo
10 animal; e e_{ij} representa o erro aleatório.

11 Os efeitos de GC foram re-estimados considerando a presença de interação
12 genótipo-ambiente, adotando-se a seguinte pressuposição: $GC_j \sim N(0, \sigma_{cg}^2)$, para todo
13 j .

14 Os efeitos aleatórios correspondentes a q animais, $\mathbf{a} = \{a_i\}_{i=1,q}$ e $\mathbf{b} = \{b_i\}_{i=1,q}$, são
15 presumidos com distribuição normal de média nula e matriz de covariância dada por

$$16 \quad V \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{b} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{ab} \\ \sigma_{ab} & \sigma_b^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A},$$

17 onde σ_a^2 e σ_b^2 são variâncias genéticas aditivas, σ_{ab} é covariância genética entre
18 intercepto e inclinação da norma de reação, e \mathbf{A} representa a matriz do numerador de
19 parentesco.

20 Também foi rodado no programa Intergen (Cardoso, 2007), o mesmo modelo
21 hierárquico normas de reação, porém heterocedástico (MHNRH), para permitir, além de
22 variância genética heterocedástica no gradiente ambiental já contempladas no MHNR,

1 que a variância residual fosse viável em função do nível ambiental médio (solução de
2 GC).

3 A variância genética aditiva num ambiente $X = \sigma_A^2|X$ foi obtida pela equação:

4

$$5 \quad \sigma_A^2|X = \sigma_a^2 + X^2\sigma_b^2 + 2X\sigma_{a,b}.$$

6

7 Os efeitos residuais para o MHNR são presumidos com distribuição normal de
8 média nula e com covariâncias dadas por $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2$, onde σ_e^2 é a variância residual e \mathbf{I}
9 representa uma matriz de identidade. Já para o MHNRH, os efeitos residuais assumem
10 uma distribuição normal, ainda com média nula e independência entre resíduos de
11 animais diferentes, mas com variância residual heterogênea, dada por $\mathbf{R} = \text{diag}(\sigma_{e_j}^2)$,
12 uma matriz diagonal com variâncias específicas para cada nível ambiental, onde
13 $\sigma_{e_j}^2 = \sigma_e^2 \times \eta^{\hat{X}_{(GC)j}}$ e η é o parâmetro de heterogeneidade de variância no gradiente
14 ambiental, seguindo o modelo estrutural proposto por Cardoso et al. (2005b).

15 Portanto, a herdabilidade é estimada pelo quociente da variância genética pela
16 variância fenotípica (genética + ambiental), como segue:

$$17 \quad h_A^2|X = \frac{\sigma_A^2|X}{\sigma_A^2|X + \sigma_e^2|X},$$

18 onde $\sigma_e^2|X$ é a variância residual no ambiente X dada por $\sigma_e^2 \times \hat{\eta}^X$ no MHNRH e

19 simplesmente por σ_e^2 em MA e MHNR.

20 As estimativas dos parâmetros foram obtidas usando-se uma abordagem
21 bayesiana, por meio de métodos Monte Carlo via cadeias de Markov (Sorensen *et al.*,
22 2002) com 100.000 ciclos após período de descarte de 10.000 ciclos.

23 A análise de convergência foi realizada pelo seguinte procedimento:

- 1 A. Rodar uma cadeia “longa” 100.000 ciclos após um período de descarte/aquecimento
 2 (burn in) de 10% da cadeia e salvando a cada 10 amostras (“thinning”);
 3 B. Fazer gráficos de traço dos valores das amostras para todos os componentes de
 4 variância versus o ciclo, incluindo a média da segunda metade da cadeia e média
 5 corrente como referência no gráfico.
 6 C. Calcular e observar as correlações de pearson entres as amostras dos diferentes
 7 componentes de variância e autocorrelação de diferentes atrasos (1, 10 e 100) entre
 8 amostras de um mesmo componente de variância.

9 O ajuste dos diferentes modelos (**MA**, **MHNR** e **MHNRH**) foram avaliados
 10 através de três critérios bayesianos:

11

12 1. Critério de Informação da Deviance (DIC):

13 O *DIC* (Spiegelhalter et al, 2002) é um meio de comparação de modelos que
 14 segue a proposição de Dempster (1974), o qual sugere que comparações entre modelos
 15 sejam baseadas de distribuição a posteriori da deviance de cada modelo. O *DIC* é
 16 composto por uma medida de ajuste global – a média a posteriori da deviance - e uma
 17 penalização por complexidade do modelo (número efetivo de parâmetros, p_D) – a
 18 diferença entre a média a posteriori da deviance e a deviance baseada na média a
 19 posteriori dos parâmetros do modelo.

20 A deviance do modelo i pode ser definida como:

$$21 \quad D(\boldsymbol{\theta})_i = -2\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, M_i).$$

22 Um estimador de Monte Carlo é obtido por:

$$23 \quad \bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m -2\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$$

24 A complexidade do modelo i como número efetivo de parâmetros é dada
 25 por:

1
$$p_{Di} = \bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i - D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i$$

2 onde $D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i = -2 \log p(\mathbf{y} | \bar{\boldsymbol{\theta}}, M_i)$ e $\bar{\boldsymbol{\theta}}$ é a media a posteriori dos parâmetros.

3 Finalmente o *DIC* é calculado por:

4
$$\bar{DIC}_i = \bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i + p_{Di}$$

5 Obtemos $\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) = \sum_{k=1}^n \log p(y_k | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ e ao final de m avalia-

6 se $\bar{\boldsymbol{\theta}} = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \boldsymbol{\theta}^{(j)}$ para obter,

7
$$D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i = \sum_{k=1}^n -2 \log p(y_k | \bar{\boldsymbol{\theta}}, M_i),$$
 dado que:

8
$$\bar{DIC}_i = 2\bar{D}(\boldsymbol{\theta})_i - D(\bar{\boldsymbol{\theta}})_i$$

9 Menores valores de *DIC* indicam melhor ajuste do modelo, indicam modelo
10 mais próximo do modelo perfeito.

11

12 2. Deviance baseada nos Fatores de Bayes (BF)

13

14 O fator de Bayes é uma medida global de ajuste data pela razão entre as
15 distribuições marginais dos dados $p(\mathbf{y} | M_i)$ sob dois modelos diferentes ($M_i, i= 1,2$),
16 dado que

17
$$BF = \frac{p(\mathbf{y} | M_1)}{p(\mathbf{y} | M_2)}$$

18 Pode ser demonstrado que $p(\mathbf{y} | M_i) = E^{-1} [p^{-1}(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, M_i)]$ e um estimador
19 de Monte Carlo foi proposto por Newton & Raftery (1994):

20
$$\hat{p}(\mathbf{y} | M_i) = \frac{1}{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m p^{-1}(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)}$$

21 onde m é o número do ciclos de Gibbs e $\boldsymbol{\theta}^{(j)}$ é a amostra da distribuição a
22 posteriori dos parâmetros no ciclo j .

1 Para evitar erros de precisão ao calcular BF a estratégia adotada foi a
2 seguinte:

$$3 \quad f_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \exp(-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) - c) \exp c,$$

4 onde c é o maior valor de $-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ e tomando-se o logaritmo

$$5 \quad \log f_i = \log \left[\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \exp(-\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) - c) \right] + c$$

6 finalmente

$$7 \quad \boxed{BF} = \exp(-\log f_1 + \log f_2)$$

8

9 A cada ciclo de salvou-se o $\log p(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i) = \sum_{k=1}^n \log p(y_k | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$ e

10 no final dos m ciclos o BF pode ser obtido como descrito acima, sendo que valores
11 maiores que um suportam M_1 , enquanto valores menores que um suportam M_2 .

12 A deviance baseada no estimador do BF para o modelo i é igual a $-2\log f_i$,
13 sendo que menores valores dessa deviance indicam melhor ajuste.

14

15 3. Deviance baseada na Ordenada Preditiva Condicional - Conditional Predictive 16 Ordinate (CPO)

17 Os CPO 's são densidades de validação cruzada $p(y_k | \mathbf{y}_{(k)})$, as quais
18 sugerem quais valores de y_k são prováveis quando o modelo é ajustado a todas as
19 observações exceto y_k (um conjunto representado por $\mathbf{y}_{(k)}$). O CPO proporciona uma
20 medida de ajuste para cada observação individualmente e comparações entre modelos
21 são feitas por razões de CPO :

$$22 \quad C_k = \frac{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_1)}{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_2)}$$

1 Adicionalmente, um medida global de ajuste é dada pelo pseudo-fator de

2 Bayes
$$PBF = \prod_{k=1}^n C_k = \prod_{k=1}^n \frac{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_1)}{p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_2)}$$

3 Desde que y_k sejam condicionalmente independentes dado θ , o *CPO* pode
4 ser estimado por Monte Carlo da seguinte forma:

5
$$\hat{CPO}_k = p(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_i) = \frac{1}{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^m p^{-1}(y_k | \theta^{(j)}, M_i)}$$

6 O programa Intergen avalia a cada ciclo $p(y_k | \theta^{(j)}, M_i)$, mantendo uma
7 soma corrente desses valores para no final calcular a média harmônica acima.

8 Finalmente o estimador da deviance do modelo i baseada em *CPO* é obtido
9 por $-2 \sum_{k=1}^n \log \hat{p}(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_i)$, para o qual menores valores indicam melhor ajuste.

10

11 **Resultados e Discussão**

12

13 Pelas análises descritivas dos dados nas etapas de formatação e consistência dos
14 mesmos foram obtidos os resultados que estão apresentados na Tabela 1.

15

16

17

18

19

20

21

22

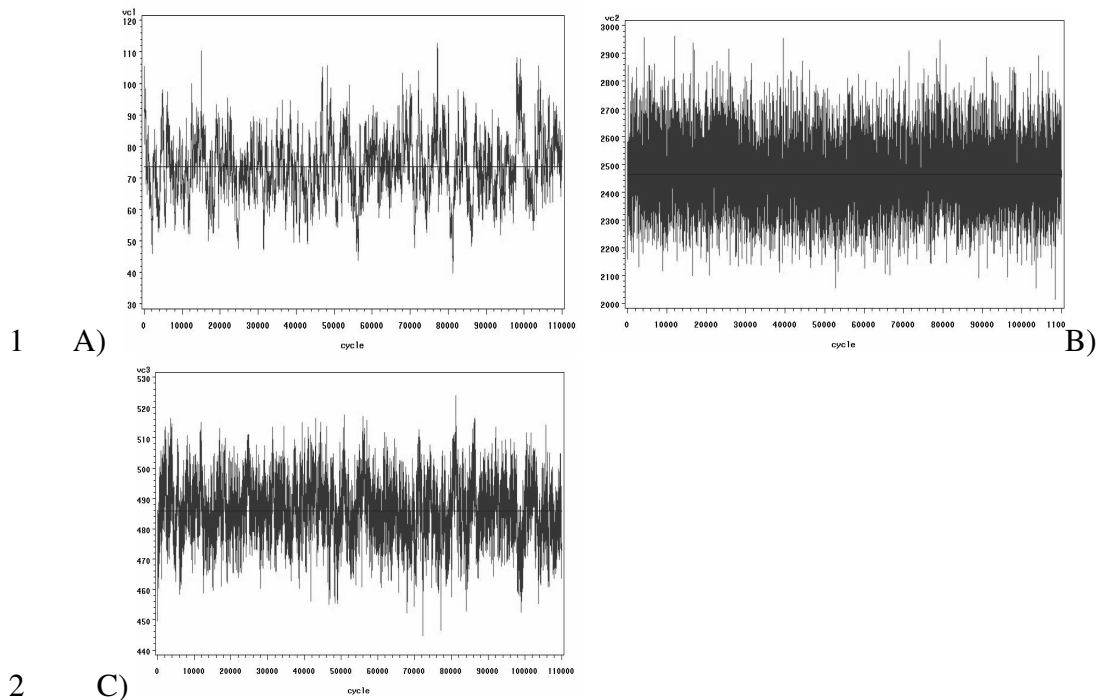
1 Tabela 1. Médias, desvios padrões (DP), e amplitudes observadas para peso à desmama
 2 (PD), peso ao sobreano (PS), ganho pós desmama (GPD), ganho diário pós desmama
 3 (GDPD) e ganho pos desmama padronizado para 345 dias (GPD345)
 4 *Table 1. Means, standard deviations (SD) and range observed for weaning weight (WW), yearling weight*
 5 *(YW), post weaning gain (PWG), post weaning daily gain (PWDG) and post weaning gain 345 adjusted*
 6 *(PWG345)*

Característica	Média (kg)	DP	Mínimo	Máximo
<i>Trait</i>	<i>Mean (kg)</i>	<i>SD</i>	<i>Minimum</i>	<i>Maximum</i>
PD ¹	162,70	37,10	80	336
WW				
PS ²	267,34	63,21	140	630
YW				
GPD ³	104,65	44,15	17	360
PWG				
GDPD ⁴	0,3312	0,15	0,100	1,398
PWDG				
GPD345 ⁵	114,26	50,29	34,83	482,26
PWG345				

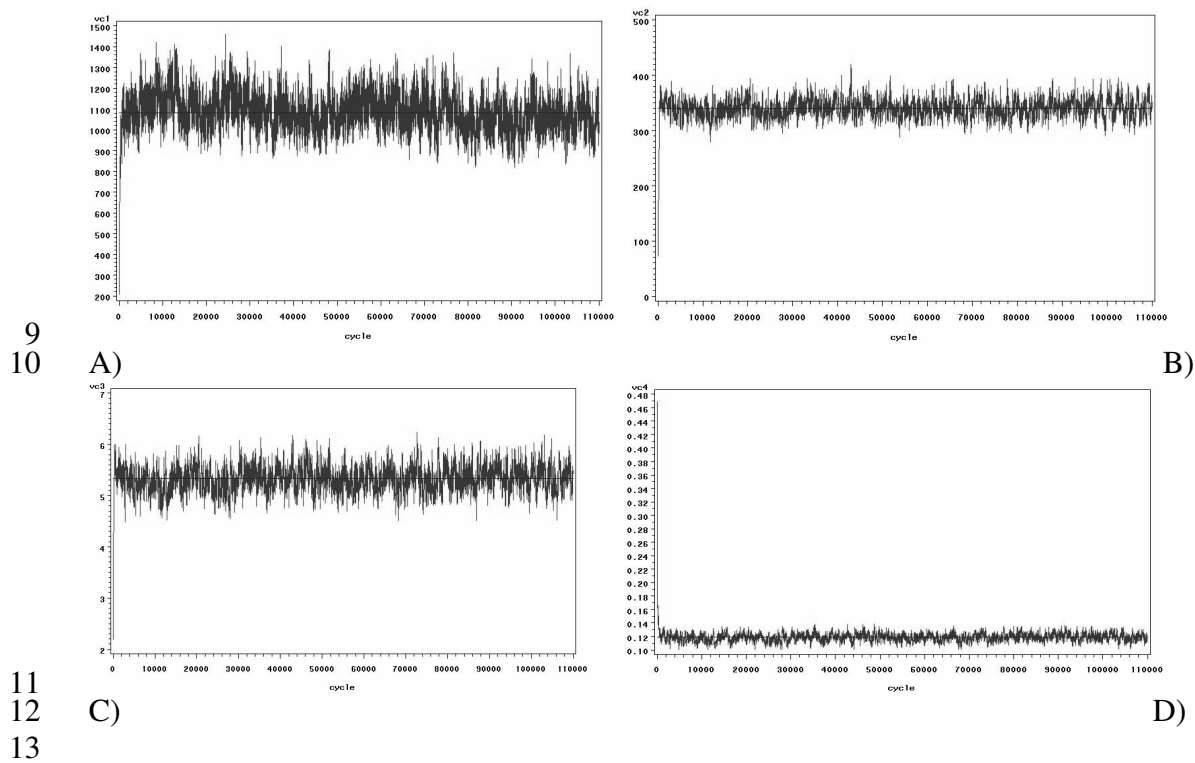
7 ¹Weaning Weight (kg)
 8 ²Yearling Weight (kg)
 9 ³Post weaning gain (kg)
 10 ⁴Post weaning daily gain (kg)
 11 ⁵Post weaning gain 345 adjusted (kg)
 12

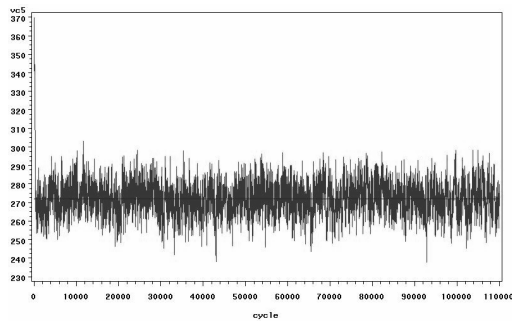
13 A conectabilidade dos grupos de contemporâneos foi obtida através do programa
 14 AMC (Roso & Schenkel, 2006), onde resultou no arquipélago 1 (grupo de
 15 contemporâneo com maior número de laços genéticos e todos GC a ele conectados)
 16 14.973 animais, em 852 GC, 41 animais em 6 grupos de contemporâneos no
 17 arquipélago 2 e 496 animais e 52 grupos de contemporâneos desconectados.

18 As análises de convergência estão apresentadas nas figuras 1, 2 e 3, onde são
 19 apresentados os gráficos traço de convergência para o modelo animal, para o modelo
 20 hierárquico normas de reação e para o modelo hierárquico normas de reação
 21 heterocedástico, respectivamente.



3 Figura 1. Gráficos traço da convergência dos efeitos de animal (A), de grupo de
 4 contemporâneos (B) e dos resíduos (C) no modelo animal.
 5 *Figure 1. Traceplots of Convergence at animal (A), contemporary groups (B) and residual (C) effect on*
 6 *animal model.*
 7
 8





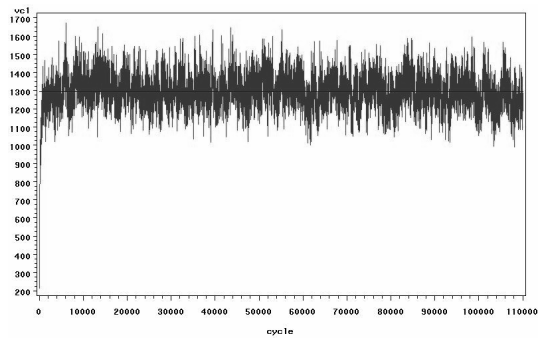
1

2 E)

3 Figura 2. Gráficos traço de convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório
 4 (A), nível da norma de reação (B), covariância entre o nível e a inclinação da norma de
 5 reação (C), inclinação da norma de reação (D), e do erro residual (E) no modelo
 6 hierárquico normas de reação.

7 *Figure 2. Traceplots of convergence at random contemporary group (A), covariance between level and
 8 slope of the reaction norm (B), level of the reaction norm (C), slope of the reaction norm (D), and
 9 residual error (E) on reaction norms hierarquical model.*

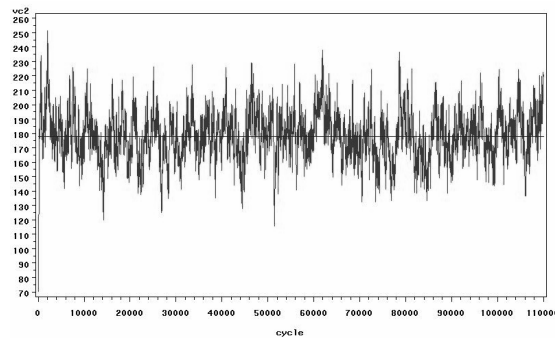
10



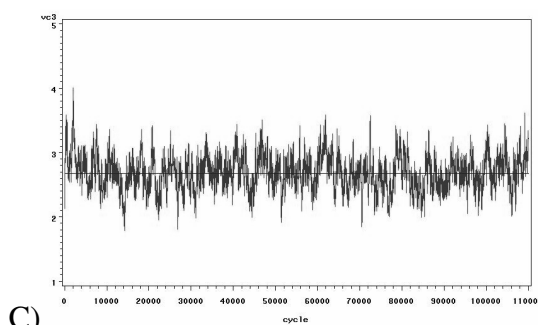
11

12 A)

13

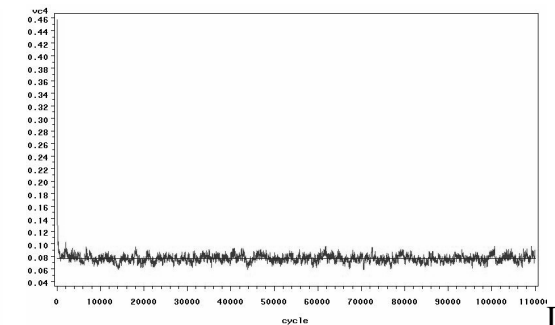


B)

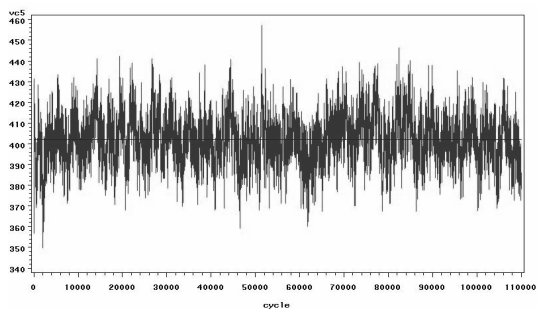


14 C)

15



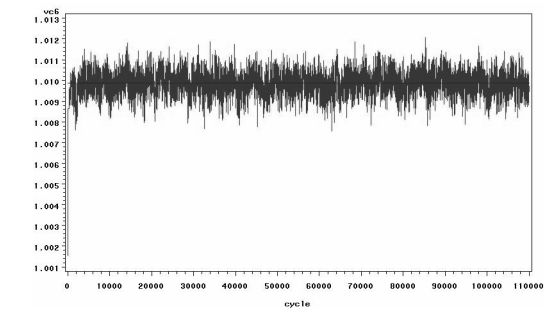
D)



16

17 E)

18 Figura 3. Gráficos traço de convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório
 19 (A), nível da norma de reação (B), covariância entre o nível e a inclinação da norma



F)

(C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) e do parâmetro de heterogeneidade de variância residual (F) no modelo hierárquico normas de reação heterocedástico.

Figure 3. Traceplots of convergence at random contemporary group (A), covariance between level and slope of the reaction norm (B), level of the reaction norm (C), slope of the reaction norm (D), residual error (E) and residual heterogeneity of variance parameter on reaction norms hierarquical heterocedastic model.

Pode-se observar pelos gráficos traço que todos os efeitos foram convergidos, demonstrando uma figura em ziguezagues em torno da média.

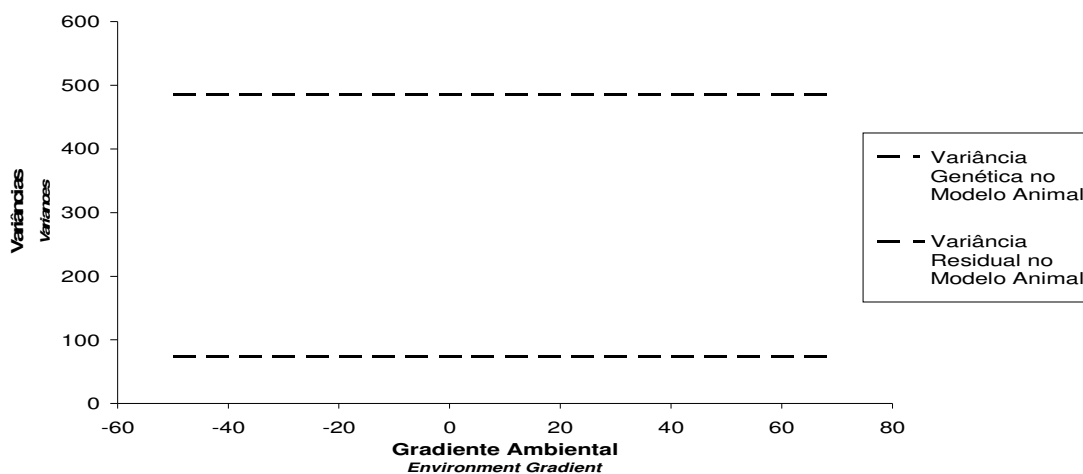
Pelos resultados obtidos nos critérios utilizados para comparação dos modelos, como a deviance baseada nos fatores de Bayes (FB), o critério de informação Deviance (DIC) e a deviance baseada na ordenada preditiva condicional (CPO), o MHNR foi o que melhor ajustou os dados, sendo o melhor modelo em todos estes critérios, conforme dados descritos na Tabela 2.

Tabela 2. Critério de Informação da deviance (DIC), deviance baseada na ordenada preditiva condicional (CPO) e deviance baseada nos fatores de Bayes (FB) para comparação entre os modelos propostos.

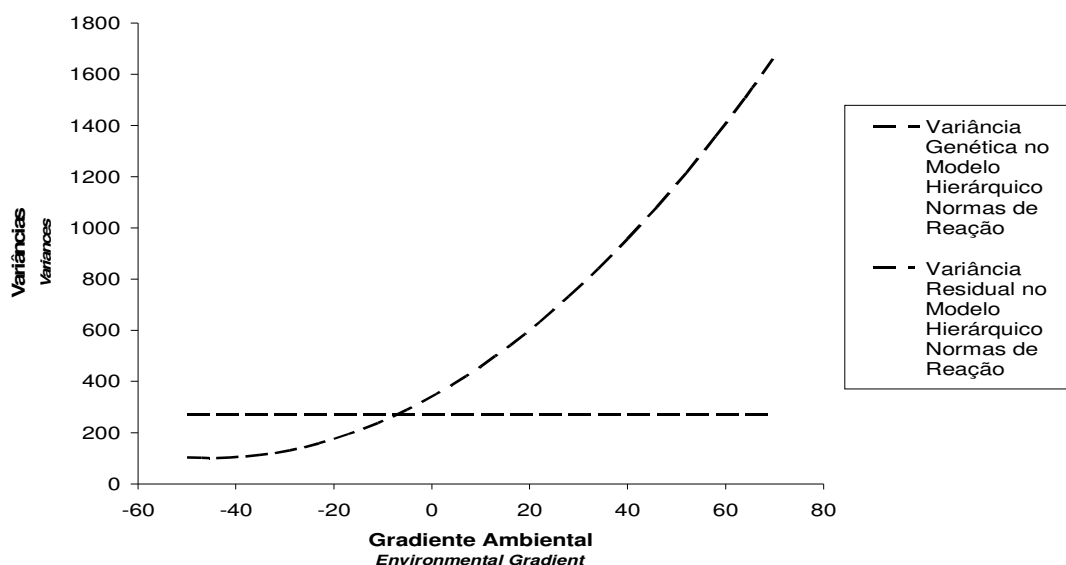
Table 2. Deviance criterion information (DIC), deviance based on conditional predictive ordinate (CPO) and deviance based on Bayes factor for comparators by models

Modelo <i>Model</i>	DIC <i>DIC</i>	CPO <i>CPO</i>	FB <i>Bayes Fator</i>
Modelo Animal <i>(Animal Model)</i>	137.490,9	137.842	136.013,4
Modelo Hierárquico Normas de Reação <i>(Reaction norms hierarquical model)</i>	133.120,8	135.879,6	127.861,1
Modelo Hierárquico Normas de Reação Heterocdástico <i>(Reaction norms heterogeneous hierarquical model)</i>	135.650,2	136.500	132.339,8

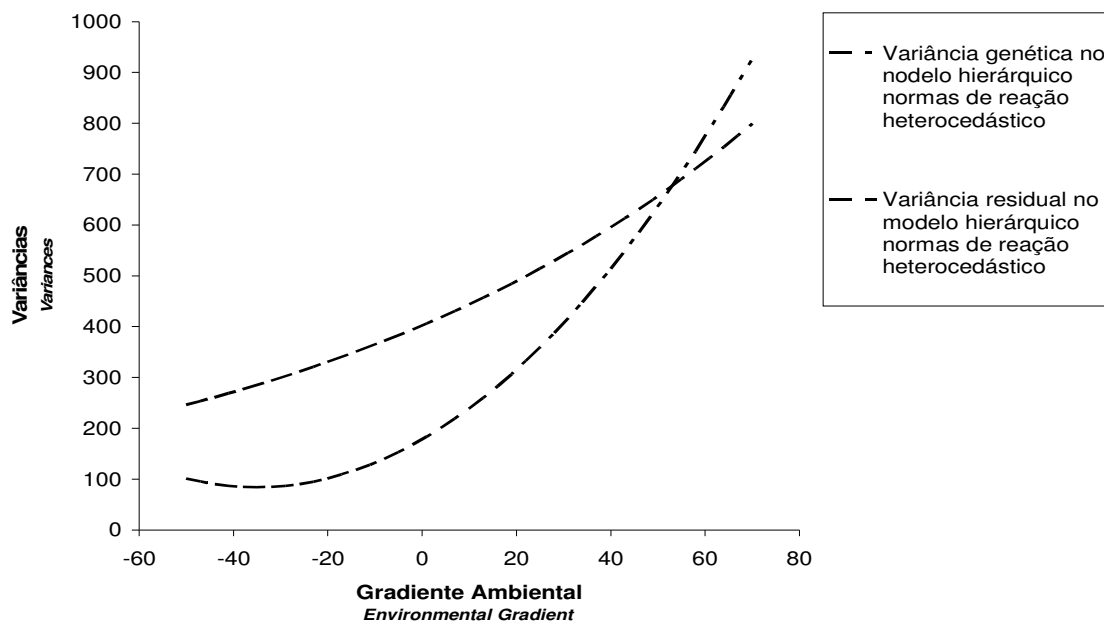
1 Pelo programa Intergen obteve-se resultados dos componentes de variância e
 2 parâmetros genéticos para os três modelos propostos, onde as variâncias genéticas
 3 aditivas para a característica avaliada GPD345 variaram conforme o gradiente
 4 ambiental, aumentando à medida que melhora o ambiente, demonstrando que há um
 5 efeito em escala de interação genótipo ambiente (Figura 4), tanto no modelo hierárquico
 6 normas de reação (MHNR) como para o modelo hierárquico normas de reação
 7 heterocedástico (MHNHRH).



A) Modelo Animal (*Animal Model*)



B) Modelo Hierárquico Normas de Reação (*Reaction Norms Hierarchical Model*)



1
2 C) Modelo Hierárquico Normas de Reação Heterocedástico (*Reaction Norms Heterogeneous*
3 *Hierarchical Model*)

4
5 Figura 4. Variâncias genéticas e residuais conforme o gradiente ambiental no
6 modelo animal (A), no modelo hierárquico normas de reação (B) e no modelo
7 hierárquico normas de reação heterocedástico (C).

8 *Figura 4. Genetic and residual variances with environmental gradient on animal model (A), on*
9 *reaction norms hierarchical model (B) and reaction norms heterogeneous hierarchical model (C).*

10 Pela variação obtida das variâncias genéticas aditivas dado ambiente X os
11 resultados demonstram concordar com Cardoso et al. (2005a), Kolmodin et al. (2002) e
12 Su et al. (2006) e Cardoso et al. (2007) onde as mesmas foram crescentes conforme o
13 gradiente ambiental se tornou favorável, acentuando as diferenças entre os indivíduos
14 mais responsivos.

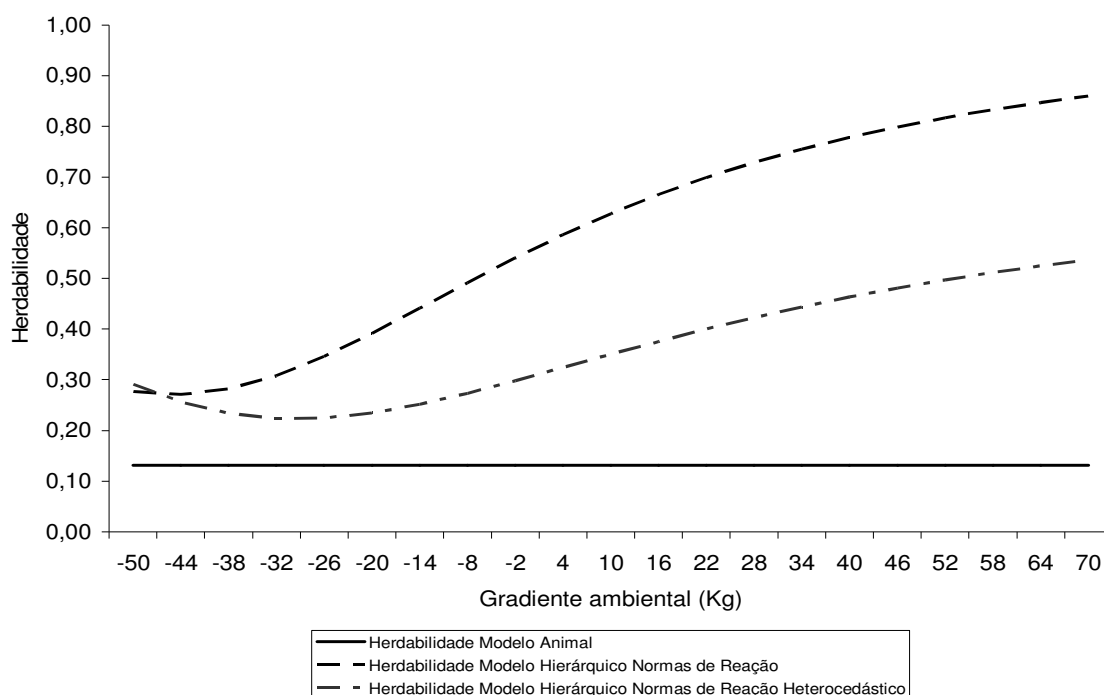
15 No MHNHRH a variância genética obtida para animal intercepto (nível da norma)
16 foi de $177,86 \pm 16,60$ e para animal inclinação (da norma) de $0,076 \pm 0,006$. A variância
17 residual heterogênea também cresceu com o gradiente ambiental, sendo obtida por
18 $\sigma_e^2 | X = 401,96 \times 1,00986^X$, onde $401,96 \pm 11,91$ é o valor de σ_e^2 e $1,00986 \pm 0,00057$ a
19 média *a posteriori* do parâmetro de heterogeneidade η . A correlação entre nível e
20 inclinação da norma neste modelo MHNHRH foi de $0,72 \pm 0,023$.

1 No MHNR as variâncias genéticas obtidas foram de $340,38 \pm 17,11$ e $0,119 \pm$
2 $0,006$, respectivamente para o nível e a inclinação da norma de reação, e a correlação
3 genética entre os mesmos foi de $0,83 \pm 0,01$, sendo superior à encontrada através do
4 MHNRH.

5 Da mesma forma que as variâncias, as herdabilidades variaram, obtendo-se para o
6 modelo animal (MA) a herdabilidade de $0,13 \pm 0,017$. Este valor está abaixo do
7 encontrado por Cardoso et. al, (2004a), Cardoso et al.(2005a) para o ganho pós
8 desmama de bovinos Aberdeen Angus, de $0,19 \pm 0,02$ e Cardoso et al. (2007) de $0,18 \pm$
9 $0,01$ no mesmo rebanho Aberdeen Angus.

10 Nos modelos MHNR e MHNRH as herdabilidades aumentaram conforme
11 melhora o gradiente ambiental, demonstrando que há uma modificação nos parâmetros
12 genéticos da população em função do ambiente à que estão expostos, caracterizando a
13 presença de interação genótipo-ambiente. Para tanto, considerou-se como nível
14 ambiental baixo o valor do primeiro quartil da distribuição das soluções de GC, ou seja,
15 25% dos GC com piores valores ambientais ($X=-36,5$ kg), como nível médio onde $X=0$
16 kg, ou seja, a média de efeito ambiental e como nível ambiental alto, 25% dos GC com
17 melhores valores ambientais (terceiro quartil) com $X=21,8$ kg. Tais herdabilidades estão
18 apresentadas na figura 5.

1



2

3

Figura 5. Herdabilidades da característica GDP345 nos modelos propostos pelo gradiente ambiental.

4

5

Figure 5. Heritability of PWG345 trait on proposed models by environmental gradient.

6

7

Para o modelo hierárquico normas de reação (MHNR) os valores das herdabilidades foram bastante superiores à herdabilidade no modelo animal (MA), sendo para o nível baixo de $0,29 \pm 0,020$; para o nível médio de $0,56 \pm 0,018$ e para o nível alto de $0,70 \pm 0,015$. Estas herdabilidades são superiores às encontradas por Cardoso et al (2007), de 0, 18, $0,29 \pm 0,02$ e 0,45 respectivamente para os níveis baixo, médio e alto, utilizando um modelo hierárquico normas de reação para avaliar o ganho pós desmama em bovinos Aberdeen Angus.

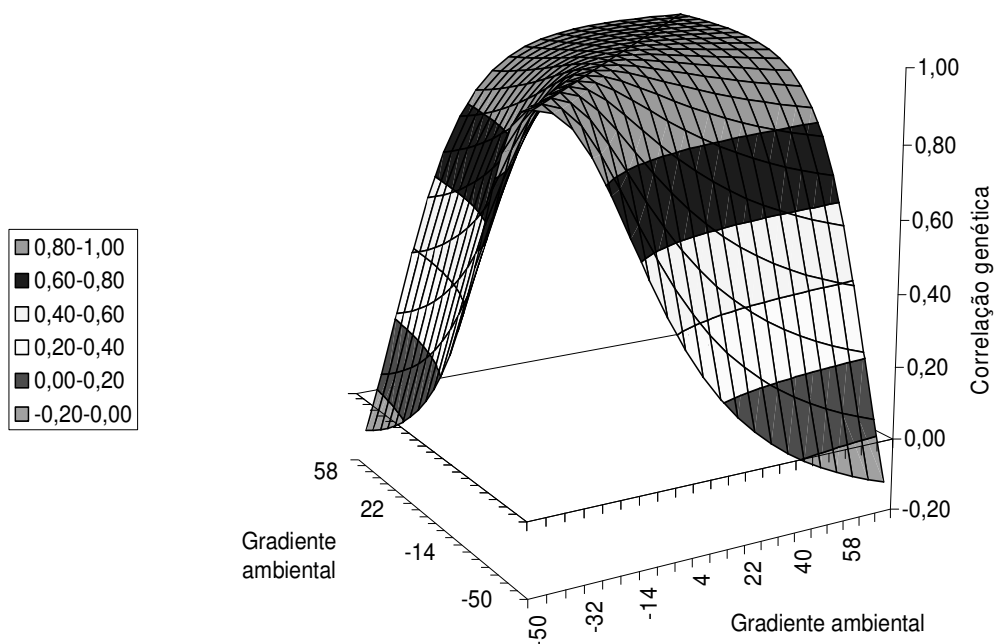
14

Para o modelo hierárquico normas de reação heterocedástico (MHNRH) os valores das herdabilidades foram intermediários, de $0,23 \pm 0,018$ no nível baixo; $0,31 \pm 0,025$ no nível médio e $0,40 \pm 0,028$ no nível alto, quando comparados ao obtido pelo MA e pelo MHNR.

17

1 Fica evidenciado na figura uma maior atribuição da variação fenotípica à fatores
 2 genéticos em relação aos fatores ambientais pelos modelos hierárquicos o que aponta
 3 uma melhor resposta à seleção em relação ao modelo animal,

4 A correlação genética entre os diferentes níveis do gradiente ambiental obtida no
 5 MHNR está apresentada na figura 6.



6
 7 Figura 6. Correlação genética no modelo hierárquico normas de reação (MHNR).
 8 *Figure 7. Genetic correlation on reaction norms hierarchical model (RNHM).*
 9

10 Pode-se observar pela figura 6 que a correlação genética nos valores médios e
 11 altos do gradiente ambiental é altamente positiva, estando acima de 0,80, entretanto esta
 12 correlação cai rapidamente a medida que o ambiente torna-se desfavorável, apresentado
 13 valores negativos entre os extremos do gradiente ambiental. Esses resultados indicam
 14 que a genética necessária para produção nos ambientes muito adversos é diferente
 15 daquela que produz melhor nos ambientes razoáveis e bons.

16 Nos modelos MHNR e MHNRH o comportamento foi o mesmo, variância
 17 genética aditiva crescente a medida que o gradiente ambiental se torna favorável. Isto

1 indica que os animais de maior valor genético médio para GPD345 foram os que mais
2 responderam a melhora de ambiente. Concordando com Cardoso et. al (2005a) para o
3 ganho pós desmama em bovinos Aberdeen Angus e Kolmodin et al. (2002), para
4 produção de proteína em bovinos de leite.

5 Os resultados também estão de acordo com os obtidos por Calus & Veerkamp
6 (2003) para características de produção de leite, produção de proteína e gordura no leite,
7 onde as herdabilidades foram crescentes conforme o gradiente ambiental, da mesma
8 forma demonstrando efeito em escala. As variâncias genéticas tiveram considerável
9 efeito em escala, deixando explícita grande diferença de sensibilidade ambiental entre
10 os indivíduos.

11 Pollott & Greeff (2004), avaliando características de produção (peso corporal,
12 peso de velo) e de resistência a parasitas (contagem de ovos nas fezes) em ovinos
13 Merino Australiano por modelo polinomial de regressão aleatória também
14 demonstraram efeito de interação G*A. As herdabilidades variaram conforme o
15 ambiente para as características de peso corporal e contagem de ovos nas fezes,
16 evidenciando claramente a interação G*A.

17 Os resultados para as soluções ambientais dos grupos de contemporâneos
18 variaram, no MA padrão de -73,57 à 243,05; no MHNR de -61,28 à 99,81; e no
19 MHNRH de -65,01 à 104,40. Isso demonstra que a maior variação foi observada no
20 MA, seguido do MHNRH e finalmente o MHNR. Sendo que nos dois últimos a
21 variação foi praticamente a mesma, corroborando que não há necessidade de utilização
22 do MHNRH uma vez que as soluções ambientais no MHNR, que melhor ajustou os
23 dados, foram de mesma magnitude.

24 As soluções para os valores genéticos variaram significativamente. Tanto no
25 MHNR quanto no MHNRH houve uma variação bastante superior dos valores genéticos

1 no nível alto do gradiente ambiental quando comparado com o nível baixo. No MHNR
2 no nível baixo variou de -18,69 à 37,59, uma diferença de 56,28 entre os extremos. No
3 nível alto, entretanto, variou de -69,86 à 94,04, diferença de 163, 90. Já no MHNRH a
4 variação no nível baixo ficou entre -14,56 e 24,84, diferença esta de 39,40, enquanto
5 que no nível alto a variação ficou entre -55,85 e 67,17, diferença de 123,02.

6 Os resultados deste estudo permitem concluir, de acordo com diversos autores
7 (Cardoso et al., (2005a); Kolmodin et al., (2002), Su et al., (2006), Calus & Veerkamp
8 (2003), Calus et al.(2004) e Pallott & Greeff (2004)), que, se o valor genético da
9 população de em questão está apresentando maior variação no gradiente ambiental alto
10 quando comparado ao nível baixo, que quando considerada a norma de reação, é
11 possível confirmar a presença da interação genótipo-ambiente na população em estudo,
12 demonstrando efeito em escala. Ou seja, a medida que o ambiente se torna favorável há
13 uma maior diferença entre os valores genéticos dos indivíduos, estes conseguem
14 expressar melhor seu potencial.

15

16

Conclusões

17

18 Foi possível verificar a existência de interação genótipo-ambiente na população de
19 bovinos Devon no Rio Grande do Sul. Na população avaliada o modelo que melhor
20 ajustou os dados foi o modelo de normas de reação com variância residual homogênea.

21

22

23

24

25

Literatura Citada

- 1
- 2
- 3 BOLDMAN, K. G.; FREEMAN, A. E. Adjustment for heterogeneity of variances by
4 herd production level in dairy cow and sire evaluation. **Journal of Dairy Science**,
5 v.73, p. 503 – 512, 1990.
- 6
- 7 CALUS, M.P.L.; BIJMA, P.; VEERKAMP, P.R.F. Effects of data structure on the
8 estimation of covariance functions to describe genotype by environment interactions
9 a reaction norm model. **Genetic Select Evolution**, 36 (2004), p. 489 – 507, 2004.
- 10
- 11 CALUS, M.P.L.; VEERKAMP, R.F. Estimation of environmental sensitivity of genetic
12 merit for milk production traits using a random regression model. **Journal of Dairy
13 Science**, v.86, p. 3756 – 3764, 2003.
- 14
- 15 CARDOSO, F. F.; CARDELLINO, R.A.; CAMPOS, L.T. Componentes de
16 (co)variância e parâmetros genéticos de caracteres pós-desmama em bovinos da
17 Raça Angus. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.33, n.2, p.313-319, 2004a.
- 18
- 19 CARDOSO, F.F.; CAMPOS, L.T.; CARDELLINO, R.A. Caracterização de interação
20 genótipo-ambiente no ganho pós-desmama de bovinos Angus via normas de reação
21 “1”. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA
22 42.º, 2005, Goiânia/GO. **Anais ...** Goiânia: CD-ROM – Melhoramento Animal,
23 2005a.
- 24
- 25 CARDOSO, F. F., G. J. M. ROSA E R. J. TEMPELMAN. Multiple-breed genetic
26 inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances.
27 **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, p.1766-1779. 2005b.
- 28
- 29 CARDOSO, F. F. **Manual de utilização do Programa INTERGEN – Versão 1.0 em
30 estudos de genética quantitativa animal**. Embrapa Pecuária Sul. Bage, p.45. 2007
- 31
- 32 CARDOSO, F.F.; OLIVEIRA, M.M.; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos
33 para estudo da interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao

- 1 ganho pós desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE
2 BRASILEIRA DE ZOOTECNIA 44.º, 2007, Jaboticabal/SP. **Anais ...** Jaboticabal:
3 Melhoramento Animal, f. 608, 2007.
- 4
- 5 CAVALHEIRO, R.; FRIES, L. A.; SCHENKEL, F. S.; et al. Efeitos da heterogeneidade
6 de variância residual entre grupo de contemporâneos na avaliação genética de
7 bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p. 1680 – 1688, 2002.
- 8
- 9 DEMPSTER, A. P.; 1974. The direct use of likelihood for significance
10 testing. In: Proceedings of Conference on Foundational Questions in
11 Statistical Inference, (ed. O. Barndorff-Nielsen, P. Blaesild, and G.
12 Schou), pp. 335-52. Department of Theoretical Statistics: University of
13 Aarhus, 1974.
- 14
- 15 DONG, M. C.; MAO, I. L. Heterogeneity of (co)variance and heritability in different
16 levels of intraherd milk production variance and of herd average. **Journal of Dairy**
17 **Science**, v.73, p. 843 – 851, 1990.
- 18
- 19 GARRICK, D. J.; Van VLECK, L. D. Aspects of selection for performance in several
20 environments with heterogeneous variances. **Journal of Animal Science**, v.65, p.
21 409 – 421, 1987.
- 22
- 23 KOLMODIN, R.; STRAMBERG, E.; MADSEN, P.; et al. Genotype by environment
24 interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculture**
25 **Scandinavia, Sect. A, Animal Science**, Oslo, Norway, v.52, p.11-24, 2002.
- 26
- 27 MERCADANTE, M. E. Z.; PACKER, I. U.; RAZOOK, A. G. et al. Dias ao parto de
28 fêmeas Nelore de um experimento de seleção para crescimento. II – Modelo de
29 regressão aleatória. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p. 1726 – 1733,
30 2002.
- 31

- 1 POLLOTT, G.E.; GREEFF, J.C. Genotype x environment interactions and genetic
2 parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. **Journal of**
3 **Animal Science**, v. 82, p. 2840 – 2851, 2004.
4
- 5 REVERTER, A.; TIER, B.; JOHNSTON, D. J. et al. Assessing the efficiency of
6 multiplicative mixed model equations to account for heterogeneous variance across
7 herds in carcass scan traits from beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.75, p.
8 1477 – 1485, 1997.
9
- 10 ROSO, V.M.; SHENKEL, F.S. AMC – A computer program to assess the degree of
11 connectedness among contemporary groups. In: 8th World Congress on Genetics
12 Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, MG, Brasil. August 13-18,
13 communication n° 27-26 p., 2006.
14
- 15 SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT. SAS Institute Inc. 2000.
16
- 17 SPIEGELHALTER, D. J.; BEST, N.G. et al. Bayesian measures of model
18 complexity and fit. **Journal Of The Royal Statistical Society Series**
19 **B-Statistical Methodology**, v.64, p.583-616. 2002.
20
- 21 SORENSEN, D. A.; GIANOLA, D. Likelihood, Bayesian and MCMC methods in
22 quantitative genetics (1 ed.). New York: Springer-Verlag New York, Inc., 2002.
23
- 24 SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S. et al. Bayesian analysis of the linear reaction norm
25 model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, v. 84, p. 1651 –
26 1657, 2006.
27
- 28 TORRES, R. A. 1998. **Efeito da heterogeneidade de variância na avaliação genética**
29 **de bovinos da raça Holandesa no Brasil**. Belo Horizonte: Universidade Federal de
30 Minas Gerais, 1998. 124p. Tese (Doutorado em Ciência Animal) – Universidade
31 Federal de Minas Gerais, 1998.
32
33

Artigo 2

**Comparação entre a Ordenação do Mérito Genético de Reprodutores
obtido pelo Modelo Animal e pelo Modelo Hierárquico Normas de Reação**

Enviado para Revista Brasileira de Zootecnia

1 processo seletivo deverá ser considerada a interação genótipo ambiente para maximizar
2 o ganho genético e conseqüentemente à produtividade dos rebanhos.

3

4 Palavras-chave: classificação de reprodutores; interação genótipo-ambiente; seleção,
5 normas de reação.

6

7 **4. Comparison between ranking of sires for the standard animal model and the** 8 **reaction norms hierarquical model**

9

10 **ABSTRACT** – The objective of this study was to evaluate differences on Devon
11 sires genetic merit rankings between the conventional animal model (AM) and the
12 reaction norms hierarquical model (RNHM) that considers the genotype by environment
13 interaction. Data analyzed were obtained from PROMEBO – beef cattle improvement
14 program of Associação Nacional de Criadores - Herd Book Collares and originated in
15 Devon herds that participated in the program from 1980 though 2005. From a total of
16 25,500 calves evaluated, of which 14,973 had valid and connected records of post
17 weaning gain 345 days standardized, which was the evaluated trait using Intergen
18 software, including 852 contemporary groups and 398 sires. After verifying based on
19 Bayes Factors (FB), Deviance Information Criteria (DIC) and Pseudo Bayes Factors
20 (PBF) that the NRHM provided superior fit to the data compared to a standard animal
21 model and to a reaction norms hierarquical heterogeneous model, sire performance on
22 different environments was evaluated by the reaction norms hierarquical model.
23 Spearman rank correlations between genetic values obtained by AM and RNHM at low,
24 medium and high environmental levels were used to assess selection decision based on
25 the different models. These correlations ranged from 0.12 and 0.99, therefore showing
26 substantial changes in ranking, particularly between those genetic values obtained by
27 the MHNR at low environmental level compared to same RNHM at medium and high
28 levels and to AM, when considering top 5% bulls. The results indicate that the selection
29 process must consider the genotype by environmental interaction to maximize genetic
30 gain and consequently herd production.

31

32 Key-words: genotype by environmental interactions, selection, raking of the sires,
33 reaction norms.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

Introdução

Com a incessante busca por produção com qualidade, as ferramentas de Melhoramento Genético Animal estão cada vez mais sendo utilizadas pelos produtores como forma de melhorar o ganho dos rebanhos. A seleção tem ganhado proporções bastante importantes neste contexto, sendo praticada pelos criadores com a finalidade de aumentar a frequência de alelos desejáveis na população.

A variação entre os indivíduos possibilita a seleção. Se não houvesse diferença, não haveria necessidade de eleger ou refugar animais no processo reprodutivo, já que todos teriam um desempenho semelhante (Cardellino & Rovira, 1987).

A partir da década de 60, com a inseminação artificial em grande escala, tornando acessível sêmen de reprodutores de diversas linhagens genética, cada vez mais a seleção foi sendo facilitada e o ganho genético favorecido.

Entretanto, a produção de carne também depende do ambiente onde os animais são criados. Segundo Cardellino & Rovira (1987) existe interação genótipo-ambiente quando os efeitos de genótipo (G) e ambiente (A) não se combinam aditivamente.

O fenótipo dos indivíduos é o resultado de seu genótipo, manifestado segundo o ambiente em que este indivíduo está exposto. Ambos, genótipo e ambiente, são importantes na expressão da maioria das características econômicas em bovinos de corte, e uma questão básica no melhoramento animal é se a seleção de indivíduos em determinado ambiente resulta em progresso genético em outro tipo de ambiente.

A presença de interação genótipo-ambiente ($G \times A$) se caracteriza por uma resposta diferenciada dos genótipos às variações ambientais, o que pode ocasionar alteração no

1 ordenamento de desempenho dos genótipos nos diferentes ambientes (Falconer &
2 Mackay, 1996).

3 As progênes de um mesmo reprodutor podem não repetir o desempenho dos pais,
4 caso sejam criadas ambiente diferente, evidenciando a necessidade de cuidados na
5 compra de reprodutores e ou sêmen, em razão da existência da interação genótipo-
6 ambiente (Nobre et al., 1987).

7 Considerando que o ambiente de criação nos principais países fornecedores de
8 indivíduos de mérito genético de bovinos é bastante diferente das condições de pastejo
9 extensivo predominantes do sul do Brasil, o objetivo do presente estudo foi comparar o
10 ordenamento dos reprodutores da raça Devon no Rio Grande do Sul pelo modelo animal
11 e o pelo modelo hierárquico normas de reação, considerando a interação genótipo-
12 ambiente.

13

14

Material e Métodos

15

16 O estudo foi realizado utilizando dados de campo do PROMEBO – Programa de
17 Melhoramento de Bovinos de Carne, conduzido pela ANC – Associação Nacional de
18 Criadores “Herd Book Collares” de bovinos da raça Devon que participaram do
19 programa entre 1980 e 2005. Foram utilizados 25.500 registros, destes 14.973 animais
20 conectados, em 852 grupos de contemporâneos e 398 touros. A característica avaliada
21 foi o Ganho de Peso Pós-desmama padronizado para 345 dias (GPD345).

22 Inicialmente foi realizado um estudo de comparação, pelo programa Intergen
23 (Cardoso, 2007) entre três modelos propostos para este mesmo conjunto de dados:

24

- Modelo animal;

25

- Modelo hierárquico normas de reação (MHNR);

1 - Modelo hierárquico normas de reação heterocedástico (MHNRH): mesmo
2 modelo considerado para MHNR, porém HETEROCEDÁSTICO.

3 O programa Intergen estimou os parâmetros usando abordagem bayesiana, por
4 meio de métodos Monte Carlo via cadeias de Markov (MCMC) de 100.000 ciclos após
5 um período de descarte de 10.000 ciclos e salvando a cada 10 amostras (“thinning”). Os
6 modelos propostos foram comparados por três critérios:

7 - Deviance baseada nos Fatores de Bayes (BF - Newton e Raftery 1994);,

8 - Critério de informação Deviance (DIC – Spiegelhalter et al., 2002); e a

9 - Deviance baseada no Pseudo Fatores de Bayes (PFB – Gelfand, 1996).

10 Os resultados obtidos por esses três critérios apontaram que o MHNR foi o
11 modelo que melhor ajustou este conjunto de dados.

12 Pelos valores genéticos dos reprodutores foi obtida a classificação dos 25
13 reprodutores (6% dos 398 reprodutores) com maior número de filhos, para o modelo
14 animal convencional e para os níveis baixo, médio e alto do MHNR, possibilitando a
15 comparação entre os mesmos. Também foram realizadas as correlações da ordem de
16 Spearman pelo programa SAS (SAS INSTITUTE, 2000) entre os valores genéticos
17 obtidos para todos os touros-pais e para os 5% e 10% melhores para GPD345 pelo
18 modelo animal convencional.

19

20 **Resultados e Discussão**

21

22 Os resultados obtidos comparando o modelo animal convencional e o modelo
23 hierárquico normas de reação são apresentados na Tabela 1.

24

25

1 Tabela 1. Comparação dos parâmetros genéticos pelo modelo animal (MA) e pelo
 2 modelo hierárquico normas de reação (MHNR)
 3 *Table 1. Comparison of genetic parameters between animal model (AM) and reaction norm hierarquical*
 4 *model (RNHM)*
 5

Parâmetro <i>Parameter</i>	MA (AM)	MHNR (RNHM)
Herdabilidade <i>Heritability</i>	0,13 ± 0,017	Baixo = 0,29 ± 0,020 Médio = 0,56 ± 0,019 Alto = 0,70 ± 0,015
Variância Genética <i>Genetic variance</i>	73,47 ± 9,89	Nível = 340,38 ± 17,11 Inclinação = 0,119 ± 0,006 Covariância = 5,33 ± 0,25
Variância Residual <i>Residual variance</i>	485,87 ± 9,91	272,03 ± 8,52
Variância GC* <i>CG variance</i>	2463,72 ± 124,57	1080,81 ± 86,77

6 * GC = grupos de contemporâneos

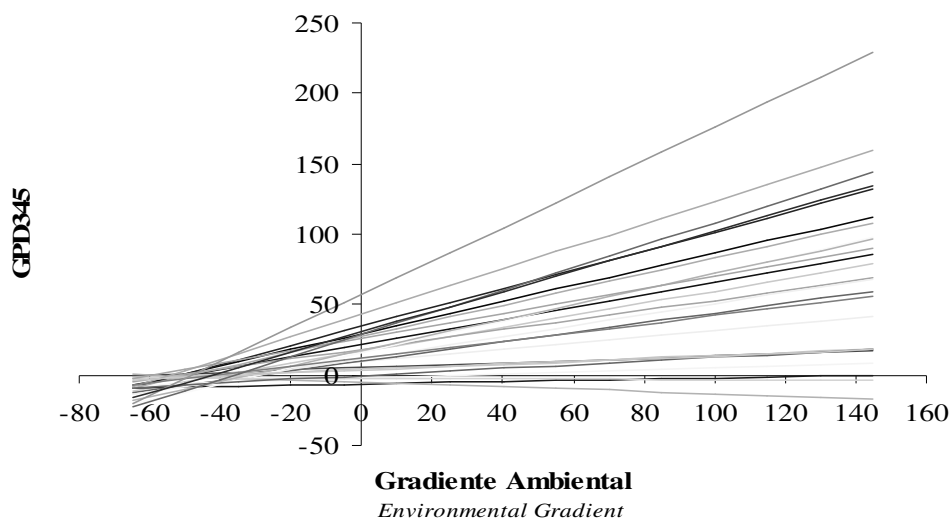
7 * CG = *contemporary group*

8

9 É possível observar que houve mudança nos parâmetros genéticos, a herdabilidade
 10 foi superior quando utilizado o MHNR, variando conforme o gradiente ambiental. A
 11 variação entre os GC resultou bem maior quando ignorada a interação G*A. As
 12 variâncias genéticas também foram crescentes com o gradiente ambiental.

13 Foi caracterizado tanto efeito em escala, quando as diferenças entre os animais
 14 aumentaram com a melhora no ambiente, quanto de interação genótipo-ambiente
 15 clássica, onde houve re-ordenamento do valor genéticos dos animais dos ambientes
 16 ruins para os médios e bons (Figura 1), que apresenta as normas de reação dos 25
 17 reprodutores com maior número de filhos. Fica também evidenciado que os animais
 18 com maior valor genético médio foram os que mais responderam a melhora ambiental,
 19 corroborando a existência de interação genótipo-ambiente, de acordo com Cardoso et
 20 al., (2005a) que obtiveram efeito semelhante para o ganho pós desmama de bovinos

1 Aberdeen Angus no Rio Grande do Sul e Kolmodin et al., (2002), que igualmente
 2 mostraram através normas de reação um efeito em escala para produção de proteína em
 3 bovinos nórdicos leiteiros.



4
 5 Figura 1. Norma de reação para o ganho de peso pós desmama padronizado para 345
 6 dias (GPD345) dos 25 reprodutores com maior número de filhos.
 7 *Figura 1. Reaction norms for post weaning gain 345 adjusted (GPD345) of 25 sires with more sons.*

8 Pode-se observar na Figura 1 que no gradiente ambiental desfavorável, isto é, nos
 9 valores ambientais negativos, ocorre a maioria dos cruzamentos entre retas, indicando
 10 que a inversão do ordenamento é mais freqüente nos ambientes restritivos ao
 11 desempenho dos indivíduos, confirmando o efeito clássico da interação genótipo-
 12 ambiente. Por isso, os programas de melhoramento que visam a avaliação genética dos
 13 indivíduos devem se adequar, considerando em suas avaliações a interação genótipo-
 14 ambiente.

15 A importação de material genético, como sêmen, óvulos ou embriões também
 16 devem ser revistos, quando as condições de seleção destes animais, nos países
 17 exportadores de material genético forem sabidamente muito “superiores” às condições
 18 extensivas do sul do Brasil. Do contrário, as progênes expostas à ambientes muito

1 ruins poderão frustrar as expectativas de produção e comprometer o ganho genético do
2 rebanho.

3 Já no ambiente favorável, gradiente alto pode-se observar que as diferenças
4 genéticas entre os indivíduos aumentaram. Os animais de maior valor genético médio
5 responderam com maior intensidade à melhora ambiental, mas não houve inversão de
6 ordenamento, deixando caracterizado um efeito em escala da interação genótipo-
7 ambiente.

8 Na Tabela 2, estão apresentadas as comparações do ordenamento dos 25
9 reprodutores com maior número de filhos, no MA e MHNR.

10 Tabela 2. Ordenamento dos 25 reprodutores com maior número de filhos no modelo
11 (MA) e no modelo hierárquico normas de reação (MHNR)

12 *Table 2. 25 sire's larger offspring ranking in the animal model (AM) and in the reaction norms*
13 *hierarquical model (RNHM)*

Filhos <i>Offspring</i>	Touro <i>Sire</i>	MHNR (<i>RNHM</i>)			
		MA (<i>AM</i>)	Baixo (<i>low</i>)	Médio (<i>médium</i>)	Alto (<i>high</i>)
567	18103	5	33	15	17
477	18133	244	153	191	195
334	18105	111	159	133	125
299	18104	147	184	65	57
254	18101	4	21	8	8
236	18091	373	384	346	334
222	18207	305	292	136	107
212	18185	15	68	40	36
204	14992	50	70	55	59
188	18095	354	349	301	282
171	18249	83	296	109	89
161	18068	306	336	72	50
161	18237	277	198	203	202
154	18113	328	270	336	342
126	18263	30	50	21	19
123	18390	364	274	300	302
121	14991	362	345	272	243
118	18231	3	5	4	4
114	18335	161	133	60	44
113	18058	162	219	213	213
109	18217	14	19	22	26
107	18278	196	168	102	96
103	18240	46	216	17	11
103	18365	1	6	1	1
98	18275	26	103	12	10

1 Conforme a classificação descrita na Tabela 2, pode-se observar que, em algumas
2 situações, no MHNR, onde a G*A é considerada, há uma diferença muito grande no
3 ordenamento, principalmente confrontando o nível baixo com o nível alto de produção.
4 Alguns reprodutores, como por exemplo, o 18275 e o 18240, ficaram em 10 e 11, no
5 nível alto, mas no nível baixo de produção apresentam-se como 216 e 103,
6 respectivamente. Isto demonstra que se estes animais fossem selecionados para produzir
7 em um ambiente desfavorável, em função da sua classificação pelo modelo
8 convencional, de 26 e 46, classificações estas que são medianas, sem avaliar seu
9 desempenho considerando a G*A, provavelmente as expectativas de produção seriam
10 frustradas, uma vez que estes indivíduos não teriam condições ambientais para
11 expressarem seu potencial genético. Conseqüentemente, o processo seletivo equivocado
12 comprometeria o resultado de um ano produtivo. Este rebanho diminuiria seu ganho
13 genético naquele ano, em função de um erro na escolha do reprodutor a ser utilizado.

14 Por outro lado alguns reprodutores como o 18231 e o 18365 são touros
15 extremamente robustos à variações ambientais, com desempenho superior em todos
16 ambientes, o que é interessante no processo seletivo.

17 Pelas correlações de Spearman realizadas entre as classificações dos reprodutores,
18 os resultados variaram de 0,12 a 0,98 (Tabela 3), quando somente 5% (acima da
19 diagonal) e de 0,74 a 0,99 quando 10% dos touros (abaixo da diagonal) foram
20 selecionados, respectivamente.

21

22

23

24

25

1 Tabela 3. Correlações de Spearman entre os valores genéticos de 5% (acima da
2 diagonal) e 10% (abaixo da diagonal) dos reprodutores, obtidos pelo modelo animal
3 (MA) e pelo modelo hierárquico normas de reação (MHNR) para os diferentes níveis
4 ambientais.

5 *Table 3. Spearman Correlation of sires between the genetic value of 5% (above diagonal) and 10%*
6 *(below diagonal) by animal model (AM) and by reaction norms hierarquical model (RNHM) to the*
7 *different level environment*

Modelo <i>Model</i>	MA <i>AM</i>	MHNR (médio) <i>RNHM (medium)</i>	MHNR (baixo) <i>RNHM (low)</i>	MHNR (alto) <i>RNHM (high)</i>
MA <i>AM</i>		0,69	0,28	0,68
MHNR (médio) <i>RNHM (medium)</i>	0,79		0,23	0,98
MHNR (baixo) <i>RNHM (low)</i>	0,85	0,81		0,12
MHNR (alto) <i>RNHM (high)</i>	0,74	0,99	0,75	

8

9 A magnitude das correlações confirma a presença da interação genótipo-ambiente.
10 Comparando as situações dispostas na tabela acima, observa-se uma diferença
11 acentuada quando considerados apenas os melhores 5% dos reprodutores comparando
12 com os 10% melhores. Sendo na primeira situação correlações bem menores do que na
13 segunda, apontando uma maior inversão de ordenamento.

14 Quando considerados apenas 5% melhores reprodutores, a maior diferença de
15 ordenamento obtida foi entre o nível baixo e alto do MHNR (0,12) seguida da
16 correlação entre intercepto MHNR e nível baixo MHNR (0,23) e da correlação entre
17 MA e nível baixo MHNR (0,28), apontando a importância da consideração da interação
18 G*A no ordenamento de performance dos reprodutores, pois a magnitude destas
19 correlações foi excessivamente baixa.

20 Porém quando considerados 10% melhores reprodutores, observa-se que as
21 correlações já foram superiores, variando de 0,74 a 0,99, onde a maior diferença obtida

1 foi entre o MA e o nível alto do MHNR (0,74) e entre os níveis alto e baixo do MHNR
2 (0,75), que seriam as situações mais contrastantes, indicando moderada alteração no
3 ranking.

4 Estes resultados apresentam correlações de Spearman inferiores ao encontrado por
5 Alencar et al. (2005) para o ganho da desmama ao ano de idade, que obtiveram pequena
6 alteração de ordenamento dos reprodutores da raça Canchim quando avaliaram a
7 interação genótipo-ambiente pela correlação genética da característica entre os dois
8 ambientes, porém apresentaram correlações de Spearman superiores às encontradas por
9 Toral et al. (2004) para as características de peso ao ano e peso ao sobreano de bovinos
10 Nelore, que encontraram uma grande alteração na classificação dos reprodutores. Lee &
11 Bertrand (2002) observaram para a característica de ganho pós desmama uma diferença
12 de ordenamento dos reprodutores de origem argentina comparado aos reprodutores de
13 origem americanos, canadenses e uruguaios, obtendo altas correlações genéticas entre
14 as características nos diferentes ambientes. Cardoso et al. (2005a) obtiveram correlações
15 de ordem de Kendall variando entre 0,74 e 0,91, quando utilizaram as normas de reação
16 para verificar a interação genótipo-ambiente. Sinalizando para um efeito moderado da
17 interação G*A no ordenamento do mérito genético dos animais, assim como Kolmodin
18 et al. (2002) que utilizaram a mesma metodologia e apresentaram alteração do
19 ordenamento de reprodutores leiteiros, onde os resultados demonstraram que para os
20 registros de baixa performance a classificação teria benefícios se realizada em ambiente
21 específico, onde haveria inversão de ordenamento de reprodutores, em concordância
22 com os resultados deste estudo. Porém Ribeiro et al. (2007) encontraram pequeno efeito
23 da interação genótipo-ambiente na ordenação de reprodutores Nelore para o peso ao
24 sobreano, onde obtiveram coeficientes de correlação de Pearson entre as DEPs variando
25 entre 0,95 a 0,99, indicando pequena alteração de classificação.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

Conclusões

Pelas normas de reação dos valores genéticos dos indivíduos, onde se pode observar efeito em escala da interação G*A e inversão de ordenamento nos níveis desfavoráveis, comprovados pela magnitude das correlações de Spearman entre as classificações, fica explícito uma alteração de ordenamento dos reprodutores da raça Devon de moderada a alta magnitude.

Literatura Citada

- 1
2
- 3 ALENCAR, M.M.; MASCIOLI, A.S.; FREITAS, A.R. Evidências de interação
4 genótipo x ambiente sobre características de crescimento em bovinos de corte.
5 **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.34, n.2, p.489-495, 2005.
6
- 7 CARDELLINO, R. A.; ROVIRA, J. **Mejoramiento Genetico Animal** Montevideo,
8 Editora Agropecuária Hemisfério Sur, 1987. 253p
9
- 10 CARDOSO, F.F.; CAMPOS, L.T.; CARDELLINO, R.A. Caracterização de interação
11 genótipo-ambiente no ganho pós-desmama de bovinos Angus via normas de reação
12 “1”. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA
13 42.º, 2005, Goiânia/GO. **Anais ...** Goiânia: CD-ROM – Melhoramento Animal,
14 2005.
15
- 16 CARDOSO, F. F. **Manual de utilização do Programa INTERGEN – Versão 1.0 em**
17 **estudos de genética quantitativa animal**. Embrapa Pecuária Sul. Bage, p.45. 2007
18
- 19 FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**.
20 Harlow: Longman group Ltd. 1996. 464p.
21
- 22 GELFAND, A. E. Model determination using sampling-based methods. In W. R. Gilks
23 and S. Richardson and D. J. Spiegelhalter (Eds.), **Markov Chain Monte Carlo in**
24 **practice**, 1st ed.: 145-161. London: Chapman & Hall, 1996.
25
- 26 KOLMODIN, R.; STRAMBERG, E.; MADSEN, P. et al. Genotype by environment
27 interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculture**
28 **Scandinavia, Sect. A, Animal Science**, Oslo, Norway, v.52, p.11-24. 2002.
29
- 30 LEE, D. H.; BERTRAND, J. K. Investigation of genotype x country interactions for
31 growth traits in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Savoy, USA, v.80, n.2,
32 p.330-337. 2002.
33

- 1 NOBRE, P.R.C.; EUCLIDES FILHO, K.; ROSA, A. N. Repetibilidade e herdabilidade
2 do peso ao nascer do gado Nelore por estação de nascimento. **Revista Brasileira de**
3 **Zootecnia**, Viçosa/MG, v.16, n.4, p.352-363, 1987.
4
- 5 RIBEIRO, S.; ELER, J.P.; BALIEIRO, J.C.C. et al. Influência da interação genótipo-
6 ambiente sobre a classificação de touros Nelore selecionados para característica de
7 peso ao sobreano. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE
8 ZOOTECNIA 44.º, 2007, Jaboticabal/SP. **Anais ... Jaboticabal: Melhoramento**
9 **Animal**, f. 529, 2007.
10
- 11 SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT. SAS Institute Inc. 2000.
12
- 13 SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P. et al. Bayesian measures of
14 model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society Series B –**
15 **Statistical Methodology**, v. 64, p. 583-616, 2002.
16
- 17 TORAL, F. L. B.; SILVA, L. O. C.; MARTINS, E. N. et al. Interação genótipo x
18 ambiente em características de crescimento de bovinos da raça Nelore no Mato
19 Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.33, n.6, p.1445-
20 1455, 2004.

5. CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste estudo permitem concluir que se o valor genético da população de bovinos de corte pesquisada está apresentando maior variação no gradiente ambiental alto quando comparado ao nível baixo, quando considerada a norma de reação, é possível confirmar a presença da interação genótipo-ambiente na população de bovinos da raça Devon no Rio Grande do Sul, demonstrando efeito em escala.

A medida que o ambiente se tornou favorável houve uma maior diferença entre os valores genéticos dos indivíduos, estes conseguiram expressar melhor seu potencial.

Quanto à comparação dos três modelos propostos, o modelo que melhor ajustou os dados foi o modelo hierárquico normas de reação, demonstrando a necessidade da consideração da interação $G \times A$.

Pelas normas de reação dos valores genéticos dos indivíduos, onde se pode observar efeito em escala da interação $G \times A$ e inversão de ordenamento nos níveis desfavoráveis, comprovados pela magnitude das correlações de Spearman entre as classificações, fica explícito uma alteração de ordenamento dos reprodutores da raça Devon de moderada a alta magnitude.

6. REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, L. G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v.79, p. 2776 – 2789, 2001.

ALENCAR, M.M.; MASCIOLI, A.S.; FREITAS, A.R. Evidências de interação genótipo x ambiente sobre características de crescimento em bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.34, n.2, p.489-495, 2005.

ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; Van VLECK, L.D. Covariance functions and random regression models for cow weight in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.82, p. 54 – 67, 2004.

BOLDMAN, K. G.; FREEMAN, A. E. Adjustment for heterogeneity of variances by herd production level in dairy cow and sire evaluation. **Journal of Dairy Science**, v.73, p. 503 – 512, 1990.

BROOKS, S. P.; ROBERTS, G.O. Convergence assessment techniques for Markov chain Monte Carlo. **Statistics And Computing**, v.8, n.4, Dec, p.319-335. 1998.

BROTHERSTONE, S.; WHITE, I. M. S.; MEYER, K. Genetic modeling of daily yield using orthogonal polynomials and parametric curves. **Journal of Animal Science**, v.70, p. 407 – 415, 2000.

CARDELLINO, R. A.; ROVIRA, J. **Mejoramiento Genético Animal** Montevideo, Editora Agropecuária Hemisfério Sur, 1987. 253p

CARDOSO, F. F. **Caracterização genética do desempenho do nascimento à desmama de bovinos Aberdeen Angus criados no Rio Grande do Sul.** Pelotas, 1999. 116p. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Área de Concentração: Melhoramento Animal, Mestrado em Ciências) Faculdade de Agronomia “Eliseu Maciel”, Universidade Federal de Pelotas.

CARDOSO, F.F.; CAMPOS, L.T.; CARDELLINO, R.A. Caracterização de interação genótipo-ambiente no ganho pós-desmama de bovinos Angus via normas de reação “1”. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA 42.º, 2005, Goiânia/GO. **Anais ...** Goiânia: CD-ROM – Melhoramento Animal, 2005a.

CARDOSO, F. F., G. J. M. ROSA E R. J. TEMPELMAN. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, p.1766-1779. 2005b.

CARDOSO, F. F. **Manual de utilização do Programa INTERGEN – Versão 1.0 em estudos de genética quantitativa animal.** Embrapa Pecuária Sul. Bage, p.45. 2007

CARDOSO, F.F.; OLIVEIRA, M.M.; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos para estudo da interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao ganho pós desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA 44.º, 2007, Jaboticabal/SP. **Anais ...** Jaboticabal: Melhoramento Animal, f. 608, 2007.

CAVALHEIRO, R.; FRIES, L. A.; SCHENKEL, F. S.; et al. Efeitos da heterogeneidade de variância residual entre grupo de contemporâneos na avaliação genética de bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p. 1680 – 1688, 2002.

COSTA, C. N.; BLAKE, R.W.; POLLAK E.J. et al. Genetic analysis of Holstein cattle populations in Brazil and the United States. **Journal of Dairy Science**, Savoy, USA, v.83, n.12, p.2936-2974, 2000.

COWLES, M. K.; CARLIN, B.P. Markov chain Monte Carlo convergence diagnostics: A comparative review. **Journal Of The American Statistical Association**, v.91, n.434, Jun, p.883-904. 1996.

DAL-FARRA, R. A.; ROSO, V. M.; SCHENKEL, F. S. Efeitos de ambiente e de heterose sobre o ganho de peso do nascimento ao desmame e sobre os escores visuais ao desmame de bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v. 31, n.3, p. 1350 – 1361, 2002 (suplemento).

DE JONG, G. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. **American Naturalist**, University of Chicago, USA, v. 145, n.4, p.493-512. 1995.

DE MATTOS, D.; BERTRAND, J. K.; MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. **Journal of Animal Science**, Savoy, USA, v. 78, n.8, Aug, p.2121-2126, 2000.

DEMPSTER, A. P. 1974. The direct use of likelihood for significance testing. In Proceedings of Conference on Foundational Questions in Statistical Inference, (ed. O. Barndorff-Nielsen, P. Blaesild, and G. Schou), pp. 335-52. Department of Theoretical Statistics: University of Aarhus, 1974.

DIAS, L.T.; ALBUQUERQUE, L.G.; TONHATI, H. Modelagem do resíduo para características de crescimento de animais da raça Tabapuã utilizando modelos de regressão aleatória. In: 41^o Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2004, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Anais eletrônicos – CD-ROM. Editora: Unipress Disc Records, 2004.

DONG, M. C.; MAO, I. L. 1990. Heterogeneity of (co)variance and heritability in different levels of intraherd milk production variance and of herd average. **Journal of Dairy Science**, v.73, p. 843 – 851.

EL FARO, L.; ALBUQUERQUE, L. G. 2003. Utilização de modelos de regressão aleatória para produção de leite no dia de controle, com diferentes estruturas de variâncias residuais. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.5, p. 1104-1113.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: Longman group Ltd. 1996. 464p.

GARRICK, D. J.; Van VLECK, L. D. 1987. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. **Journal of Animal Science**, v.65, p. 409 – 421.

GELMAN, A.; RUBIN, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. **Statistical Science**, 7(4), 457-72, 1992.

GEYER, C. J. Practical Markov Chain Monte Carlo. **Statistical Science**, 7(4): 473-511, 1992.

GRESSLER, S. L.; BERGMAN, J. A. G.; PEREIRA, A. S. et al. 2000. Estudo das associações entre perímetro escrotal e características reprodutivas de fêmeas Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, p. 427 – 437.

GOMULKIEWICZ, R.; KIRKPATRICK, M. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. **Evolution**, Society for the Study of Evolution, Tempe, AZ USA, v.46, n.2, p.390-411. 1992.

HASSEN, A.; WILSON, D.E.; ROUSE, G.H. Estimation of genetic parameters for ultrasound-predicted percentage of intramuscular fat in Angus cattle using random regression models. **Journal of Animal Science**, v.81, p. 35 – 45, 2003.

JOHNSON, V. E. Studying convergence of Markov chain Monte Carlo algorithms using coupled sample paths. **Journal Of The American Statistical Association**,

v.91, n. 433, Mar, p.154-166., 1996.

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

KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of the inheritance, Selection and Evolution of Growth Trajectories. **Genetics**, Genetic Society of America, Pittsburgh, USA, v.124, n.4, p.979-993. 1990.

KOLMODIN, R.; STRAMBERG, E.; MADSEN, P. et al. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculture Scandinavia, Sect. A, Animal Science**, Oslo, Norway, v.52, p.11-24. 2002.

KOOTS, K. R.; GIBSON, J.P.; WILTON, J. W. Analysis of published genetic parameters estimates for beef production traits. 1- Herdability. 1994. **Animal Breeding Abstract**, Cambridge, USA (CABI North America), v. 62, n.5, p. 309-338, 1994.

LEE, D. H.; BERTRAND, J. K. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Savoy, USA, v.80, n.2, p.330-337. 2002.

MERCADANTE, M. E. Z.; PACKER, I. U.; RAZOOK, A. G. et al. 2002. Dias ao parto de fêmeas Nelore de um experimento de seleção para crescimento. II – Modelo de regressão aleatória. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p. 1726 – 1733.

MEYER, K. 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.116, p. 181 – 205.

MEYER, K. 2000. Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. **Livestock Production Science**, v.65, p. 19 – 38.

MEYER, K. 2003. Scope for a random regression model in genetic evaluation of beef cattle for growth. **Livestock Production Science** v.86, p. 69 – 83.

MISZTAL, I. (<http://nce.ads.uga.edu/~ignacy/>)

NOBRE, P.R.C.; EUCLIDES FILHO, K.; ROSA, A. N. Repetibilidade e herdabilidade do peso ao nascer do gado Nelore por estação de nascimento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.16, n.4, p.352-363, 1987.

NOBRE, P.R. 2001. **Analyses of sequential weights of Nelore cattle using multiple trait and random regression models**. 2001. 137f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001.

NOBRE, P.R.C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S. et al. Analyses of growth curves of Nelore cattle by multiple trait and random regression models. **Journal of Animal Science**, v.81, p. 918 – 926, 2003a.

NOBRE, P.R.C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S. et al. Genetic evaluation of growth in Nelore cattle by multiple-trait and random regression models. **Journal of Animal Science**, v.81, p. 927 – 932, 2003b.

OLORI, V. E.; HILL, W. G.; BROTHERSTONE, S. 1999. **The structure of the residual error variance components for test day milk records by restricted maximum likelihood with a random regression models**. In: Computacional cattle breeding workshop, Finland. Proceedings ... Tuusula, Finland.

PEREIRA, E.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S. 2000. Correlação genética entre perímetro escrotal e algumas características reprodutivas na raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, p. 1676 – 1683.

QUEIROZ, S.A.; PELICIONI, L.C.; ALBUQUERQUE, L.G., Valores genéticos preditos para características de crescimento de bovinos Guzerá, utilizando modelos unicaracterística e de regressão aleatória. In: 41^o Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2004, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Anais eletrônicos – CD-ROM. Editora: Unipress Disc Records, 2004.

REVERTER, A.; TIER, B.; JOHNSTON, D. J. et al. Assessing the efficiency of multiplicative mixed model equations to account for heterogeneous variance across herds in carcass scan traits from beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.75, p. 1477 – 1485, 1997.

RIBEIRO, S.; ELER, J.P.; BALIEIRO, J.C.C. et al. Influência da interação genótipo-ambiente sobre a classificação de touros Nelore selecionados para característica de peso ao sobreano. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA 44.^o, 2007, Jaboticabal/SP. **Anais ...** Jaboticabal: Melhoramento Animal, f. 529, 2007.

RORATO, P.R.N.; VAN VLECK, D.; VERNEQUE, R.S. et al. Interação genótipo-ambiente para a produção de leite em rebanhos da raça Holandesa no Brasil. 2. Uso de um modelo animal. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.29, n.6, p.2030-2035, 2000 (suplemento).

ROSO, V.M.; SHENKEL, F.S. AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. In: 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, MG, Brasil. August 13-18, communication n^o 27-26 p., 2006.

SANTORO, K.R.; BARBOSA, S.B.P.; LIMA, R.T.P. et al. Uso de funções de covariância na descrição do crescimento de bovinos Nelore criados no estado de Pernambuco. In: 41^o Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2004, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Anais eletrônicos – CD-ROM. Editora: Unipress Disc Records, 2004.

SARMENTO, J.L.R.; TORRES, R.A.; SOUSA, W.H. et al. Comparação de modelos de regressão aleatória para estimação de parâmetros genéticos de características de crescimento de ovinos da raça Santa Inês. In: 41^o Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2004, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Anais eletrônicos – CD-ROM. Editora: Unipress Disc Records, 2004.

SCHENKEL, F.S.; DEVITT, C.J.B.; WILTON, J.W. et al. 2004. Random regression analyses of feed intake to individually tested beef steers. **Livestock Production Science**, (2004).

SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT. SAS Institute Inc. 2000.

SORENSEN, D. A.; ANDERSEN, S. et al. Bayesian-Inference In Threshold Models Using Gibbs Sampling. **Genetics Selection Evolution**, v.27, n.3, p.229-249. 1995.

SORENSEN, D.A.; GIANOLA, D. Likelihood, bayesian, and MCMC methods in quantitative genetics. Springer-verlag, New York, NY, 2002.

SPIEGELHALTER, D. J.; BEST, N.G. et al. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal Of The Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology**, v.64, p.583-616. 2002.

TORAL, F. L. B.; SILVA, L. O. C.; MARTINS, E. N. et al. Interação genótipo x ambiente em características de crescimento de bovinos da raça Nelore no Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa/MG, v.33, n.6, p.1445-1455, 2004.

TORRES, R. A. 1998. **Efeito da heterogeneidade de variância na avaliação genética de bovinos da raça Holandesa no Brasil**. Belo Horizonte:

Universidade Federal de Minas Gerais, 1998. 124p. Tese (Doutorado em Ciência Animal) – Universidade Federal de Minas Gerais, 1998.

VENCOVSKY, R.; PACKER, I. U. Interação genótipos x ambientes no melhoramento de bovinos de corte e leiteiro. In: SIMPÓSIO SOBRE MELHORAMENTO GENÉTICO DE BOVINOS. Jaboticabal/SP, 1976. **Anais ...** Jaboticabal, Editores: José Carlos de Moura e Mirian Ramalho Luz, p. 91-102, 1976.