



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
NÚCLEO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E DESENVOLVIMENTO RURAL
EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA –
AMAZÔNIA ORIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL

Lutero de Andrade Oliveira

**EFEITO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO AMBIENTE SOB A
FORMA DE HETEROGENEIDADE DE VARIÂNCIAS ENTRE
REBANHOS**

Belém
2009

Lutero de Andrade Oliveira

**EFEITO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO AMBIENTE, SOB A
FORMA DE HETEROGENEIDADE DE VARIÂNCIAS ENTRE
REBANHOS**

Dissertação apresentada para obtenção do grau de Mestre em Ciência Animal. Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal, Núcleo de Ciências Agrárias e Desenvolvimento Rural. Universidade Federal do Pará. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Amazônia Oriental. Universidade Federal Rural da Amazônia.

Área de concentração: Produção Animal.

Orientador : Prof. Dr. Cláudio Vieira de Araújo

Co-orientador: Prof. Dr. José Ribamar Felipe Marques

Belém
2009

Lutero de Andrade Oliveira

EFEITO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO AMBIENTE, SOB A FORMA DE HETEROGENEIDADE DE VARIÂNCIAS ENTRE REBANHOS

Dissertação apresentada para obtenção do grau de Mestre em Ciência Animal. Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal, Núcleo de Ciências Agrárias e Desenvolvimento Rural. Universidade Federal do Pará. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Amazônia Oriental. Universidade Federal Rural da Amazônia.
Área de concentração: Produção Animal.

Data da aprovação. Belém - PA: 14/05/2009

Banca Examinadora



Dr. Prof. Cláudio Vieira de Araújo
Universidade Federal do Mato Grosso - UFMT

Dra. Profa. Cíntia Righetti Marcondes
EMBRAPA Amazônia Oriental

Dra. Profa. Luciara Celi da Silva Chaves
Universidade Federal Rural da Amazônia - UFRA

À minha paixão e ao meu filho Agostinho

Aos meus pais:

*Florisval de Oliveira Memória e
Maria Andrade do Rego Oliveira,*

*Pelo apoio incondicional nesta
ádua jornada*

Dedico

A todos os pesquisadores que acreditam e buscam na ciência um mundo mais humano.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Cláudio Vieira Araújo, pela total confiança depositada em mim, pela eficiente colaboração na condução deste trabalho e pelo convívio harmônico ao longo desta jornada.

À Profa. Dra. Luciara Celi da Silva Chaves amiga de todas as horas, com a qual pude contar com a sua competência na colaboração e execução desta pesquisa.

Aos Profs. Drs. Ribamar Marques, Rinaldo Viana e Cinthia Marcondes pelas correções e sugestões para o aperfeiçoamento desta dissertação.

Aos Profs. e amigos de todas as horas, com o qual pude contar nos momentos de dificuldade quando da execução deste trabalho.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), pelo engrandecimento na minha educação e apoio recebido pelos docentes em especial Dr^o Leucio Câmara Alves e Dr^a Ivone Holanda de Oliveira Pereira pela formação Profissional e de conduta humana.

À Universidade Federal do Pará (UFPA), através da Coordenação do Curso de Mestrado em Ciência Animal, pelo apoio recebido, pela disponibilidade e competência do seu corpo docente e ao competente Secretário, Rodrigo, pelo bom convívio.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Amazônia Oriental), pelo apoio logístico e estrutural e pela viabilização desta pesquisa.

Aos Professores do Curso do Mestrado em Ciência Animal em especial Dr. Nicodemos e Dr^a Vânia da UFPI e Dr. Alexandre, Dr. Lourenzo, Dr. Kedson, Dra Sandra, e Dra Sheila da UFPA pelo apoio, competência e amizade.

Aos Colegas do Movimento Estudantil (M.E.) pela minha formação político-cultural.

Aos Colegas Pós-Graduandos Meyb Seixas, Minelli Xavier, Karla Souza, Laura Raiol e todos aqueles que pude contar nos momentos de dificuldades quando da execução deste trabalho.

Aos colegas do Sistema SENAR/FAEPA/FUNDEPEC pelo apoio recebido na execução deste e de outros trabalhos, em especial aos Drs. Carlos Xavier, Holanda Bezerra e Raimundo Nelson.

Às Bibliotecárias, pelo tempo dispensado em atenção a mim e pela ajuda incansável na realização desta e de outras pesquisas.

Aos meus avós Sr. MOÇO E MISSANTA, ALÍRIO E NEGA (*in memória*).

Aos meus irmãos MARISVAL E SUPÉRIO (*in memória*), A LÍDIA, FLORISMAR, CATARINA, BIBIANA, QUITÉRIA E BRÁS.

Ao homem do campo e a todos, pelas horas de alegria e amizade.
Meu muito obrigado!

*“Não há saber mais ou saber menos:
Há saberes diferentes E esses saberes são
complementares, os quais combinados
certamente conduzirão ao desenvolvimento
sustentável”*

Paulo Freire

RESUMO

Foram simuladas estruturas de dados em modelos mistos representando o teste de 100 reprodutores, sendo cada reprodutor acasalado com 10 matrizes (total de 1000 matrizes), originando em cada acasalamento 2 proles, totalizando 2000 proles (vinte proles por reprodutor). De cada combinação reprodutor e matriz, dez proles tiveram seu fenótipo expresso no ambiente de baixa produção (Estrato 1) e, a outra metade, no ambiente de alta produção (Estrato 2). A simulação foi realizada de forma a representar diferentes situações de presença de heterogeneidade de variâncias, combinando-se as origens da heterogeneidade, de natureza genética e ambiental. Na presença de heterogeneidade residual, o valor estimado para o componente de variância residual, considerando homogeneidade de variâncias se aproximou do valor médio das variâncias entre os estratos. Houve superestimação, também, do componente de variância genético aditivo. Ao simular heterogeneidade de variância de origem genética, observou-se que a estimação desse componente situou-se em valor intermediário aos simulados. Nessa situação, o componente de variância residual estimado foi próximo do valor simulado, indicando que a heterogeneidade de variâncias quando proveniente de fatores genéticos, não interfere, substancialmente, sobre a estimação do componente de variância residual. Na simulação de dados com presença de heterogeneidade tanto de origem genética quanto ambiental (estrutura de dados 4), conduziu a estimação de componentes de variâncias intermediários aos valores simulados em cada estrato. Assim, observa-se que, mesmo quando os reprodutores apresentam proles bem distribuídas em ambos os estratos, a heterogeneidade de variância proveniente de fatores não genético provoca distorções sobre a estimação da variância genética aditiva. Mas por outro lado, quando a heterogeneidade de variância é decorrente de fatores genéticos, não há grande interferência sobre a estimativa da variância residual, tal comportamento pode ser explicado pela incorporação da matriz de parentesco na estimação do componente de variância genético aditivo, possibilitando discriminar melhor a origem das diferenças entre variâncias.

Na estrutura onde a variância residual foi heterogênea a estimativa de herdabilidade foi menor em relação à estrutura de homogeneidade de variâncias. Por outro lado, quando somente a variância genética aditiva foi heterogênea, a estimativa de herdabilidade, considerando-se apenas o estrato de alta variabilidade genética, foi inflacionada pela superestimação da

variância genética aditiva. No entanto, a estimativa de herdabilidade obtida, desconsiderando essa fonte de heterogeneidade de variância, foi próxima à situação de homogeneidade de variância, indicando que, quando os reprodutores possuem boa distribuição de proles em diferentes ambientes, as estimativas relacionadas ao efeito genético são ponderadas pelo desempenho dos animais em cada ambiente. As correlações de Spearman e de Pearson entre os valores genéticos preditos dos reprodutores, para todas as situações, foram maiores que 0,90. O resultado indica que, mesmo havendo presença de heterogeneidade de variância genética e/ou ambiental, se os reprodutores possuem proles bem distribuídas entre os ambientes (estratos heterogêneos) a classificação do mérito genético não se altera, o que era esperado, pois em análises unicarácter, quando ocorre uma fonte de viés na avaliação genética, ela é comum a todos os indivíduos. Na situação em que foi imposta a estrutura de dados à presença de heterogeneidade de variância residual com número de número desigual de proles por reprodutor nos estratos, provocou superestimação dos componentes de variância. Porém mesmo havendo alteração na magnitude dos valores genéticos preditos para os reprodutores, a heterogeneidade de variância não alterou a classificação entre os reprodutores todas as correlações de ordem foram próximas à unidade. O efeito da heterogeneidade de variância, oriunda de fatores ambientais, ocasiona em maiores distorções sobre a avaliação genética animal, em relação, quando a mesma é proveniente de causas genéticas. A conectividade genética entre diferentes ambientes, dilui o efeito da heterogeneidade de variância, tanto de origem genética, quanto ambiental, na predição de valores genéticos dos reprodutores.

Palavras chaves: avaliação genética, heterogeneidade de variância, simulação de dados.

ABSTRACT

Were simulated data structures in mixed models accounting for the progeny test of 100 sires, each sire mated with 10 dam (total of 1,000 dam), giving in each mating 2 offsprings, totaling 2,000 offsprings (twenty offsprings per sire). Combination of each sire and dam, ten offsprings had their phenotype expressed in the environment of low production (Stratum 1) and the other half, the environment of high production (Stratum 2). The simulation was performed in order to represent different situations of the presence of heterogeneity of variances, mixing up the origins of the heterogeneity of genetic and environmental effect. In the presence of residual heterogeneity, the estimated value for the residual variance component, whereas homogeneity of variance approached the average of the variances between the strata. Overestimation was also of the additive genetic variance. Simulate the heterogeneity of variance of genetic effect, it was observed that the estimation of this component has been simulated in the intermediate value. In this situation, the component of variance was close to the estimated residual value simulated, showing that the heterogeneity of variances when from genetic factors, not interfere, substantially, and on estimation of the variance residual. In simulation data with the presence of both heterogeneity of genetic origin as environment, led to estimation of variance components intermediate to the values simulated in each stratum. Thus, it appears that even when the breeding offsprings have well distributed in both strata, the heterogeneity of variance from genetic factors do not distort the estimation of additive genetic variance. On the other hand, when the heterogeneity of variance is due to genetic factors, there is little interference on the estimation of residual variance component, this behavior can be explained by the incorporation of the matrix of kinship in the estimation of the additive genetic variance, allowing better discriminate the origin of differences between variances. In the structure where the residual variance was heterogeneous the estimate of heritability was lower in relation to the structure of homogeneity of variances. Furthermore, when only the additive genetic variance was heterogeneous, the estimation of heritability, considering only the layer of high genetic variability, was inflated by overestimation of additive genetic variance. However, the estimate of heritability obtained, ignoring this source of heterogeneity of variance, was close to the situation of homogeneity of variance, indicating that when the sires have good distribution of offspring in different environments, estimates related to the genetic effect is weighted by performance of the animals in each environment by Spearman correlations and Pearson between predicted breeding values of sires, for all

situations, were higher than 0.90. This result indicates that even with the presence of heterogeneity of genetic variance and / or environmental, is the offsprings per sire are well distributed among environments (heterogeneous strata) the rank of genetic merit does not change. When a source of bias in genetic evaluation, it is common to all individuals. In the situation that was imposed on the structure of data the presence of heterogeneity of residual variance with an unequal number of offsprings per sire in the strata, caused overestimation of the variance components. But even with changes in the magnitude of predicted breeding values for breeding, the heterogeneity of variance did not alter the ranking among all sires in order correlations were close to unity. The effect of heterogeneity of variance, come from environmental factors, leads to major distortions on animal genetic evaluation, for, when it comes to genetic sources. A genetic conexity between different environments, dilutes the effect of heterogeneity of variance, both genetic origin, as environmental, prediction of genetic value of breeding.

Key words: genetic evaluation, heterogeneity of variance, simulation data.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Representação gráfica dos componentes de variância genético aditivo e residual, simulados e preditos, para as diferentes estruturas de dados.....35
- Figura 2** - Representação gráficas das estimativas de herdabilidade obtidas nas diferentes estruturas de dados.....37
- Figura 3** – Representação gráfica da relação do aumento de heterogeneidade de variância residual e da estimativa de herdabilidade, em cada situação.....39
- Figura 4** – Representação gráfica do percentual de superestimação dos componentes de variância, na presença de heterogeneidade de variância, com situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor.....41
- Figura 5** - Representação gráfica dos valores genético preditos dos reprodutores em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor, na presença de heterogeneidade de variância residual.....43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Médias, variância (Var), desvios-padrão (DP), valores mínimos (Min.) e máximos (Max.) para o valor fenotípico simulado em cada uma das estruturas de dados.....	32
Tabela 2 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de homogeneidade de variâncias.....	32
Tabela 3 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância residual.....	33
Tabela 4 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância genética.....	34
Tabela 5 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância genética e residual.....	34
Tabela 6 - Estatística descritiva dos valores genéticos dos reprodutores preditos nas diferentes estruturas de dados.....	38
Tabela 7 - Correlações de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) para os valores genéticos dos reprodutores preditos em níveis crescentes de heterogeneidade de variância residual.....	39
Tabela 8 – Estimativa de componentes de variância genético aditivo, residual e herdabilidade (h^2) em condição de número igual e desigual de proles por reprodutor, em presença de heterogeneidade de variância residual.....	40
Tabela 9 - Estatística descritiva par os valores genético preditos dos reprodutores em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor, na presença de heterogeneidade de variância residual.....	42
Tabela 10 – Correlação de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genético preditos dos reprodutores ($n=100$) em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor, na presença de heterogeneidade de variância residual.....	42

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	13
2. OBJETIVOS.....	15
2.1 OBJETIVO GERAL.....	15
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	16
3.1 INTERAÇÃO GENOTIPO x AMBIENTE.....	16
3.2 EQUAÇÕES DE MODELOS MISTOS.....	24
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	26
4.1 SIMULAÇÃO DOS DADOS.....	26
4.2 MÉTODOS.....	28
4.2.1 Modelo.....	29
4.2.1.1 Correlação Entre os Valores Genéticos.....	31
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	32
5.1 NÚMERO DESIGUAL DE PROLES POR REPRODUTOR.....	39
6. CONCLUSÕES.....	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46

1. INTRODUÇÃO

A seleção consiste na escolha de animais que serão pais da próxima geração, determinando quantos descendentes deverão produzir e por quanto tempo deverão permanecer em reprodução na população, ou seja, proporcionar diferentes taxas reprodutivas aos diferentes genótipos.

Seu efeito principal consiste em promover alterações nas propriedades genéticas relacionadas às características quantitativas em uma determinada população. Tais propriedades genéticas são determinadas pelas frequências de alelos ou frequências gênicas. Assim, a seleção busca aumentar frequências gênicas relacionadas às características de valor econômico.

Em geral, as características de importância econômica são poligênicas, sendo determinadas por vários pares de genes com pequeno efeito individual. Além disso, sofrem grande influência do ambiente. Em consequência, o valor fenotípico de um animal, uma categoria observada ou nível de desempenho medido para determinada característica, não reflete exatamente o seu valor como reprodutor, que é o seu valor genético.

Assim, a identificação e acasalamento de animais geneticamente superiores, que é essencial para o progresso genético, não é um processo simples, visto que para a realização da seleção bem orientada, deve-se basear em valores genéticos acurados dos animais para os critérios de seleção adotados. Para obtenção dos valores genéticos dos animais, é necessário o conhecimento prévio dos componentes de variância dos critérios de seleção na população alvo, que por sua vez são desconhecidos.

Kennedy (1981) afirma que as variâncias frequentemente não são conhecidas, particularmente onde novas características ou populações provenientes de programas de melhoramento são avaliadas. Desta forma, o primeiro passo seria estimar os componentes de variância e, posteriormente, predizer os valores genéticos dos candidatos à seleção para os critérios de seleção desejados.

Os componentes de variância associados a uma dada característica de importância econômica, podem assumir valores diferentes em ambientes distintos, caracterizando estimativas de parâmetros genéticos diferenciados e, conseqüentemente, alterando a classificação dos méritos genéticos dos animais, o

que caracterizaria a interação genótipo x ambiente. A interação genótipo x ambiente pode ser conceituada como diferenças nas respostas de diferentes genótipos, em ambientes distintos.

Falconer (1952) considerou o desempenho de uma mesma característica em dois ambientes diferentes como características distintas, com correlações genéticas entre elas. Se a correlação genética for alta, o desempenho nos dois ambientes representará, aproximadamente, o mesmo caráter, determinado pelo mesmo grupo de genes e, se não houver circunstâncias especiais que afetam a herdabilidade ou a intensidade de seleção, haverá pouca diferença no ambiente em que a seleção for realizada; se for baixa, as características são consideradas diferentes e alto desempenho ou baixo desempenho exigirão grupos diferentes de genes. Então, seria mais vantajoso conduzir a seleção no ambiente onde a população deve viver a menos que a herdabilidade ou a intensidade de seleção, no outro ambiente, sejam consideravelmente mais altas.

Henderson (1975) afirmou que o problema fundamental é que os valores genéticos verdadeiros são desconhecidos, conseqüentemente, predição ou métodos alternativos não podem ser comparados com aqueles valores verdadeiros para verificar qual método é mais adequado. Conforme o autor, existem três maneiras de se avaliar a eficiência de um método: por meio de análise algébrica, de simulação e de aplicação a um conjunto de dados.

A discussão de temas fundamentais na produção de carne, leite e seus derivados, como a interação genótipo ambiente, vem sendo retomada com frequência, nos últimos anos, por pesquisadores, técnicos e criadores, em geral contribuindo com a seleção de animais geneticamente melhorados.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Estudar o efeito da presença de interação genótipo x ambiente sobre a estimação de componentes de variâncias e sobre a avaliação genética dos animais.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Avaliar, por meio de simulação de dados, o efeito da presença de interação genótipo x ambiente sobre a estimação de componentes de variâncias dos animais, quando esta é decorrente de fatores genéticos e não genéticos.

Verificar o impacto da heterogeneidade de variâncias, quando a mesma é decorrente de fatores genéticos e ambientais, sobre a predição de valores genéticos dos animais.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 INTERAÇÃO GENOTIPO x AMBIENTE

A discussão sobre o melhor ambiente para se praticar a seleção dos animais apresenta-se desde a década de 40, onde havia opiniões divergentes sobre este assunto. Lush (1945), por exemplo, defendia a opinião de que os animais deveriam ser selecionados no ambiente em que seriam criados, pois somente dessa forma se daria a chance necessária para que os genes de interesse se expressassem. Hammond (1947), no entanto, defendia o ponto de vista de que os animais deveriam ser selecionados em ambientes melhores para que pudessem expressar as características de interesse, minimizando assim, a influência. Em 1952, Falconer sugeriu que o conjunto de genes responsáveis pela expressão de determinada característica podia variar em função do ambiente de criação.

As pesquisas têm revelado que, na seleção dos melhores animais em ambiente de alta qualidade de manejo, há tendência de selecionar genótipos com elevado valor de resposta. Com base nessa informação, ressalta-se a tendência das respostas dos animais se associarem, negativamente, às médias fenotípicas nos ambientes de baixa qualidade e, positivamente, às médias nos ambientes de alta qualidade. A grande questão é que, se o ambiente mais variável favorece a seleção de animais com desempenho fenotípico superior e, se a origem dessa variabilidade é de origem ambiental, e não for corretamente identificada, podem-se selecionar os animais mais em função do ambiente do que em função de seus verdadeiros méritos genéticos.

Para Vinson (1987), as avaliações genéticas em gado de leite apresentam as seguintes características: a) os rebanhos diferem, apreciavelmente, na produção de leite; b) as diferenças tendem a ser relativamente constantes com o tempo; c) as diferenças genéticas aditivas contribuem com parte da variação entre os rebanhos; e d) as diferenças entre rebanhos, em termos de variação, podem apresentar efeito potencialmente importante nas avaliações genéticas, particularmente nas vacas.

No entanto, a maioria dos procedimentos de modelos mistos na avaliação genética de gado de leite assume variâncias genéticas e residuais homogêneas entre ambientes, sem considerar o nível de produção ou a variância estimada dentro de cada ambiente.

Stanton et al. (1991) apresentaram duas situações em que diferenças nas respostas à seleção seriam verificadas em ambientes diferentes, caracterizando a interação genótipo x ambiente. A primeira situação ocorre quando a correlação genética entre a expressão fenotípica em dois ambientes seria, substancialmente, menor que 1,0, indicando que bases genéticas diferentes estariam atuando nos diferentes ambientes. Outra situação que caracteriza a interação genótipo x ambiente seria resultante da heterogeneidade de variâncias, como no caso das avaliações de características simples, em que os reprodutores teriam a mesma classificação em cada ambiente, mas as diferenças na resposta à seleção das filhas e nos valores genéticos dos touros seriam menores no ambiente com menor variabilidade.

Segundo Van Der Werf et al. (1994), tem sido constatado que o aumento da produção, com o passar dos anos, está associado a um acréscimo no desvio-padrão fenotípico das características de produção, o que, conseqüentemente, leva à presença de variâncias heterogêneas entre os anos. Para esses autores, mesmo quando são realizadas análises com correção para presença de variâncias heterogêneas, outras fontes de viés ainda podem permanecer, mais especificamente o efeito do tratamento preferencial aplicado às mães de touros.

Homogeneidade de variâncias não é um requerimento nas análises para obtenção de soluções BLUP de valores genéticos (HENDERSON, 1984; GIANOLA, 1986). Contanto que as estimativas de variâncias e covariâncias heterogêneas estejam disponíveis, a metodologia de modelos mistos com soluções BLUP, tem a capacidade de pesar apropriadamente as informações individuais e de progênie para rebanhos com diferentes variâncias.

Uma alternativa para solucionar os problemas associados à heterogeneidade de variâncias seria a estratificação dos dados baseada em algum critério, e posteriores análises de características múltiplas (GIANOLA, 1986), tendo como princípio a proposta apresentada por Falconer (1952), de considerar a expressão de um genótipo em diferentes ambientes, como características distintas. No entanto, nem sempre é possível implementá-la devido a dificuldades computacionais, à necessidade do conhecimento prévio das variâncias e covariâncias, e ainda, da complexa utilização dos resultados pelos produtores (TORRES, 1998).

A estratificação constitui-se no método mais comum para detectar heterogeneidade de variâncias entre ambientes, embora introduza-se a possibilidade de erro nas estimativas das variâncias genéticas e residuais, pois é um processo análogo à seleção. Um maior número de níveis permitiria maior precisão, porém menor número de registros ficaria disponível para estimar as variâncias em cada nível (VALÊNCIA et al., 1998).

Segundo Van Vleck (1987), se as variâncias genéticas e residuais e as covariâncias fossem conhecidas em cada ambiente representado por um conjunto de rebanhos, então a seleção, com base nos resultados obtidos das análises de características múltiplas em modelos mistos, produziria uma avaliação de qualidade que poderia ser usada para selecionar otimamente touros ou vacas para produzirem em rebanhos ou em ambientes específicos.

Winkelman e Schaeffer (1988), com o objetivo de estimar componentes de variâncias de reprodutor e residual para rebanhos canadenses, notaram que a alternativa é impraticável, devido ao grande número de rebanhos com poucas observações. Os autores relataram que a acurácia da estimativa de componentes de variâncias dentro de rebanhos, poderia influenciar a efetividade da avaliação para a heterogeneidade de variâncias, uma vez que amostras de tamanhos pequenos poderiam conduzir a grandes erros de amostragem sobre as estimativas.

Se a heterogeneidade de variâncias for ignorada quando existir, a produção de filhas de determinado reprodutor será ponderada na proporção dos desvios-padrão dos rebanhos nos quais elas foram criadas. O resultado é que produções das filhas, em rebanhos mais variáveis, influenciarão mais a avaliação de reprodutores do que produções das filhas oriundas de rebanhos menos variáveis (VINSON, 1987).

A heterogeneidade de variâncias tem maior efeito na avaliação genética de fêmeas, pois essas são avaliadas dentro de rebanho, e seus valores genéticos preditos seriam grandemente afetados pela variância dentro de rebanho, o que tende a ser uniforme ao longo do tempo. Ignorar a heterogeneidade de variâncias nas avaliações de fêmeas tenderia a favorecer fêmeas que produziram em rebanhos com elevada variância, ocorrendo o oposto para fêmeas em rebanhos com baixa variância. De importância prática, seria a tendência provável existente nas avaliações de vacas de alta produção, escolhidas como mães de futuros reprodutores em inseminação artificial. Ao longo prazo, pode-se dizer que qualquer

tendência nas avaliações de fêmeas se acumularia ao longo dos tempos, pois filhas e mães tendem a expressar produções no mesmo rebanho (TORRES, 1998).

A extensão do problema depende da causa. Quando a heterogeneidade é causada por fatores ambientais, então a avaliação genética de um animal pode ser mais devido ao ambiente em que ele é criado em vez de sua constituição genética. Se a heterogeneidade de variâncias surge de fatores genéticos, então o problema pode não existir.

Heterogeneidade de variâncias dentro de ambientes, para características de produção de leite tem sido vastamente estudada (HILL et al., 1983; DE VEER ; VAN VLECK, 1987; BOLDMAN ; FREEMAN, 1990; DONG ; MAO, 1990; STANTON et al., 1991; MEUWISSEN ; VAN DER WERF, 1993; COSTA, 1998; TORRES, 1998; ARAÚJO, 2000). Maiores variâncias genética e residual à medida que a média de produção ou o desvio-padrão dentro de ambientes aumenta têm sido evidenciadas em vários trabalhos (BOLDMAN ; FREEMAN, 1990; DONG ; MAO, 1990; TORRES, 1998; ARAÚJO, 2000; ARAÚJO et al., 2002). A maioria destes estudos mostra altas estimativas de herdabilidade, à medida que a variabilidade das produções dentro do ambiente aumenta (HILL et al., 1983; DE VEER ; VAN VLECK, 1987; DONG ; MAO, 1990; MEUWISSEN ; VAN DER WERF, 1993; ARAÚJO, 2000).

Alta herdabilidade em locais com alta média de produção, frequentemente, tem sido explicada como resultado do melhor ambiente, possibilitando a melhor expressão do verdadeiro potencial genético (VINSON, 1987).

Hill et al. (1983) estratificaram os rebanhos pela produção de leite, de acordo com a média, variância e coeficiente de variação, em níveis alto e baixo, para estimar herdabilidades para produções de leite, gordura e proteína, e porcentagem de gordura e proteína. Herdabilidades para as características de produção foram mais altas nos níveis altos de produção, com maiores diferenças de herdabilidades entre os níveis alto e baixo de variância. Resultados para os componentes do leite foram similares, exceto nos rebanhos com nível baixo de coeficiente de variação, onde as estimativas de herdabilidade foram ligeiramente mais altas.

Lofgren et al. (1985), trabalhando com produção de leite de vacas da raça Holandesa, agruparam os rebanhos por níveis de produção e posteriormente, por classes de desvio-padrão e verificaram que o agrupamento dos rebanhos utilizando

classes de desvio-padrão, foi mais eficiente em discriminar a presença de heterogeneidade de variâncias.

Assumir variâncias homogêneas não tem grande efeito nas avaliações de reprodutores, se os reprodutores são usados em rebanhos de diferentes níveis de produção, e a herdabilidade aumenta com o aumento das variâncias residuais (GARRICK ; VAN VLECK, 1987; VINSON, 1987; WINKELMAN ; SCHAEFFER, 1988). Porém, quando as herdabilidades são menores nos ambientes nos quais as variâncias residuais são maiores, reduções na eficiência de seleção de reprodutores podem acontecer por considerar erroneamente que as variâncias são homogêneas.

Num estudo de simulação, Garrick ; Van Vleck (1987) observaram redução no ganho genético de até 3,4% quando o efeito da heterogeneidade de variâncias foi ignorado em esquemas de teste de progênie. Isto resultou em seleção de ambientes com baixa herdabilidade, porque estes ambientes são mais variáveis. Quando a herdabilidade aumentou com o aumento da variabilidade, a redução foi de somente 0,1%.

Heterogeneidade de variâncias entre ambientes resulta em redução na resposta à seleção e implica em desigual progresso genético entre ambientes classificados pelo desvio-padrão de rebanho. Portanto, ignorar a heterogeneidade de variâncias tem consequências na seleção e no ganho genético, reduzindo a efetividade de um programa de melhoramento genético (HILL, 1984; VAN VLECK, 1987; VINSON, 1987).

Maior resposta à seleção e, por conseguinte, taxa mais rápida de melhoria genética, foram relatadas para ambientes de alta variabilidade em países latino-americanos: México, Colômbia e Porto Rico (STANTON et al., 1991). Segundo Vinson (1987), a proporção de animais selecionados de ambientes mais variáveis aumenta com a intensidade de seleção imposta. Hill (1984), para uma distribuição normal dos dados, mostrou que se o desvio-padrão de populações mais variáveis é 50% maior do que nas menos variáveis, e a proporção de animais selecionados é 0,01, 95% dos indivíduos selecionados são provenientes de populações mais variáveis.

Houri Neto (1996) avaliou a interação genótipo x ambiente entre Brasil e EUA através de 332.617 lactações obtidas no Estado de Nova York (EUA) e 115.547 produções observadas nos Estados de MG, ES, SP, SC e RS, no período de 1979 a

1991. As correlações genéticas das produções de leite obtidas entre os dois países variaram de 0,46 a 0,68. Este resultado indica que os reprodutores avaliados nos EUA não apresentaram os mesmos desempenhos no Brasil.

Utilizando lactações de vacas da raça Holandesa no Brasil, com o objetivo de verificar o efeito da heterogeneidade de variância na avaliação genética de vacas e touros, Torres (1998) estratificou a produção total de leite, ajustada à idade adulta, em classes de desvio-padrão fenotípico: baixo (< 1.427 kg), médio (entre 1.427 kg e 1.625 kg) e alto (> 1.625 kg). As médias de produção de leite e os componentes de variância genética, residual e fenotípica aumentaram com o aumento do desvio-padrão médio da classe. A classe de médio desvio-padrão fenotípico da produção de leite obteve maior estimativa de herdabilidade e as correlações genéticas entre as três classes de desvio-padrão foram acima de 0,92.

O trabalho de Torres (1998) caracterizou a pseudo-interação descrita por Dickerson (1962), a qual ocorreria quando as correlações genéticas são altas, portanto, a ordem de classificação dos animais não seria alterada, mas a magnitude dos componentes de variância, assim como, as estimativas de herdabilidade, variariam de uma classe de desvio-padrão fenotípico para outro. Este fato tem sérias consequências quanto às decisões de seleção e aos ganhos genéticos esperados nos programas de seleção.

Cienfuegos-Rivas et al. (1999), quando compararam o desempenho de filhas de touros Holandeses no México e no nordeste dos E.U.A. encontraram diferentes e menores respostas das filhas de touros selecionadas nos E.U.A. e criadas no ambiente mexicano, sugerindo que as melhores respostas são preditas para o México, quando se usa informação de filhas criadas em ambiente americano de baixo desvio-padrão de rebanho-ano da produção de leite. Os autores concluíram que a interação genótipo x ambiente, evidenciada tanto pela heterogeneidade de variância, quanto pelos coeficientes de correlação genética, não somente impede ganhos genéticos, mas contribui severamente para o reduzido e diferenciado benefício econômico líquido da biotecnologia da inseminação artificial nos países da América Latina que usam sêmen americano.

Costa et al. (2000) utilizou registros de produção de leite e gordura, para estudar a heterogeneidade de variâncias entre locais, os quais foram classificados em dois grupos (baixo e alto) com base no desvio-padrão fenotípico da produção de

leite por rebanho-ano. Os componentes de variâncias de reprodutor e de resíduo para produção de leite e gordura nos ambientes de baixo desvio-padrão foram menores que nos ambientes de alto desvio-padrão fenotípico. As correlações genéticas para produção de leite e gordura entre os dois grupos de ambientes foram próximas a 1,0. Os autores concluíram que as avaliações genéticas no Brasil deveriam considerar a heterogeneidade de variâncias para aumentar a precisão das avaliações e a eficiência de seleção para a produção de leite e gordura na raça Holandesa.

A fim de verificar a inclusão da interação reprodutor x rebanho no modelo de análise, como fator de ajustamento à heterogeneidade de variâncias, e determinar o efeito dessa interação sobre a acurácia dos valores genéticos dos reprodutores na avaliação genética de bovinos da raça Holandesa no Brasil, Araújo (2000) estratificou os rebanhos em classes de desvio-padrão fenotípico da produção de leite e estimou os componentes de variância para interação reprodutor x rebanho. Obteve, também, as correlações entre os valores genéticos dos touros, obtidas para cada modelo de análise. Para todas as análises feitas, o autor observou aumento dos componentes de variâncias da classe de baixo para a classe de alto desvio-padrão fenotípico, devido à característica produção de leite. As maiores estimativas de herdabilidades para a produção de leite foram observadas na classe de alto desvio-padrão, concluindo o autor, que grande parte da heterogeneidade de variância entre os rebanhos foi devida aos fatores genéticos, razão pela qual, nesta situação, a interação reprodutor x rebanho seria pouco efetiva no controle da heterogeneidade de variância.

Rorato et al. (2000) investigaram o efeito da interação genótipo x ambiente sobre o desempenho produtivo de vacas da raça Holandesa, classificaram os rebanhos de acordo com a média de produção de leite, por lactação, em níveis baixo, médio e alto. Os autores encontraram estimativas de componentes de variâncias heterogêneas, assim como os coeficientes de herdabilidade, indicando que estes fatores deveriam ser considerados na avaliação genética dos animais e que o progresso genético esperado pela seleção estaria na dependência dos diferentes níveis de ambiente em que os animais seriam criados.

Marion et al. (2001), com objetivo de estudar a heterogeneidade de variâncias e estimar os coeficientes de herdabilidade em níveis de produção de leite alto, médio e baixo, verificaram relação positiva e crescente dos componentes de variância, com o nível de produção. No entanto, os coeficientes de herdabilidade não apresentaram o mesmo comportamento, ocorrendo estimativas maiores no nível de baixa produção.

Com objetivo de verificar a presença de heterogeneidade de variância para a produção de leite, em rebanhos da raça Holandesa, Weber et al.(2005) estratificaram os rebanhos de acordo com a média de produção. Observaram menores estimativas de herdabilidade da produção de leite para os níveis baixo e médio, sugerindo que, nestes níveis, a resposta esperada à seleção poderia ser menos eficiente.

Para verificar o efeito da inclusão das interações reprodutor x rebanho e reprodutor x rebanho-ano como fator de ajustamento da heterogeneidade de variância, Bueno et al. (2007) estratificaram registros de produção de leite e gordura, em vacas da raça Pardo-Suíça, em classes de alto e baixo desvio-padrão fenotípico. Concluíram que a inclusão nos modelos dos efeitos de interação pouco alteraram as estimativas dos componentes de variâncias, podendo ser desconsiderados na avaliação genética, como forma de ajustamento da heterogeneidade de variâncias.

Com informações de lactações em bubalinos, Araújo et al. (2008) estimaram componentes de variância considerando os rebanhos como uma única amostra e assumindo a produção de leite em cada nível de produção como característica diferente. Médias e componentes de variância foram maiores para o nível de alta produção e as estimativas de herdabilidade foram de 0,39 em ambos os níveis para a produção de leite e 0,33 e 0,41 para os níveis de alto e baixo desvio padrão, respectivamente. A correlação genética entre os níveis foi igual a 0,58, caracterizando a presença de heterogeneidade de variância entre os rebanhos. Os reprodutores foram selecionados em razão do ambiente mais variável em que suas progênes são criadas, do que propriamente pelos seus próprios méritos genéticos.

3.2 EQUAÇÕES DE MODELOS MISTOS

A metodologia dos modelos mistos foi derivada por Charles. R. Henderson em 1948 (HENDERSON, 1984), combinando as teorias dos quadrados mínimos com as do índice de seleção para a estimação das habilidades gerais, específicas e maternas em suínos. Esta metodologia, sob os diferentes modelos existentes, produz preditores denominados de valores genéticos.

Em um determinado conjunto de n observações referentes a q características, o desempenho de cada indivíduo pode ser explicado pelo seguinte modelo:

$$y = X\beta + Zu + e$$

sendo:

y = vetor $nq \times 1$ de observações; X = matriz de incidência $nq \times pq$ dos pq níveis de efeitos fixos (conhecida); β = vetor $pq \times 1$ de efeitos fixos (desconhecido); Z = matriz de incidência $nq \times nq$ dos efeitos aleatórios (contendo zero e uns); u = vetor $nq \times 1$ dos efeitos aleatórios (desconhecido); e = vetor $nq \times 1$ dos erros aleatórios.

Sob este modelo, pressupõe-se que a variância de u é igual a G , em que G é uma matriz de variâncias e covariâncias dos efeitos em u sendo que $G=A \otimes G_0$, em que A é a matriz $n \times n$ que indica o grau de parentesco entre os indivíduos avaliados, \otimes denota produto direto e G_0 é a matriz $q \times q$ de (co)variâncias genéticas entre as características avaliadas. A variância de e é igual a R , em que $R=I \otimes R_0$, onde I é uma identidade matriz $n \times n$ e R_0 é uma matriz de (co)variâncias residuais entre as q características.

A esperança de y é definida como $E(y) = X\beta$, e a variância de y sob este modelo é igual a $Var(y) = V = ZGZ' + R \Rightarrow y \sim N(X\beta, V)$; onde o símbolo V denota a matriz de dispersão.

A derivação das equações acima pode ser feita a partir da minimização do quadrado médio do erro ou pela maximização da função densidade de probabilidade da distribuição conjunta de y e u :

$$f(y, u) = \frac{e^{-1/2[(y - X\beta - Zu)' R^{-1}(y - X\beta - Zu) + u' G^{-1}u]}}{(2\pi)^{1/2(n+q)} |R|^{1/2} |G|^{1/2}}$$

Assim, as equações normais para este modelo podem ser escritas como:

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix}$$

Tais equações podem, também, ser representadas como $C\hat{s} = t$, sendo:

$$C = \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} = \text{matriz de coeficientes (*left hand side*)}; \quad \hat{s} = \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} =$$

vetor das soluções e $t = \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix} =$ vetor das somas parciais de y (*right hand side*).

Por meio da resolução de tais equações, obtêm-se as soluções para os efeitos fixos, que são denominados de **BLUE** (Best Linear Unbiased Estimates), além de soluções para os efeitos aleatórios, que são o objetivo principal da análise e são denominados de **BLUP** (Best Linear Unbiased Predictions). A obtenção desses preditores com menor variância do erro de predição dentre todos os preditores lineares não-viciados, faz com que a correlação entre os valores verdadeiros e os preditos seja maximizada e, sob a suposição de distribuição normal das observações, também é maximizada a probabilidade de se classificar corretamente os indivíduos pelos seus valores genéticos, aumentando a acurácia das predições.

As equações para o modelo animal proporcionam soluções diretas para todos os animais incluídos na matriz de parentesco, mesmo que estes não possuam registros de produção, e tem as mesmas propriedades BLUP. No entanto, para a resolução desse sistema, é preciso que se conheçam os componentes de **G** ou, então, que sejam estimados e substituídos nas equações do modelo misto, obtendo aproximações para os melhores estimadores e preditores lineares de β e de u . As propriedades dos estimadores e preditores resultantes a partir desse procedimento não são bem definidos, à exceção de serem não-viesados (GIANOLA E HAMMOND, 1990), sendo conceituado por alguns autores como BLUP, sendo um “empírico-BLUP”.

Os componentes de variância podem ser estimados por diferentes métodos, mas tem havido uma preferência, no melhoramento animal, pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML). O método REML foi sugerido por Thompson em 1969 e posteriormente desenvolvido por Patterson e Thompson em 1971 (PATTERSON e THOMPSON, 1971). Este método consiste em maximizar a parte da função densidade de probabilidade normal multivariada associada com os efeitos aleatórios, após ajustar para as estimativas de efeitos fixos, no modelo linear.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 SIMULAÇÃO DOS DADOS

A simulação computacional tem se tornado uma ferramenta muito usada nos estudos recentes de melhoramento animal, especialmente na avaliação de metodologias utilizadas na estimação de componentes de variância e na predição de valores genéticos. Apesar de ser computacionalmente onerosa, apresenta a vantagem de ser possível para situações complexas em que a aplicação de outro método de avaliação seria inviável.

Ferramentas dinâmicas de modelagem e/ou simulação que possam prever o comportamento e a associação biológica entre algumas características produtivas, podem auxiliar na tomada de decisão em um programa de melhoramento genético.

Os modelos de simulação facilitam a integração de conceitos científicos e resultados experimentais, possibilitando o uso de ferramentas capazes de melhorar o entendimento da dinâmica de um sistema produtivo sob diferentes cenários de intervenção. Esses modelos também podem ser usados para avaliar a eficiência de produção de determinado sistema frente ao seu real potencial, bem como determinar e mensurar o impacto de diferentes estratégias de alocação de recursos sobre os resultados produtivos e econômicos (VIU et al., 2008).

A simulação de dados para estrutura de modelos mistos foi realizada utilizando a decomposição de Cholesky das matrizes de covariâncias dos efeitos aleatórios do modelo. Em uma situação geral, se K representa uma matriz de covariância qualquer, sendo $K=UT^{1/2} \cdot T^{1/2}U'$, onde $UT^{1/2}$ é a decomposição de Cholesky da matriz K e fazendo a transformação $y= \mu + UT^{1/2} \cdot Z$, com Z uma matriz

de variáveis aleatórias normais padronizadas, então $E(Y) = \mu$ e $V(Y) = 0 + UT^{1/2} I T^{1/2} U' = K$. Assim, \mathbf{y} possui distribuição normal com média μ e variância K .

Admitindo-se que foi criado um conjunto de dados de N indivíduos com cada indivíduo contendo registro de proles em i níveis de produção, o modelo linear misto foi definido como: $y = X\beta + Za + \varepsilon$ em que \mathbf{y} é um vetor de observações dos indivíduos; β é um vetor de parâmetros de efeitos fixos; \mathbf{X} é uma matriz de delineamento de efeitos fixos; \mathbf{a} é um vetor aleatório de valores representando o efeito genético aditivo; \mathbf{Z} é uma matriz de incidência do efeito genético aditivo. O vetor ε é um vetor de efeito aleatório de ambiente temporário.

Assumindo que os vetores \mathbf{y} , \mathbf{a} e ε apresentam distribuição normal, a esperança do vetor aleatório \mathbf{a} é $E(\mathbf{a}) = \mathbf{0}$ e a variância é $V(\mathbf{a}) = A \otimes G_0 = G$, onde G_0 é uma matriz de covariâncias do efeito genético aditivo e \mathbf{A} é a matriz que indica o grau de parentesco entre os indivíduos, de dimensão igual ao número total de indivíduos (N).

Por último, ε possui média $E(\varepsilon) = \mathbf{0}$ e variância $V(\varepsilon) = I \cdot \sigma_e^2 = R$, onde σ_e^2 é a variância do efeito de ambiente temporário e \mathbf{I} uma matriz identidade de dimensão igual ao número de indivíduos com observações (n). Consequentemente, a esperança e a variância do vetor de dados observados \mathbf{y} , são $E(Y) = X\beta$ e $V(Y) = ZGZ' + R$, respectivamente. Ao vetor β estão associados os efeitos fixos relacionados aos níveis de produção para todos os indivíduos com informação. Se $UT_a^{1/2}$ é a decomposição de Cholesky das matrizes de covariâncias do efeito genético aditivo e, \mathbf{A} é uma matriz de numeradores de coeficiente de parentesco entre os indivíduos, onde $AT_a^{1/2}$ é a decomposição de Cholesky dessa matriz de parentesco. Então, o vetor \mathbf{y} (fenótipos) contendo os i níveis de produção é definido como: $\mathbf{y} = \mu + AT_a^{1/2} \cdot Za \cdot UT_a^{1/2} + \mathbf{e}$, ou seja $\mathbf{y} =$ constante geral + valor genético aditivo + valor de ambiente temporário. Assim, foi criado um conjunto de i níveis de produção com distribuição normal, onde cada efeito aleatório possui a sua estrutura própria de covariância, e estes mesmos efeitos aleatórios foram considerados independentes entre si.

4.2 MÉTODOS

Foram simuladas estruturas de dados em modelos mistos representando o teste de 100 reprodutores, sendo cada reprodutor acasalado com 10 matrizes (total de 1000 matrizes), originando em cada acasalamento duas proles, totalizando 2000 proles (vinte proles por reprodutor). De cada combinação reprodutor e matrizes, dez proles tiveram seu fenótipo expresso no ambiente de baixa produção (Estrato 1) e, a outra metade, no ambiente de alta produção (Estrato 2).

Foi simulado um efeito fixo, com dois níveis, sendo os níveis gerados de forma a não apresentar diferenças estatísticas (média e variâncias similares).

A simulação foi realizada de forma a representar diferentes situações de presença de heterogeneidade de variâncias, combinando-se as origens da heterogeneidade, de natureza genética e ambiental. Os dados simulados representaram quatro diferentes situações.

Na primeira situação, denominada de Estrutura 1, foi imposta à estrutura dos dados a homogeneidade de variâncias entre estratos, tanto para o efeito genético aditivo, quanto o ambiental.

Na segunda situação, chamada de Estrutura 2, a estrutura dos dados foi simulada de forma a apresentar heterogeneidade de variância residual, onde a variância residual do Estrato 2 foi simulada como o dobro do desvio-padrão residual proveniente do Estrato 1 (baixo desvio-padrão).

Na terceira situação, Estrutura 3, foi simulada a presença de heterogeneidade de variância genética aditiva em que, foi imposto à estrutura de dados, o dobro do desvio-padrão genético aditivo no Estrato 2 (alto desvio-padrão), daquele observado no Estrato 1.

Na quarta situação, Estrutura 4 foi simulada nos dados, a presença de heterogeneidade de variância tanto genética, quanto ambiental, mantendo-se os mesmos valores das Estruturas 2 e 3.

Posteriormente, simularam-se novas estruturas de dados, impondo níveis crescentes de heterogeneidade de variância residual (0, 25, 50, 75 e 100%), com objetivo de verificar o efeito sobre a estimativa de componentes de variâncias e a relação com a estimativa de herdabilidade, regredindo os níveis de heterogeneidade em função das estimativas de herdabilidade.

Novamente, simulou-se nova estrutura de dados em que, a heterogeneidade de variâncias residual no Estrato 2 apresentou o dobro (2133,00 kg) do desvio-padrão do Estrato 1 (1067,04 kg), posteriormente, criou-se três situações de número desigual de proles por reprodutor, na primeira situação (desbalanceamento 1) 50% das proles, de metade dos pais, foram eliminadas aleatoriamente no ambiente de baixa variabilidade ambiental, na segunda situação (desbalanceamento 2), foram eliminadas aleatoriamente 50% das proles de todos reprodutores, no ambiente de baixa variabilidade ambiental e, na terceira situação, (desbalanceamento 3) eliminou-se aleatoriamente 50% das proles de todos os reprodutores no ambiente de alta variabilidade ambiental.

De posse das estimativas de componentes de variância, herdabilidade e predição de valores genéticos dos reprodutores, comparou-se as situações, com número desigual de progênie por reprodutor, nos estratos.

Os valores de componentes de variância utilizados nesse estudo foram baseados em Araújo et al. (2008), para produção de leite total de búfalas da raça Murrah.

4.2.1 Modelo

As análises dos dados em todas as estruturas simuladas, na obtenção dos componentes de variância, bem como dos valores genéticos aditivos preditos para os reprodutores, seguiram o seguinte modelo animal aleatório:

$$y = X \beta + Z a + e,$$

em que

- y** é um vetor $n \times 1$, de n observações de produção ;
- X** é uma matriz $n \times f$, de incidência de f níveis de produção;
- β** é um vetor $f \times 1$, de efeitos fixos referentes às classes níveis de produção;
- Z** é uma matriz $n \times N$, de incidência de efeitos genéticos aditivos;
- a** é um vetor $N \times 1$, de efeitos genéticos aditivos dos animais;
- e** é um vetor de resíduos da mesma dimensão de **y** .

Sendo:

- N número de indivíduos;
- n número total de observações; e
- f número de classes de efeitos fixos;

As pressuposições acerca da distribuição dos vetores \mathbf{y} , \mathbf{a} , e \mathbf{e} podem ser descritas como

$$\begin{bmatrix} y \\ a \\ e \end{bmatrix} \sim \left\{ \begin{bmatrix} x\beta \\ \phi \\ \phi \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} ZGZ'+R & ZG & R \\ GZ' & G & \phi \\ R & \phi & R \end{bmatrix} \right\},$$

em que

$$G = A \sigma_a^2, \quad e \quad R = I_n \sigma_e^2,$$

Sendo

- A Matriz de numerador do coeficiente de parentesco entre os indivíduos, de ordem igual ao número de indivíduos (N);
- σ_a^2 Variância genética aditiva para a característica simulada;
- I_n Matriz identidade, de ordem n; e
- σ_e^2 Variância residual para a característica.

Os componentes de variâncias e estimativas de herdabilidade foram contrastados e foram comparadas em cada estrutura de dados simuladas nas diferentes fontes de origem da interação genótipo ambiente.

4.2.1.1 Correlação entre os valores genéticos

Com a finalidade de observar o efeito da presença de heterogeneidade de variância para a produção dos animais no ordenamento dos melhores animais com base em seus valores genéticos, os valores genéticos em análise geral e em cada classe de nível de produção foram utilizados para quantificar a correlação de Spearman com os verdadeiros valores genéticos, nas situações em que a interação genótipo ambiente é decorrente de fatores genéticos e não genéticos.

A correlação de Spearman, que é uma correlação de ordem entre variáveis, bem como todas as rotinas envolvidas na simulação dos dados foram desenvolvidas por meio do pacote estatístico *Statistical Analysis System* (SAS, 1991).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os dados foram simulados de forma a representar quatro diferentes situações. Na primeira situação (Estrutura 1), foi imposta à estrutura dos dados a homogeneidade de variâncias entre estratos. Na segunda situação (Estrutura 2), a estrutura dos dados foi simulada de forma a apresentar heterogeneidade de variância residual. Na terceira situação (Estrutura 3) foi simulada a presença de heterogeneidade de variância genética aditiva e, na quarta situação (Estrutura 4), foi simulada nos dados, a presença de heterogeneidade de variância tanto genética, quanto ambiental. Observa-se na Tabela 1 a estatística descritiva obtida em cada uma das estruturas simuladas. Apesar das estimativas de médias serem próximas em cada situação, as variâncias são diferentes.

Tabela 1 - Médias, variâncias (Var), desvios-padrão (DP), valores mínimos (Min.) e máximos (Max.) para o valor fenotípico simulado em cada uma das estruturas de dados.

Estrutura	Média	Var	DP	Min.	Max.
1	6664,21	1854499,24	1361,80	1959,50	11962,00
2	6675,22	2430761,63	1559,09	1107,20	12364,00
3	6660,44	2034388,74	1426,32	1959,50	11962,00
4	6671,45	2612005,47	1616,17	513,46	11962,00

Observa-se na Tabela 2 os componentes de variância genética aditiva e residual para a estrutura de dados simulada e os valores estimados. Nessa situação (estrutura 1), os dados de produção foram simulados de forma a não apresentar heterogeneidade de variâncias. Verifica-se que os valores simulados e os estimados foram próximos, principalmente para os desvios-padrão, indicando que a simulação foi eficiente em criar as estruturas de (co)variâncias genéticas e residuais. A correlação entre valores genéticos reais e preditos, nessa estrutura, foi próxima a unidade, reverenciando eficiência na simulação dos dados.

Tabela 2 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de homogeneidade de variâncias.

Componentes de variância	Simulado	Estimado
Genético Aditivo	699611,00 (836,43)	747105,21 (864,35)
Residual	1138587,00 (1067,05)	1099345,61 (1048,50)

Na Tabela 3, observa-se que foi simulada a situação de presença de heterogeneidade residual (Estrutura 2). Nesta situação, a variância residual no estrato de alto desvio-padrão, a variância residual foi simulada como o dobro do estrato de baixo desvio-padrão. O valor estimado para o componente de variância residual, considerando homogeneidade de variâncias se aproximou do valor médio das variâncias entre os estratos. Assim, quando a heterogeneidade de variância é alta, maior é a amplitude de variância entre os diferentes ambientes, logo desconsiderar a heterogeneidade de variância, leva a estimação de parâmetros menos precisos.

Verifica-se que para a estimação do componente de variância genética aditiva houve superestimação do valor real, indicando que a presença de heterogeneidade de variância, mesmo de origem ambiental, causa distorção na estimação desse componente.

Tabela 3 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância residual.

Componentes de variância	Simulado	Estimado
Genético Aditivo	699611,00 (836,43)	821463,15 (906,35)
Residual		
Baixo	1138587,00 (1067,05)	1602691,84 (1265,97)
Alto	2277174,56 (1509,03)	

Ao simular heterogeneidade de variância de origem genética, impondo o dobro da variância genética aditiva no estrato de alto desvio-padrão (Estrutura 3), verifica-se que a estimação desse componente situou-se em valor intermediário aos simulados (Tabela 4).

Nessa situação, o componente de variância residual estimado foi próximo do valor simulado, indicando que a heterogeneidade de variâncias quando proveniente de fatores genéticos, não interfere, substancialmente, sobre a estimação do componente de variância residual.

Tabela 4 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância genética

Componentes de variância	Simulado	Estimado
Genético Aditivo		
Baixo	699611,00 (836,43)	814479,19 (902,49)
Alto	1399222,00 (1182,88)	
Residual	1138587,00 (1067,05)	1216236,76 (1182,03)

Na Tabela 5, verifica-se que a simulação de dados com presença de heterogeneidade tanto de origem genética quanto ambiental (Estrutura 4), conduziu a estimação de componentes de variâncias intermediários aos valores simulados em cada estrato.

Tabela 5 - Valores simulados e preditos para os componentes de variância genético aditivo e residual, na estrutura de heterogeneidade de variância genética e residual

Componentes de variância	Simulado	Estimado
Genético Aditivo		
Baixo	699611,00 (836,43)	889875,23 (943,33)
Alto	1399222,00 (1182,88)	
Residual		
Baixo	1138587,00 (1067,05)	1718531,21 (1310,93)
Alto	2277174,56 (1509,03)	

Assim, observa-se que, mesmo quando os reprodutores apresentam proles bem distribuídas em ambos os estratos, a heterogeneidade de variância proveniente de fatores não genético provoca distorções sobre a estimação da variância genética aditiva. Mas por outro lado, quando a heterogeneidade de variância é decorrente de fatores genéticos, não há grande interferência sobre a estimativa da variância residual, tal comportamento pode ser explicado pela incorporação da matriz de parentesco na estimação do componente de variância genético aditivo, possibilitando discriminar melhor a origem da diferenças entre variâncias.

Quando a heterogeneidade é decorrente de fatores não genéticos, ocasiona confundimento entre estimativas provenientes dos efeitos aleatórios dos modelos.

Observa-se na Figura 1 que, quando a heterogeneidade de variância é decorrente de fatores genéticos (Estrutura 3), os valores estimados de variâncias genética aditiva e residual são próximos da estrutura em que as variâncias são homogêneas (Estrutura 1). No entanto, quando a heterogeneidade de variâncias é oriunda de fatores ambientais (estrutura 2), o valor estimado da variância residual tende a se aproximar dos valores das variâncias das classes, enquanto que a estimativa da variância genética aditiva pouco se altera.

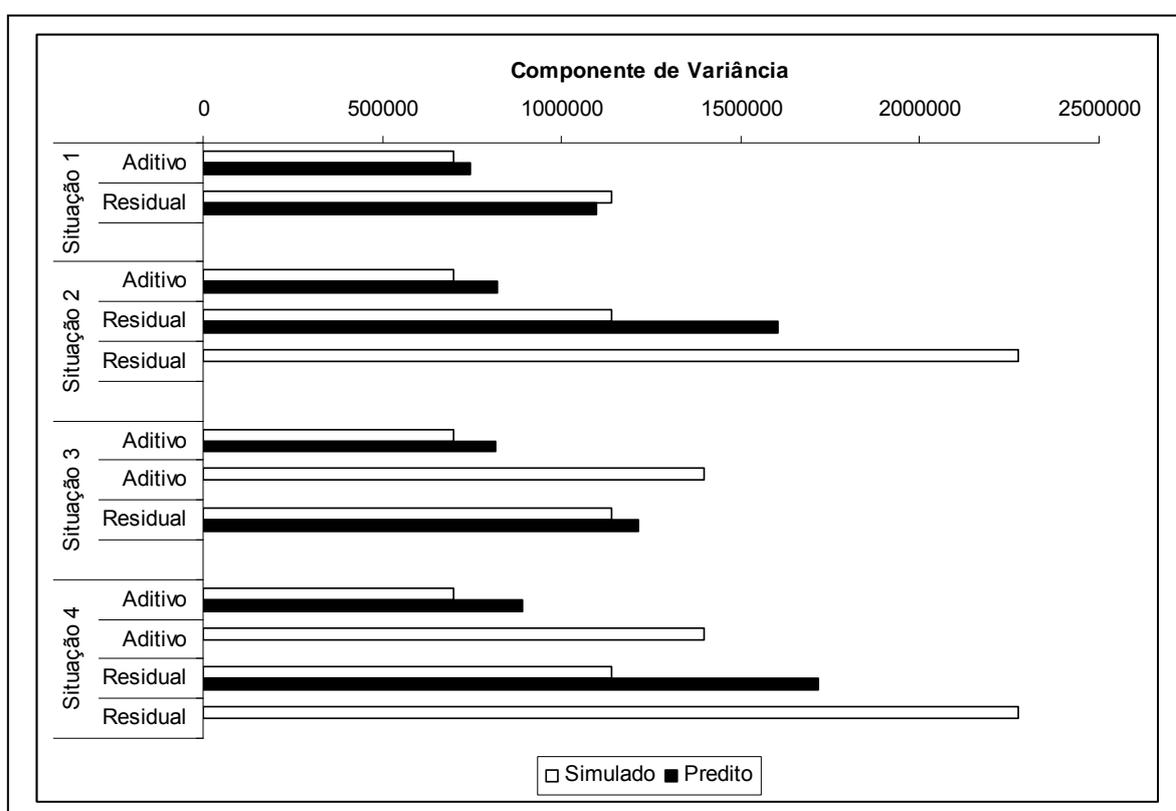


Figura 1 – Representação gráfica dos componentes de variância genético aditivo e residual, simulados e preditos, para as diferentes estruturas ou situações de dados

Aumento nas estimativas de componentes de variância genética e residual, à medida que o nível de produção dos rebanhos aumenta, foi observado por Hill et al. (1983), Torres (1998), Marion et al. (2001), Bueno et al. (2007) e Elmer et al. (2008), utilizando dados de produção.

Os comportamentos das variâncias genética aditiva e residual na ausência ou presença de heterogeneidade de variância têm reflexo direto sobre as estimativas de herdabilidade (Figura 2). Na estrutura onde a variância residual foi heterogênea a

estimativa de herdabilidade foi menor em relação à estrutura de homogeneidade de variâncias. Por outro lado, quando somente a variância genética aditiva foi heterogênea, a estimativa de herdabilidade, considerando-se apenas o estrato de alta variabilidade genética, foi inflacionada pela superestimação da variância genética aditiva. No entanto, a estimativa de herdabilidade obtida, desconsiderando essa fonte de heterogeneidade de variância, foi próxima à situação de homogeneidade de variância, indicando que, quando os reprodutores possuem boa distribuição de proles em diferentes ambientes, as estimativas relacionadas ao efeito genético são ponderadas pelo desempenho dos animais em cada ambiente. O não reconhecimento da heterogeneidade de variância nas avaliações genéticas, em condição de baixa conectividade, poderia provocar a tendência de favorecimento de animais que produziram em rebanhos com elevada variância, ocorrendo o oposto em rebanhos com baixa variância.

Torres et al. (1998) observaram componentes de variância genética aditiva, nas classes de desvio-padrão, maiores que os obtidos em análises desconsiderando a heterogeneidade de variância (característica única), à exceção da classe de alto desvio-padrão, que foi menor. Já os componentes de variância residual foram menores, o que levou às estimativas de herdabilidades maiores para as análises de múltiplas características, à exceção da classe de alto desvio-padrão, que foi ligeiramente menor.

Brotherstone e Hill (1986) afirmaram que a extensão do problema depende da origem da heterogeneidade. Se a mesma é proveniente de causas ambientais, a avaliação genética dos animais pode estar mais sob influência do ambiente no qual são criados que de seu potencial genético. Se a heterogeneidade de variância resulta de fatores genéticos, então o problema pode não existir. O efeito da heterogeneidade de variância sobre as avaliações genéticas das fêmeas é potencialmente mais sério, pois estas, geralmente, expressam todas as suas produções em um único rebanho.

Hill et al. (1983), Dong e Mao (1990) e Araújo (2001), ao estudarem registros de vacas holandesas, encontraram aumento nas herdabilidades com o aumento no nível de produção dos rebanhos. Bueno et al. (2007) observaram estimativas de herdabilidade ligeiramente maiores na classe de alto desvio-padrão fenotípico,

devido ao aumento da variância genética aditiva em relação ao aumento da variância residual, da classe de baixo para a classe de alto desvio padrão fenotípico. Maiores estimativas de herdabilidade ocorrendo na classe de médio desvio-padrão fenotípico foi observado por Short et al. (1990), Torres (1998), Marion et al. (2001). Costa (1998) estimaram maiores coeficientes de herdabilidade em rebanhos de baixo desvio-padrão fenotípico. Araújo et al. (2008) observaram estimativas de herdabilidade de 0,39 em ambos os níveis para a produção de leite e 0,33 e 0,41 para os níveis de alto e baixo desvio padrão, respectivamente.

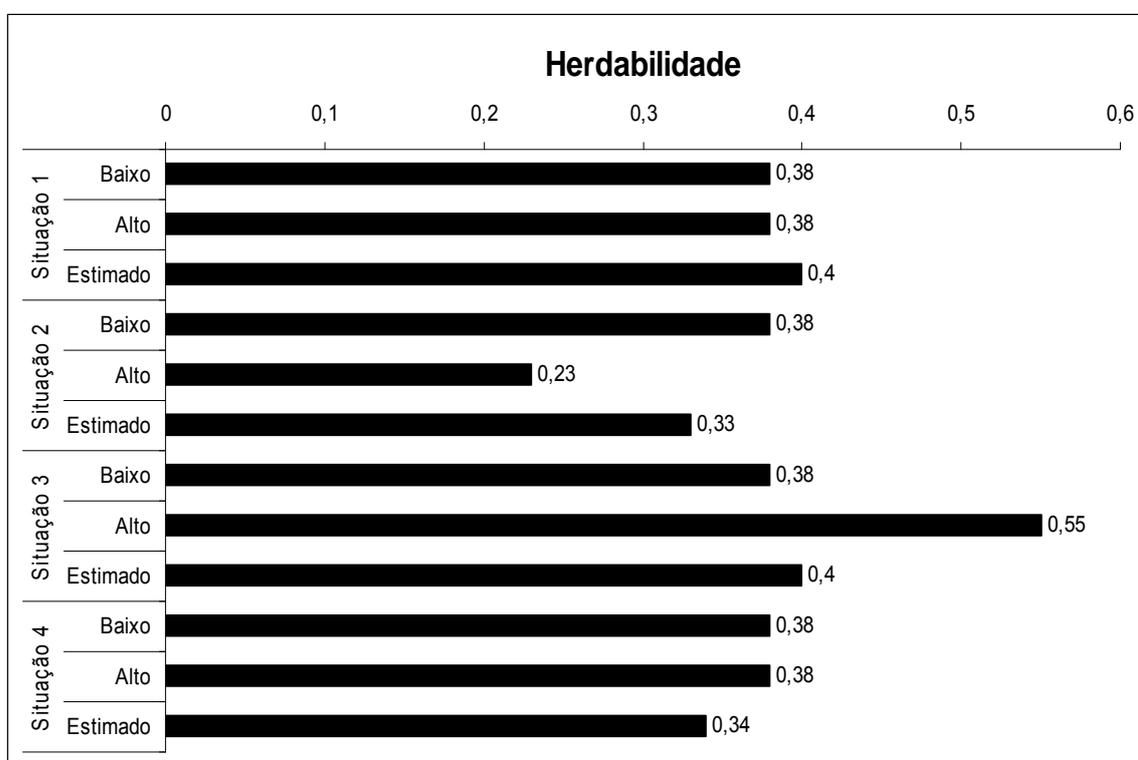


Figura 2 - Representações gráficas das estimativas de herdabilidade obtidas nas diferentes estruturas de dados.

Na Tabela 6, observa-se a mediana dos valores genéticos predito para cada estrutura. Verifica-se que a presença da heterogeneidade de variância superestima os valores genéticos, principalmente quando a mesma é oriunda de fatores ambientais. Nesta condição, não é bem discriminada a origem da heterogeneidade, superestimando a variância genética aditiva. Assim, rebanhos mais variáveis, influenciam mais a predição de valores genéticos em uma avaliação genética.

Tabela 6- Estatística descritiva dos valores genéticos dos reprodutores preditos nas diferentes estruturas de dados.

Estrutura	Mediana	Mínimo	Máximo	Amplitude
1	-17,03	-1578	1616	3194
2	39,76	-1493	1570	3063
3	-3,38	-1496	1500	2996
4	36,33	-1452	1667	3119

A correlação de Spearman e de Pearson (Tabela 7) entre os valores genéticos preditos dos reprodutores, para todas as situações, foram maiores que 0,90. O resultado indica que, mesmo havendo presença de heterogeneidade de variância genética e/ou ambiental, se os reprodutores possuem proles bem distribuídas entre os ambientes (estratos heterogêneos) a classificação do mérito genético não se altera, o que era esperado, pois em análises unicarácter, quando ocorre uma fonte de viés na avaliação genética, ela é comum a todos os indivíduos. No caso de análise multicarácter (mais de uma variável resposta), o viés poderia alterar a estrutura de covariância genética entre as características, podendo nessa situação, haver alteração na classificação dos méritos genético dos reprodutores.

Kennedy e Henderson (1991) afirmaram que a classificação dos animais, de modo geral, não é afetada devido a erros nas variâncias, quando as análises possuem característica única. Contudo, isto pode não ser verificado para características múltiplas.

Boldman & Freeman (1990), Costa (1999) e Torres et. al (2000) encontraram resultados de correlação genética maiores que 0,90, entre a mesma característica em classes de grupos de rebanhos diferentes. Araújo et al. (2002) encontraram correlação genética entre níveis de produção de leite igual a 0,85. Por outro lado, Araújo et al. (2008), estimaram correlação genética entre os níveis de produção igual a 0,58, indicando que os reprodutores foram selecionados em razão do ambiente mais variável em que suas progênes são criadas, do que propriamente pelos seus próprios méritos genéticos.

Simulando níveis crescentes de heterogeneidade de variância residual (0, 25, 50, 75 e 100%) e verificando o efeito sobre a estimativa de herdabilidade, verifica-se comportamento inversamente proporcional (Figura 3). Para cada aumento em um ponto percentual de heterogeneidade de variância, há aumento de 2027,00 kg² na variância residual e decréscimo de 0,00132 kg na estimativa de herdabilidade. Observa-se na Tabela 7 que as correlações entre os valores genéticos preditos para

os reprodutores, nos diferentes níveis de heterogeneidade, foram todos próximos a unidade, reiterando ainda mais, os resultados anteriores.

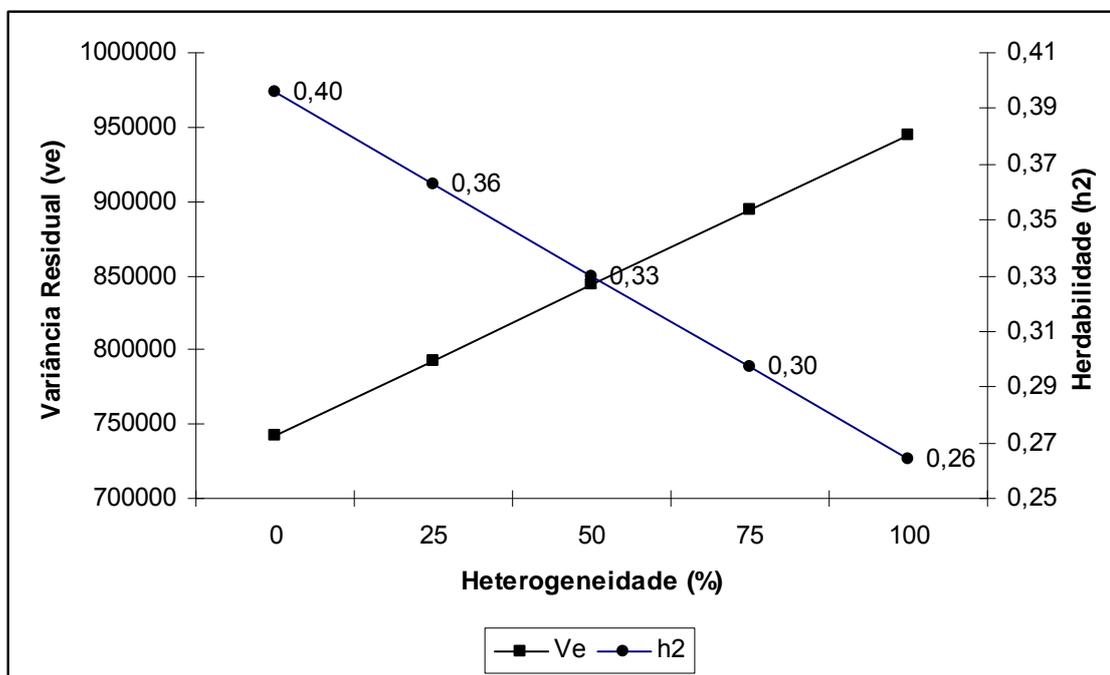


Figura 3 – Representação gráfica da relação do aumento de heterogeneidade de variância residual e da estimativa de herdabilidade, em cada situação.

Tabela 7 - Correlações de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) para os valores genéticos dos reprodutores preditos em níveis crescentes de heterogeneidade de variância residual

Percentual de heterogeneidade	Percentual de heterogeneidade				
	0	25	50	75	100
0	1,00	0,99	0,99	0,98	0,97
25	0,99	1,00	0,99	0,99	0,96
50	0,99	0,99	1,00	0,99	0,99
75	0,98	0,99	0,99	1,00	0,99
100	0,97	0,98	0,99	0,99	1,00

5.1 NÚMERO DESIGUAL DE PROLES POR REPRODUTOR

Simulou-se a heterogeneidade de variâncias residual onde o estrato 2 apresentou o dobro (2133,00 kg) do desvio-padrão do estrato 1 (1067,04 kg), posteriormente, criou-se três situações de número desigual de proles por reprodutor, na primeira situação (desbalanceamento 1) 50% das proles, de metade dos pais, foram eliminadas aleatoriamente no ambiente de baixa variabilidade ambiental, na segunda situação (desbalanceamento 2), foram eliminadas aleatoriamente 50% das proles de todos reprodutores, no ambiente de baixa variabilidade ambiental e, na

terceira situação, (desbalanceamento 3) eliminou-se aleatoriamente 50% das proles de todos os reprodutores no ambiente de alta variabilidade ambiental.

Observa-se na Tabela 8 que a situação de número de número desigual de proles por reprodutor nos estratos, provocou superestimação dos componentes de variância, enquanto que no desbalanceamento 1 e 2, houve maiores superestimações na estimação da variância residual, ocasionando em menores estimativas de herdabilidade. Na situação de desbalanceamento 3, houve maior superestimação da variância genética aditiva .

Na Figura 4, é exibido o percentual de superestimação dos componentes de variância genética aditiva e residual, em relação à condição em que todos os reprodutores apresentam o mesmo número de proles por estrato. Ao diminuir a contribuição da informação fenotípica proveniente dos rebanhos de menor variabilidade ambiental, o incremento da variância residual foi substancialmente maior. Por outro lado, quando diminui-se a quantidade de informação, proveniente de rebanhos de alta variabilidade ambiental, dilui-se o efeito da heterogeneidade de variâncias, reduzindo, principalmente, a superestimação da variância residual.

Tabela 8 – Estimativa de componentes de variância genético aditivo, residual e herdabilidade (h^2) em condição de número igual e desigual de proles por reprodutor, em presença de heterogeneidade de variância residual

	balanceado	Desbalanceamento		
		1	2	3
Aditivo	747105,21	992107,31	1007704,01	1221511,03
Residual	1099345,61	2812025,00	3147178,91	1854072,88
h^2	0,40	0,26	0,24	0,39

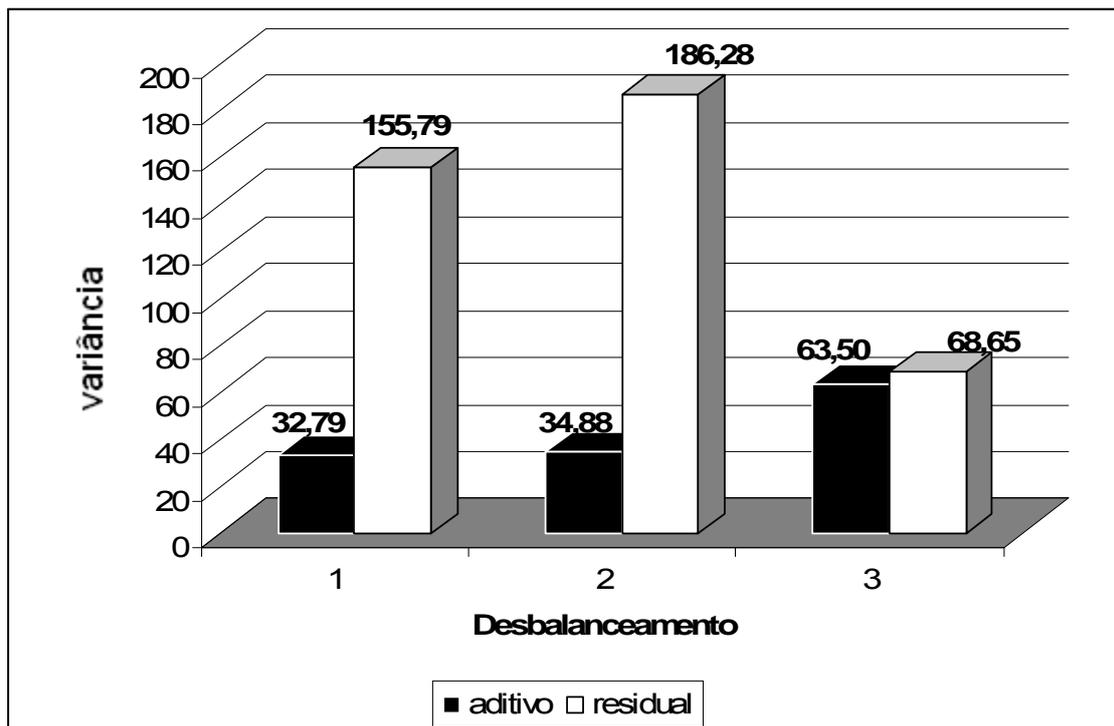


Figura 4 – Representação gráfica do percentual de superestimação dos componentes de variância, na presença de heterogeneidade de variância, com situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor

Verifica-se na Tabela 9 que, o número desigual de proles por reprodutor no estrato de baixa variabilidade, superestima a predição do valor genético dos reprodutores e diminui a amplitude entre as predições, havendo menor discriminação entre as predições de valores genéticos dos reprodutores, quando comparada à situação em que o número desigual de proles ocorreu no estrato de alta variabilidade.

Como a origem da heterogeneidade de variância é proveniente de diferenças ambientais, o valor genético dos reprodutores é ponderado pelo desempenho de suas proles em cada estrato. Quando diminui-se a contribuição do estrato de baixa variabilidade, o valor genético é predito com base em desempenho de animais com maiores produções, superestimando as predições dos valores genéticos (desbalanceamento 1 e 2). Quando a contribuição do estrato de alta variabilidade diminuiu, na predição do valor genético dos reprodutores, também diminuiu-se a superestimação das predições dos valores genéticos (desbalanceamento 3)

Tabela 9 - Estatística descritiva dos valores genéticos preditos dos reprodutores, em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor e na presença de heterogeneidade de variância residual

Condição	Mediana	Mínimo	Máximo
Balanceado 1	-17,03	-1578,00	1616,00
Desbalanceado 1	67,82	-1452,00	1700,00
Desbalanceado 2	80,45	-1406,00	1695,00
Desbalanceado 3	49,47	-1807,00	2024,00

Mesmo havendo alteração na magnitude dos valores genéticos preditos para os reprodutores, a heterogeneidade de variância não alterou a classificação entre os reprodutores (Tabela 10), todas as correlações de ordem foram próximas à unidade. Na Figura 5, são exibidos os valores genéticos preditos em cada situação, observa-se que na situação de desbalanceamento 3, apesar de seguir o mesmo comportamento das outras situações, a oscilação dos valores em relação ao balanceamento é bem maior.

Em estudo de simulação de dados, Carneiro et al (2008) verificaram que a existência de conexão genética entre rebanhos resultou em aumento nas correlações de ordem entre valores genéticos verdadeiros e preditos. Quando os touros tinham progênes em todos os rebanhos, as correlações de ordem para touros foram superiores a 90%. Situação contrária foi observada para situação onde a conexão genética foi baixa.

Tabela 10 – Correlação de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genéticos preditos dos reprodutores (n=100) em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor, na presença de heterogeneidade de variância residual.

	Balanceado	Desbalanceado 1	Desbalanceado 2	Desbalanceado 3
Balanceado	1,00	0,96	0,96	0,90
Desbalanceado 1	0,89	1,00	0,99	0,95
Desbalanceado 2	0,87	0,98	1,00	0,95
Desbalanceado 3	0,91	0,95	0,93	1,00

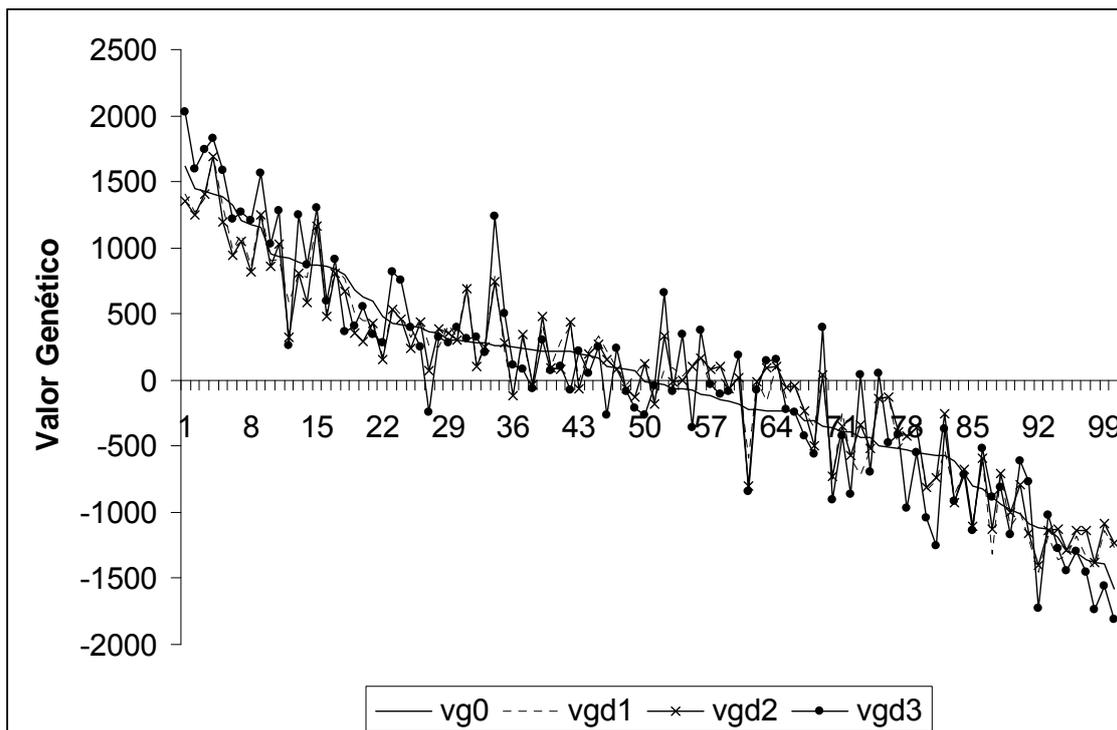


Figura 5 - Representação gráfica dos valores genéticos preditos dos reprodutores em diferentes situações envolvendo diferentes números de proles por reprodutor, na presença de heterogeneidade de variância residual.

Carneiro Júnior et al. (2005), por meio de dados simulados, com a finalidade de verificar a influência da heterogeneidade de variância residual na predição dos valores genéticos, utilizando inferência bayesiana, em dois tamanhos de população (pequeno ($n=300$) e grande ($n=4.800$)) observaram que heterogeneidade residual prejudica a predição dos valores genéticos e que, a utilização da informação *a priori* informativa, apesar de diminuir os quadrados médios dos erros, não resulta em melhor classificação dos indivíduos.

Carneiro et al. (2008) estudaram os efeitos de heterogeneidade sobre a avaliação genética de bovinos, simulando várias estruturas de dados com heterogeneidade para diferentes parâmetros, com e sem conectividade genética entre rebanhos. Verificaram que para as estruturas de dados com médias genéticas similares e heterogeneidade para outros parâmetros, as correlações entre valores genéticos foram superiores a 70% e, ainda, alta conectividade genética dos dados melhorou a predição dos valores genéticos de touros.

Altas correlações entre os valores genéticos dos reprodutores para produção de leite em diferentes classes de desvios-padrão com valores genéticos a produção de leite desconsiderando a heterogeneidade de variâncias, foram observados por Torres et al. (2000). Entretanto, os reprodutores apresentaram maiores valores genéticos em rebanhos das classes de alto desvio-padrão, similarmente ao verificado nesse estudo. Ainda, os autores concluíram que, na avaliação genética, é importante considerar a variabilidade entre rebanhos, pois, sob seleção, as classes mais variáveis contribuíram com a maior parte dos animais, e a avaliação genética do animal poderia ser função não apenas do seu potencial genético, mas também do ambiente no quais suas progênes expressaram a característica.

6. CONCLUSÕES

O efeito da heterogeneidade de variância, oriunda de fatores ambientais, ocasiona maiores distorções sobre a avaliação genética animal, em relação, quando a mesma é proveniente de causas genéticas.

A conexão genética entre diferentes ambientes, dilui o efeito da heterogeneidade de variância, tanto de origem genética, quanto ambiental, na predição de valores genéticos dos reprodutores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, C. V.; CARDOSO, A. M. C.; RAMOS, A. A.; ARAÚJO, S. I.; MARQUES, J. R. F.; TOMAZINI, A. P. I.; CHAVES, L. C. Heterogeneidade de variâncias e parâmetros genéticos para produção de leite em bubalinos da raça Murrah, mediante inferência Bayesiana, **Rev. Bras. Saúde Prod. An.**, v.9, n.3, p. 416-425, 2008

ARAUJO, C V.; TORRES, R. A.; RENNÓ, F. P.; PEREIRA, J. C.; TORRES FILHO, R. A. ARAUJO, S. I.; PIRES, A. V.; RODRIGUES, C. A. F. Heterogeneidade de Variância na Avaliação Genética de Reprodutores da Raça Pardo-Suíça no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.3, p.1343-1349, 2002 (suplemento)

ARAÚJO, C. V.; TORRES, R.A.; COSTA, C. N.; SAVIO, P. S.; PEREIRA, C. S.; euclides, r. f., Torres Filho, r. a. Interação Reprodutor x Rebanho na Produção de Leite da Raça Holandesa no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.3, suplemento 1, 2001

ARAÚJO, C.V. **Efeito da interação reprodutor x rebanho sobre a produção de leite na raça Holandesa**. Viçosa, MG:UFV, 2000. 80p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 2000.

BOLDMAN, K. G., FREEMAN, A. E. Adjustment for heterogeneity of variance by herd production level in dairy cow and sire evaluation. **Journal of Dairy Science**, v. 73, n. 2, p. 503-512, 1990.

BROTHERSTONE, S., HILL, W.G.. Heterogeneity of variance amongst herds for milk production. **Animal Production**, 42(3):297-303, 1986.

BUENO, R. S.; TORRES, R. A.; RENNÓ, F. P. ; PEREIRA, J. C. ; ARAÚJO, C. V. ; LOPES, P. S. ; EUCLYDES, R. F. Ajustamento para heterogeneidade de variância para produção de leite e gordura entre rebanhos da raça Pardo-Suiça no Brasil. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 59, p. 484-487, 2007.

CARNEIRO, A. P. S.; TORRES, R. A.; LOPES, P. S.; SILVA, F. B. Heterogeneidade e avaliação genética em bovinos, estudo utilizando dados simulados. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, v. 30, n. 1, p. 113-119, 2008

CARNEIRO JUNIOR, J. M.; ASSIS, G. M. L.; FONSECA, R., EUCLUDES, R. F.; LOPES, P. S.; TORRES, R. A. Predição de valores genéticos sob heterogeneidade de variância residual, utilizando distribuição normal contaminada. In: **REUNIÓN DE LA ASOCIACIÓN LATINOAMERICANA DE PRODUCCIÓN ANIMAL**, 29 - BIOTAM Nueva Serie. Edición Especial 2005.

CIENFUEGOS-RIVAS, E.G., OLTENACU, P.A., BLAKE, R.W., SCHWAGER, S.J., CATILLO-JUAREZ, H., RUIZ, F.J. Interaction between milk yeild of holstein cows in Mexico and the United States. **Journal of Dairy Science**, v.82, n.10, p.2218-2223, 1999.

COSTA, C.N. An investigation into heterogeneity of variance for milk and fat yields of Holstein cows in Brazilian herd environments. **Genetics and Molecular Biology**, v.22, n.3, 1999

COSTA, C. N. **Genetic relationships for milk and fat yields between Brazilian and United States Holstein cattle populations**. Ithaca (NY): Cornell University, 1998. 175 p. Thesis (Doctor of Philosophy) - Ithaca (NY), 1998.

COSTA, C.N., BLAKE, R.W., POLLAK, E.J. *et al.* Genetic analysis of Holstein cattle populations in Brazil and United States. **Journal Dairy Science**, v.83, n.12, p.2963-2974, 2000.

DE VEER, J. C.; VAN VLECK, L. D. Genetic parameters for first lactation milk yields at three levels of herd production. **Journal of Dairy Science**, v. 70, n. 7, p. 1434-1441, 1987.

DICKERSON, G.E. 1962. Implication of genetic-environmental interaction in animal breeding. **Animal Production**, 4(1):47-63.

DONG, M. C.; MAO, I. L. Heterogeneity of (co)variance and heritability in different levels of intra-herd milk production variance and of herd average. **Journal of Dairy Science**, v. 73, n. 3, p. 843-851, 1990.

ELMER F.V.; RAMOS, T. A.; WESCHLER, F. S.; FALCÃO, A. J. S.; MUNAR, D. P. Detecção e caracterização da heterogeneidade de variância na produção de leite de bovinos da Raça Holandesa, **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.3, n.4, p.381-385, 2008

FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. **The American Naturalist.**, v.86, n.830, p.293-298, 1952

GARRICK, D. J.; VAN VLECK, L. D. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. **Journal of Animal Science**, v. 65, n. 2, p. 409-421, 1987.

GIANOLA, D. Selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. **Theoretical Applied Genetic**, v. 72, n. 5, p. 671-677, 1986.

GIANOLA, D.; HAMMOND, K. **Advances in statistical methods for genetic improvement of livestock**, 18. Berlin: Springer-Verlag; New York: Heidelberg, 1990, 534 p.

HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. **Biological Review**, v.22, n.2, p.195-213, 1947.

HENDERSON, C. R. Application of linear models in animal breeding. **Ithaca: University of Guelph**, 1984. 462 p.

HENDERSON, C.R. Comparison of alternative sire evaluation methods. **Journal of Animal Science**, v.41, p.760-770, 1975

HILL, W. G.; EDWARDS, M. R.; AHMED, M. K. A.; THOMPSON, R. Heritability of milk yield and composition at different levels and variability of production. **Animal Production**, v.36, n.1, p. 59-68, 1983.

HILL, W. G. On selection among groups with heterogeneous variance. **Animal Production**, v. 39, n. 3, p. 473-477, 1984.

HOURI NETO, M. **Interação genótipo-ambiente e avaliação genética de reprodutores da raça Holandesa, usados no Brasil e nos Estados Unidos da América**. Belo Horizonte, MG: UFMG, 1996. 204p. Tese (Doutorado em Melhoramento Animal) – Universidade Federal de Minas Gerais, 1996.

KENNEDY, B.W.; HENDERSON, C. R. The unfinished legacy. *Journal of Dairy Science*. 74:4067-4081. 1991

KENNEDY, B.W. Variance component estimation and prediction of breeding values. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v.23, n.4, p.565-578, 1981.

LOFGREN, D.L.; VINSON, W.E.; PEARSON, R.E. Herdability of milk yield at different herd means and variance for production. **Journal of Dairy Science**, 68(10):2737-2739, 1985

LUSH, J.L. **Animal breeding plans**. Ames: Iowa State College, 443p., 1945.

MEUWISSEN, T. H. E.; VAN DER WERF, J. H. J. Impact of heterogeneous within herd variances on dairy cattle breeding schemes: a simulation study. **Livestock Production Science**, v. 33, p. 31-41, 1993.

PATTERSON, H.D. e THOMPSON, R. 1971. Recovery of Interblock Information when Block Sizes Unequal. **Biometrika**, v.58, p. 545-554. 1971

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 da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.6 p. 2030-2035, 2000 (Suplemento 1).

SAS INSTITUTE. **SAS System for Linear Models**. 3.ed. Cary: 1991.

SHORT, T.H.; BLAKE, R.W.; QUAAS, R.L. *et al.* Heterogeneous within-herd variance: 1 Genetic parameters for first and second lactations milk yield of grade Holstein cows. **Journal of Dairy Science**, v.73, n.11, p.3312-3320, 1990.

STANTON, T.L.; BLAKE, R.W.; QUAAS, R.L.; VAN VLECK, L.D.; CARABAÑO, M.J. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, México and Porto Rico. **Journal of Dairy Science**, v.74, n.5, p.1700-1714, 1991.

TORRES, R.A. **Efeito da heterogeneidade de variância na avaliação genética de bovinos da raça Holandesa no Brasil**. Belo Horizonte, MG: UFMG, 1998. 123p. Tese (Doutorado em Ciência Animal) - Universidade Federal de Minas Gerais, 1998.

TORRES, R.A.; BERGMANN, J.A.G.; COSTA, C.N. Pereira, C. S., Valente, J.;Penna, V. M., TORRES FILHO, R. A.; ARAUJO, C. V. Heterogeneidade de variância e avaliação genética de bovinos da raça Holandesa no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.4, p.1050-1059, 2000.

VALÊNCIA, E. F. T.; RAMOS, A. A., WECHSLER, F. S.; GONÇALVES, H. C. Heterogeneidade dos componentes de variância na produção de leite de rebanhos dos estados de São Paulo e Paraná, Brasil. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35, 1998, Botucatu. **Anais...** Botucatu: SBZ, 1998. p. 488-490.

VAN DER WERF, J. H. J.; MEUWISSEN, T. H. E.; DE JONG, G. Effects of correction of variance on bias and accuracy of breeding value estimation in dutch dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 77, n. 10, p.3174-3184, 1994.

VAN VLECK, L. D. Selection when traits have different genetic and phenotypic variances in different environments. **Journal of Dairy Science**, v. 70, n. 1, p. 337-344, 1987.

VINSON, W. E. Potential bias in genetic evaluations from differences in variation within herds. **Journal of Dairy Science**, v. 70, n. 11, p. 2450-2455, 1987.

VIU, M.A.O.; MAGNABOSCO, C.U.; MUNIZ, L.C. Emprego de simulação através de modelos bioeconômicos em programas de melhoramento genético animal. **PUBVET**, V.2, N.5, Fev1, 2008.

WEBER, T.; RORATO, P. R. N.; FERREIRA, G. B. B.; BOLIGON, A. A.; GHELLER, D. G.; GUTERRES, L. F. W. Coeficientes de Herdabilidade e Correlações Genéticas para as Produções de Leite e de Gordura, em Diferentes Níveis de Produção, para Raça Holandesa no Estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.34, n.2, p.514-519, 2005

WINKELMAN, A.; SCHAEFFER, L. R. Effect of heterogeneity of variance on dairy sire evaluation. **Journal of Dairy Science**, v. 71, n. 11, p. 3033-3039, 1988.