

Planaltina, DF / Dezembro, 2024

## Estratégias genômicas para melhoria da maciez da carne em bovinos da raça Nelore



**Embrapa**

**Cerrados**

**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária**  
**Embrapa Cerrados**  
**Ministério da Agricultura e Pecuária**

ISSN 1517-5111 / e-ISSN 2176-5081

# **Documentos 413**

Dezembro, 2024

## **Estratégias genômicas para melhoria da maciez da carne em bovinos da raça Nelore**

*Byanka Bueno Soares*  
*Ludmilla Costa Brunes*  
*Eduardo da Costa Eifert*  
*Roberto Daniel Sainz*  
*Marcos Fernando Oliveira e Costa*  
*Cláudio Ulhoa Magnabosco*

**Embrapa Cerrados**  
*Planaltina, DF*  
2024

**Embrapa Cerrados**  
BR 020, Km 18, Rod. Brasília / Fortaleza  
Caixa Postal 08223  
73310-970 Planaltina, DF  
www.embrapa.br/cerrados  
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações

Presidente

*Eduardo Alano Vieira*

Secretário-executivo

*Lidiamar Barbosa de Albuquerque*

Membros

*Alessandra de Jesus Boari, Alessandra Silva G. Faleiro, Angelo Aparecido Barbosa Sussel, Fábio Gelape Faleiro, Fabíola de Azevedo Araújo, Giuliano Marchi, Jussara Flores de Oliveira Arbues, Karina Pulrolnik, Maria Emília Borges Alves e Natália Bortoleto Athayde Maciel*

Edição executiva e revisão de texto

*Jussara Flores O. Arbues*

Normalização bibliográfica

*Marilaine Schaun Pelufe*

Projeto gráfico

*Leandro Sousa Fazio*

Diagramação

*Wellington Cavalcanti*

Foto da capa

*Byanka Bueno Soares*

Publicação digital: PDF

### **Todos os direitos reservados**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

### **Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Embrapa Cerrados

---

E82 Estratégias genômicas para melhoria da maciez da carne em bovinos da raça Nelore / Byanka Bueno Soares... [et al.]. – Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2024.

68 p. (Documentos / Embrapa Cerrados, ISSN 1517-5111 / e-ISSN 2176-5081 ; 413).

1. Gado zebu. 2. Nelore. 3. Carne. 4. Melhoramento animal. 5. Genética animal. I. Soares, Byanka Bueno. II. Série.

CDD (21 ed.) 636.291

# **Autores**

---

## **Byanka Bueno Soares**

Zootecnista, mestre, estudante de doutorado da Universidade Federal de Goiás, estagiária na Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

## **Ludmilla Costa Brunes**

Zootecnista, doutora em Zootecnia, bolsista (Recursos Humanos em Áreas Estratégicas na Empresa Avaltech/Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) na Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

## **Eduardo da Costa Eifert**

Engenheiro-agrônomo, doutor em Zootecnia, pesquisador da Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

## **Roberto Daniel Sainz**

Engenheiro-agrônomo, doutor em biologia nutricional, professor emérito da University of California System, Davis, Califórnia, USA

## **Marcos Fernando Oliveira e Costa**

Médico-veterinário, doutor em Fisiologia Animal, pesquisador da Embrapa Cerrados, Planaltina, DF

## **Cláudio Ulhoa Magnabosco**

Zootecnista, doutor em Ciências Biológicas, pesquisador da Embrapa Cerrados, Planaltina, DF



Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás (Fapeg) pela concessão de bolsa de formação nível doutorado à doutoranda Byanka Bueno Soares. À Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) pelo fomento financeiro à pesquisa.



# Apresentação

---

O agronegócio brasileiro desempenha papel crucial na produção de proteína animal, destacando-se como um dos principais fornecedores globais do setor. Contudo, apesar do volume produzido de carne bovina no Brasil, existem aspectos que precisam ser aprimorados visando aumentar a padronização, a qualidade das carcaças e, conseqüentemente, o valor agregado deste produto. Neste âmbito, para que se tenha uma pecuária ainda mais lucrativa e eficiente, deve-se buscar melhorias contínuas da genética, da nutrição e do manejo adequado, buscando uma maior padronização, ou seja, animais mais uniformes, com melhor rendimento, conformação de carcaça e de qualidade de carne.

Fatores genéticos e ambientais influenciam a expressão das características complexas, sendo que a interação entre elas é significativa, de modo que o potencial genético de um indivíduo só será completamente expresso se o ambiente no qual está inserido for favorável ao seu nível de desempenho. Neste contexto, o conhecimento efetivo do impacto da seleção para maciez da carne sobre outras características comumente avaliadas nos programas de melhoramento genético, possibilitam uma seleção mais efetiva, considerando uma ampla disponibilidade de características, visando atender as demandas do mercado.

Considerando a complexidade e alto custo de mensuração, a seleção para características de natureza multifatorial como a maciez, tem sido beneficiadas pela utilização de informações de marcadores moleculares na predição do mérito genético do animal para qualidade de carne, mesmo para animais que não possuem informação fenotípica, mas que estejam ligados a uma base de dados com informações de pedigree, genômica e fenotípica, se tornando ferramenta promissora na identificação de animais geneticamente superiores. Além disso, análises de associação genômica ajudam a identificar regiões genômicas, genes, vias metabólicas importantes, associadas aos mecanismos genéticos, epigenéticos, de controle de expressão,

auxiliando no desenvolvimento de estratégias de seleção mais eficazes e melhor compreensão da expressão fenotípica da característica sob estudo.

Este documento elucida a relevância e importância da seleção para maciez da carne e aborda os parâmetros genéticos relacionados a essa característica e sua associação com outras de importância econômica avaliadas nos programas de melhoramento genético, auxiliando no desenvolvimento de estratégias equilibradas de seleção que maximizem os benefícios econômicos. Além disso, são apresentadas informações sobre marcadores moleculares, genes e vias associados à maciez da carne identificadas em outros estudos. Também são apresentadas estratégias e ferramentas potenciais para a predição genômica da maciez da carne, buscando maximizar a habilidade de predição para esta característica em bovinos Nelore..

*Sebastião Pedro da Silva Neto*  
Chefe-Geral da Embrapa Cerrados

# Sumário

---

<b>Introdução</b>	11
<b>Maciez da carne em bovinos da raça Nelore</b>	16
<b>Características de interesse econômico avaliadas na raça Nelore</b>	18
<b>Associação genética entre maciez da carne e características de crescimento e carcaça</b>	22
<b>Marcadores moleculares associados à maciez da carne</b>	27
<b>Genes e vias metabólicas associados à maciez da carne</b>	38
<b>Estratégias de predição genômica para maciez da carne</b>	42
<b>Referências</b>	49



## Introdução

---

O intenso processo de melhoramento genético ao longo dos anos, aliado à sua rusticidade e adaptabilidade, fez com que a raça Nelore (*Bos indicus*) ocupasse posição de destaque na composição genética do rebanho brasileiro. Atualmente, além do potencial produtivo em condições de pastagem de países tropicais, a raça vem apresentando notável habilidade materna e longevidade reprodutiva (Oliveira et al., 2020; Soares et al., 2023), além da redução da idade ao primeiro parto, o que é desejável, pois está associada ao aumento da precocidade sexual e eficiência reprodutiva. Animais mais precoces também apresentam melhor desempenho para características de carcaça, uma vez que animais que manifestam maturidade sexual em menor idade também iniciam a deposição de tecido adiposo de forma antecipada, o que pode contribuir para redução da idade de abate dos animais e obtenção de carcaças com maior rendimento, deposição de gordura e, conseqüentemente, melhorando os rendimentos de cortes cárneos e qualidade da carne (Brunes et al., 2024).

No entanto, essa não é a realidade da maioria dos criatórios brasileiros, visto que a maioria das carcaças brasileiras são oriundas de animais abatidos em idade avançada e baixa padronização, levando a menor qualidade e valorização da carne obtida. Além do sistema de produção adotado e da alta idade de abate, animais zebuínos se caracterizam por apresentarem menor índice de marmoreio e maciez quando comparado às raças taurinas (Martins et al., 2017), levando a baixa valorização da carne brasileira. Isso se deve tanto ao potencial genético dos indivíduos quanto ao sistema de criação, que é predominantemente extensivo, com áreas de pastagens de baixa qualidade e em algum estado de degradação.

A genética desempenha papel fundamental na eficiência da pecuária. Segundo Koch et al. (1982), em uma raça, 30% da variação da maciez da carne pode ser explicada por fatores genéticos aditivos, enquanto 70% dessa variação é explicada por fatores genéticos não aditivos ou fatores ambientais. Assim, o controle de fatores ambientais,

como o estresse antes do abate, tempo e temperatura de resfriamento, período de maturação e condições de preparo, podem interferir significativamente em melhorias na maciez da carne. Diante disso, pesquisas têm sido conduzidas com bovinos Nelore, apresentando resultados promissores e evidenciando a variabilidade genética relacionada à maciez, contribuindo para a produção de carnes de melhor qualidade (Sainz et al., 2005; Castro et al., 2014; Pereira et al., 2015; Magnabosco et al., 2016a; Feitosa et al., 2017). Contudo, a maciez da carne é característica multifatorial e avaliada apenas após o abate, o que dificulta seu uso como critério de seleção genética. Ainda assim, observa-se uma tendência de aumento no valor de comercialização de carnes certificadas para maciez, com maior aceitação pelo mercado consumidor em detrimento ao sistema tradicional de *commodity*.

Faz-se exemplo um dos relatórios disponibilizados pelo Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (Estados Unidos, 2024), demonstrando que os consumidores estão dispostos a pagar US\$ 2,00 a mais por quilo dependendo da classificação para qualidade, além de US\$ 6,52 a mais dependendo do corte, como, por exemplo, o T-Bone. No Brasil, apesar da ausência de programas de bonificação específicos para maciez da carne, alguns frigoríficos possuem linhas diferenciadas de carne de melhor qualidade, com sistema de bonificação. Assim, os produtores que atendem aos padrões pré-estabelecidos recebem uma bonificação financeira diferenciada pela qualidade superior de sua carne, sendo até 16% de sobre preço no valor do boi gordo. Para o consumidor, o preço da carne certificada pode ter um incremento que varia de 20 a 30%, dependente da raça (Karpinski, 2016; Lopes et al., 2017). Essas informações indicam o potencial impacto econômico da seleção para maciez da carne em bovinos Nelore.

Apesar de tamanha importância, a dificuldade de mensuração da maciez da carne também limita estudos que avaliam as associações existentes entre esta característica e outras relacionadas à qualidade da carne, ou às diversas características de importância econômica em sistemas de produção de carne (Tonussi et al., 2015; Gordo et al., 2018; Lopes et al., 2021; Mamede et al., 2023; Arikawa et al., 2024).

Além disso, os resultados já obtidos nesses estudos não são consistentes, devido ao baixo número de fenótipos analisados, aos modelos utilizados e à falta de critérios de seleção, o que impossibilita a estimação mais acurada dos parâmetros genéticos e o conhecimento efetivo das associações genéticas existentes entre essas características, evidenciando a necessidade de mais estudos envolvendo a maciez da carne, para ser possível efetivamente utilizar esta característica como critério de seleção genética.

Nesse sentido, ferramentas moleculares e informações genômicas surgem como uma nova abordagem para avaliação de características de difícil e alto custo de mensuração e natureza multifatorial em programas de melhoramento genético (Castro et al., 2017; Lopes et al., 2021; Arikawa et al., 2024). Neste contexto, a avaliação de animais com o auxílio de informações genômicas tornou-se bastante promissora, e entre as técnicas disponíveis, destaca-se a Seleção Genômica (*Genomic Selection* – GS), oferecendo diversas vantagens, como a redução do tempo necessário para avaliação das características, especialmente aquelas de difícil mensuração, aumento da acurácia na predição dos valores genéticos, possibilidade de avaliação de animais jovens ou na ausência de registros fenotípicos, e a diminuição do intervalo entre gerações, resultando em maiores ganhos genéticos anuais (Castro et al., 2017; Brunet et al., 2021).

Estudos de GS visam explorar o desequilíbrio de ligação (DL) entre loci de características quantitativas (*quantitative trait loci* – QTL) e marcadores de polimorfismo de nucleotídeo único (*single nucleotide polymorphism* – SNPs) localizados ao longo de todo o genoma, capturando grande parte da variação genética responsável pela variação fenotípica das características avaliadas, possibilitando, assim, prever o valor genômico dos animais (*Genomic Estimated Breeding Values* – GEBV) (Meuwissen et al., 2001), com maior confiabilidade que métodos tradicionais de melhoramento, que se baseiam apenas em informações fenotípicas e de pedigree. Nesse sentido, a inclusão de informações genômicas aumenta a confiabilidade dos resultados obtidos. Os efeitos dos SNPs são estimados tendo como variável resposta o fenótipo. Assim, caso este não seja mensurado corretamente,

os GEBVs obtidos também serão enviesados, levando a decisões errôneas de seleção. Além de o método ideal de GS depender da arquitetura genética da característica, os efeitos utilizados no modelo e o método adotado podem influenciar a habilidade de predição e a capacidade de identificação dos animais superiores ou inferiores em uma população.

Estudos de Associação Genômica Ampla (*Genome-wide Association Studies* – GWAS) se destacam na avaliação de características complexas, o que possibilita identificar genes e regiões genômicas relacionadas a características quantitativas e elucidar a arquitetura genética destas. A partir deste conhecimento, é possível utilizar as variações presentes no genoma como marcadores moleculares (Castro et al., 2017; Leal-Gutiérrez et al., 2020; Pegolo et al., 2020). As regiões genômicas associadas às características de interesse são importantes ferramentas de seleção. Porém, são observados muitos resultados divergentes na literatura quanto aos marcadores moleculares efetivos, que permeiam diferentes gerações, além de explicarem uma pequena proporção da variância genética (Magalhães et al., 2016; Castro et al., 2017; Fonseca et al., 2017; Leal-Gutiérrez et al., 2020).

Adicionalmente, a validação de marcadores é essencial, pois confirma associações e assegura a replicabilidade dos resultados em diferentes populações, evitando falsos positivos e garantindo a robustez para aplicações práticas. Além disso, é importante verificar se a relação entre a mutação causal e um SNP se mantém constante entre populações, sem ser afetada pela subestrutura populacional ou ao longo da seleção. Essa validação pode ser realizada em diferentes raças, populações, em diferentes condições ambientais e validação cruzada, ou até mesmo ser realizada nas progênie dos animais em que os marcadores foram identificados, confirmando sua utilidade em prever características genéticas em descendentes. Portanto, o tipo de validação a ser utilizado dependerá muito da complexidade da característica sob análise, tamanho da população, entre outros fatores (Kirkpatrick et al., 2019; Fortes et al., 2020; Melo et al., 2020; Olasege et al., 2022).

As aplicações dos resultados de GWAS podem ser ampliadas por meio da identificação de vias metabólicas e outras análises funcionais, as quais auxiliam no desenvolvimento de estratégias de seleção e maior compreensão da expressão das características, como o controle da expressão gênica, regulação pós-transcrição, sinalização celular e das vias metabólicas e outros mecanismos moleculares, principalmente quando relacionadas àquelas de alta complexidade biológica (Huang et al., 2009).

Diante desse cenário, objetivando atender à crescente demanda mundial por carne de melhor qualidade, faz-se necessária a identificação e disponibilização de animais geneticamente superiores para produção de melhor maciez, o que possibilita a abertura de nichos de mercado específicos, oferecendo melhor remuneração ao pecuarista, e conseqüentemente maior competitividade da carne brasileira no mercado internacional, agregando valor às carcaças produzidas. Neste contexto, torna-se necessária a realização de estudos de GS e GWAS, que englobem um grande tamanho populacional, possibilitando a obtenção de valores genômicos mais acurados, o que ampliam as possibilidades de aplicação das ferramentas genômicas e da utilização da maciez da carne como critério de seleção em programas de melhoramento genético, bem como, o conhecimento das associações existentes da maciez da carne com outras características de interesse econômico.

Neste âmbito, objetivou-se apresentar os parâmetros genéticos relacionados à maciez da carne e sua associação com outras características de importância econômica avaliadas nos programas de melhoramento genético, bem como apresentar informações sobre marcadores moleculares, genes e vias associados à maciez da carne que já foram identificadas em outros estudos; além de estratégias e ferramentas potenciais para a predição genômica da maciez da carne, buscando maximizar a habilidade de predição para esta característica em bovinos Nelore.

## Maciez da carne em bovinos da raça Nelore

---

A maciez da carne é uma característica multifatorial (Gagaoua et al., 2019), ou seja, é influenciada por diversos fatores intrínsecos (genéticos) e extrínsecos (ambientais) ao animal, tais como idade, alimentação, sexo e condição sexual, manejo da carcaça pré e pós-abate. Além disso, diversos fatores fisiológicos, bioquímicos e enzimáticos estão envolvidos no processo de amaciamento da carne, como o declínio do pH *post-mortem*, o potencial proteolítico, a degradação miofibrilar, o tamanho das fibras e dos feixes e os inúmeros sistemas enzimáticos envolvidos na degradação das proteínas musculares, além do tipo de músculo, comprimento do sarcômero, tempo de maturação, métodos de processamento (Felício, 1997; Hudson et al., 2015; Martins et al., 2017; Park et al., 2018; Mwangi et al., 2019; Pacheco et al., 2020; Ramos et al., 2022).

Como mencionado anteriormente, a genética pode chegar a explicar até 30% da variação na maciez, enquanto os fatores ambientais podem ser responsáveis por cerca de 70% (Kock et al., 1982). No entanto, vale ressaltar que estes fatores interagem de maneira significativa, visto que o potencial genético de um indivíduo só será completamente expresso se o ambiente no qual está inserido for favorável ao seu desempenho (Oliveira et al., 2020).

A variabilidade da maciez também varia entre raças, sendo que a carne de animais zebuínos é associada a uma carne de textura mais firme quando comparada à genética taurina. Rodrigues et al. (2017), objetivando comparar o perfil proteômico e fosfoproteômico do músculo de bovinos da raça Nelore e Angus, observaram uma provável relação entre apoptose e maciez da carne observadas em raças zebuínas e taurinas. A apoptose, ou morte celular programada, ocorre como uma resposta a uma variedade de estímulos, incluindo o estresse celular. Condições de estresse agudo após o abate, como hipóxia, acúmulo de ácido lático e desequilíbrios iônicos, podem

desencadear vias bioquímicas que levam à apoptose das células musculares. Os resultados encontrados por Rodrigues et al. (2017) levantam a hipótese de que o músculo de animais Angus seria mais susceptível à apoptose em comparação com os animais zebuínos, além de sugerirem que essa diferença na susceptibilidade à apoptose poderia estar relacionada a menor atividade da enzima calpastatina, a qual é geralmente mais abundante no músculo de animais zebuínos em comparação com os taurinos. A calpastatina é reconhecida como a principal inibidora da  $\mu$ -calpaína que, por sua vez, é considerada a principal enzima responsável pelo amaciamento da carne durante a resolução do *rigor mortis* (Whipple et al., 1990; Koohmaraie, 1992).

De fato, Martins et al. (2017), avaliando a atividade da calpastatina, a expressão gênica e a abundância de proteínas envolvidas no amaciamento da carne, verificaram que a maior proteólise *post mortem* no músculo esquelético de animais Angus, não é causada por diferenças na expressão dos genes que codificam calpastatina ou calpaína, mas sim devido à maior atividade da calpastatina no músculo esquelético de bovinos Nelore. Além disso, os autores observaram menor índice de fragmentação miofibrilar para bovinos Nelore, com valor de  $47,6 \pm 4,28\%$ , enquanto a raça Angus apresentou valores de  $69,2 \pm 4,28\%$ . O índice de fragmentação miofibrilar é responsável por identificar a variação da maciez pela taxa e extensão da proteólise (Koohmaraie et al., 2002). Em um estudo realizado por Shackleford et al. (1994), foi relatado que a estimativa de herdabilidade dos níveis de calpastatina é alta (0,65) e que a correlação genética entre o nível de calpastatina e a força de cisalhamento (FC) ou *Warner-Bratzler shear force* (WBSF) é de 50%, sugerindo que a seleção genética contra altos níveis de calpastatina poderiam resultar na melhoria da maciez da carne.

As diferenças genéticas entre linhagens também podem ser uma das possíveis causas que afetam a maciez da carne (Magnabosco et al., 2006). Nesse sentido, pesquisas desenvolvidas com bovinos da raça Nelore demonstraram a existência de variabilidade genética para maciez da carne, com potencial de produção de carne de qualidade no padrão internacional americano (Sainz et al., 2005; Magnabosco

et al., 2006; Castro et al., 2014; Pereira et al., 2015; Magnabosco et al., 2016a; Castro et al., 2017; Feitosa et al., 2017; Gordo et al., 2018; Ramos et al., 2022; Mamede et al., 2023; Arikawa et al., 2024). Estes trabalhos mostram que o progresso genético para melhoria da maciez da carne pode ser obtido por meio da seleção criteriosa e do emprego de reprodutores que demonstrem elevado potencial genético para essa característica. Na literatura, são encontrados trabalhos que confirmam a viabilidade de seleção para maciez da carne em bovinos Nelore com média de idade de 20–24 meses, cuja FC reportada varia de 3,83 a 6,22 kgf (Sainz et al., 2005; Magnabosco et al., 2006; Castro et al., 2014; Pereira et al., 2015; Magnabosco et al., 2016a; Castro et al., 2017; Feitosa et al., 2017; Gordo et al., 2018; Ramos et al., 2022; Mamede et al., 2023; Arikawa et al., 2024). Conforme os padrões internacionais americanos, carnes que apresentam FC inferiores a 3,9 kgf são consideradas muito macias, FC entre 4,0 e 4,5 kgf são consideradas macias, FC entre 4,6 e 6,0 kgf são consideradas intermediárias e acima de 6,0 kgf são consideradas duras (American Meat Science Association, 2016; Wheeler et al., 2005).

## Características de interesse econômico avaliadas na raça Nelore

---

A seleção de características relacionadas à carcaça e ao crescimento do animal são fundamentais nos programas de seleção, exercendo grande impacto na eficiência produtiva, na qualidade da carne e, conseqüentemente, na rentabilidade do sistema de produção. É essencial a busca por animais que apresentem melhor padronização das carcaças e maior rendimento dos cortes objetivando atender às exigências do mercado e maximizar os lucros dos produtores. Neste âmbito, a ultrassonografia de carcaça tem se mostrado ferramenta

valiosa na avaliação de características importantes como a área de olho de lombo (AOL, cm<sup>2</sup>), a espessura de gordura subcutânea na costela (EG, mm) e a espessura de gordura subcutânea na garupa (EGP8, mm). Essas medições permitem um diagnóstico preciso e precoce do grau de desenvolvimento e terminação dos animais, facilitando uma melhor padronização dos lotes de manejo. Além disso, a avaliação da composição da carcaça, estimando seu rendimento, gordura de cobertura e de marmoreio, ajudam a diagnosticar o nível de qualidade do processo de produção do animal (Yokoo et al., 2009; Hentz et al., 2022; Pistillo et al., 2022).

A AOL é uma característica obtida transversalmente no músculo *Longissimus dorsi*, na região entre à 12<sup>a</sup> e 13<sup>a</sup> costelas e está diretamente relacionada ao rendimento dos cortes cárneos de alto valor comercial, a composição da carcaça (relação músculo/osso), grau de musculosidade, crescimento e ganho de peso (Faria et al., 2015). Quanto maior a AOL no momento de abate, maior será o rendimento de cortes cárneos na indústria frigorífica. Além disso, é uma característica que apresenta herdabilidade ( $h^2$ ) moderada a alta, apresentando coeficientes variando de 0,28 a 0,42 para bovinos Nelore (Londoño-Gil et al., 2022; Barro et al., 2023; Brunet et al., 2023; Soares et al., 2024).

Essenciais na industrialização da carne, as características EG e EGP8 são indicativos de precocidade de acabamento da carcaça. Além disto, gordura de cobertura contribui para um resfriamento mais lento e gradual da carcaça, o que ajuda a reduzir ou evitar o encurtamento das fibras musculares durante o processo de *rigor mortis*, que causa o enrijecimento da carne. Este processo, por sua vez, minimiza a perda de peso dos cortes por perda de água e melhora a qualidade da carne (Marques et al., 2013; Boito et al., 2018). Dessa forma, uma adequada cobertura dos músculos através da gordura subcutânea garante a preservação da qualidade da carne, proporcionando um produto final com aspectos desejáveis pelo consumidor, além de ser fator determinante na classificação e valor comercial da carcaça. Isso ocorre, pois a gordura proporciona melhor experiência gustativa aos consumidores por estarem relacionadas a características como sabor,

suculência e aparência visual dos cortes (Boito et al., 2018). A quantidade de gordura subcutânea não se limita apenas às suas características intrínsecas que contribuem para o sabor da carne, mas também está correlacionada positivamente com o teor de ácidos graxos e a capacidade de armazenamento de vitaminas lipossolúveis no organismo (Bridi; Constantino, 2009). É válido ressaltar que, além da sua relação com a qualidade da carne, a precocidade de acabamento está diretamente relacionada à precocidade sexual do bovino.

A EG é mensurada entre as 12<sup>a</sup> e 13<sup>a</sup> costelas, a uma distância de três quartos do comprimento do contrafilé, a partir da coluna dorsal. E a EGP8 é mensurada nos músculos *Gluteus medius* e *Biceps femoris*, localizados entre o ílio e o ísquio do animal. É válido ressaltar que a deposição de gordura na garupa ocorre de forma mais precoce que a gordura nas costelas, se tornando bastante interessante para animais criados a pasto.

A falta de gordura e, conseqüentemente, maior velocidade de resfriamento da carcaça, também pode causar perda por gotejamento, perda de peso e escurecimento da carne. Dessa forma, preconiza-se uma espessura mínima de 3 mm, máximo 6 mm, e uma distribuição homogênea na carcaça para que essa cobertura seja eficiente (Londoño-Gil et al., 2022; Barro et al., 2023; Pereira et al., 2023; Soares et al., 2024). Carcaças com menos de 3 mm estão associadas à redução no rendimento de carcaça e interferem no valor final recebido pelo produtor. Por outro lado, o excesso de gordura também é considerado depreciativo ao valor comercial. Nesse sentido, a seleção genética dessas características pode auxiliar na obtenção de uma maior padronização das carcaças brasileiras, impulsionando assim a economia do Brasil. Visto que, como mencionado anteriormente, as carcaças brasileiras ainda possuem uma grande heterogeneidade, prejudicando assim sua valorização (Ferraz; Felício, 2010).

Os coeficientes de herdabilidade para EG e EGP8 são ligeiramente menores do que para AOL, variando de 0,13 a 0,46 (Gordo et al., 2018; Londoño-Gil et al., 2022; Barro et al., 2023; Mamede et al., 2023; Brunet et al., 2024; Soares et al., 2024). Ainda assim, tais resultados sugerem que a seleção direcionada a essas características podem

resultar em um incremento notável no progresso genético dentro da população Nelore.

Outras características de interesse econômico e comumente avaliadas nos programas de seleção são os pesos ao longo do desenvolvimento do animal. O aumento do peso vivo ao longo da vida do animal é um fenômeno de natureza complexa, cuja manifestação é condicionada pelo genótipo do próprio indivíduo, assim como por uma diversidade de variáveis ambientais que atuam ao longo do seu crescimento. A mensuração dos pesos em diferentes idades é fundamental para avaliar o impacto de cada fase de desenvolvimento na vida do animal. Essa prática permite que os pecuaristas acompanhem o progresso do seu rebanho, ajudando assim na tomada de decisões quanto às práticas de manejo adotadas e sobre a seleção dos animais. Os principais pesos avaliados são: o peso ao nascimento (PN), o peso aos 120 dias (P120), também chamado de peso pré-desmama, peso à desmama (P210), peso ao ano (P365), peso ao sobreano ou aos 450 dias (P450) e peso à idade adulta (P550) (Lopes et al., 2017; Brunet et al., 2023; Sainz et al., 2024; Soares et al., 2024).

Os pesos que antecedem a desmama, ou seja, até os 210 dias, são avaliados com propósito de predizer a habilidade materna das matrizes e o potencial de crescimentos dos próprios indivíduos, sendo influenciados pelo efeito dos genes do animal para crescimento (efeito direto) e o efeito dos genes da matriz que influenciam o desempenho da progênie. A influência da progenitora sobre os pesos pré-desmama, que compõem o ambiente materno, é considerada uma influência ambiental. No entanto, as variações no potencial materno das matrizes são determinadas por fatores genéticos e ambientais. Dessa forma, a matriz afeta o crescimento de sua progênie tanto pelos genes que transmite quanto pelo ambiente materno que oferece à sua cria. As estimativas de herdabilidade materna para bovinos da raça Nelore reportados na literatura variam de 0,11 a 0,15 para PN; de 0,03 a 0,32 para P120; e de 0,09 a 0,29 para P210 (Kamei et al., 2017; Lopes et al., 2017; Brunet et al., 2023; Sainz et al., 2024; Soares et al., 2024). É válido ressaltar que, embora os efeitos maternos expliquem apenas uma pequena proporção da variação fenotípica,

eles devem ser incluídos nas análises dos dados, uma vez que sua remoção pode resultar em superestimação e mudanças significativas das estimativas de herdabilidade. Para estimativas de  $h^2$  direta, estas variam de 0,17 a 0,23 para PN, 0,14 a 0,28 para P120 e 0,12 a 0,32 para P210 (Kamei et al., 2017; Lopes et al., 2017; Brunet et al., 2023; Sainz et al., 2024; Soares et al., 2024).

O peso ao ano é uma característica que está vinculada principalmente com o potencial de expressão dos genes do próprio indivíduo. As estimativas de  $h^2$  de efeito direto para esta característica variam de moderada (0,34) a alta (0,50) magnitude (Lopes et al., 2017; Soares et al., 2024). Uma das últimas pesagens antes da venda dos reprodutores realizada pela maioria dos criatórios de seleção, é o peso aos 450 dias, ou também chamado de peso ao sobreano, uma vez que está relacionado à maturidade reprodutiva e por ser o peso mais próximo ao abate, resultando no aumento do peso da carcaça final e também no abate precoce. As estimativas de  $h^2$  para P450 na raça Nelore variam de moderada a alta magnitude, oscilando de 0,26 a 0,61 (Lopes et al., 2017; Silva Neto et al., 2020; Londoño-Gil et al., 2022; Brunet et al., 2023, 2024). Estas estimativas mostram a existência de variabilidade genética aditiva e sugerem que a seleção massal proporcionará progresso genético.

## Associação genética entre maciez da carne e características de crescimento e carcaça

A seleção de indivíduos baseando-se em valores genéticos estimados a partir de dados fenotípicos do animal e de seus parentes proporciona a identificação precisa de indivíduos de mérito genético superior, proporcionando o aumento da frequência de genes favoráveis dentro da população. Nesse sentido, a correta e precisa

mensuração dos fenótipos é de fundamental importância na acurácia das predições dos valores genéticos, que, por sua vez, irá influenciar diretamente nas estimativas dos parâmetros genéticos. Dentre estes, a herdabilidade e a correlação genética são os de maior interesse, sendo fundamentais para o planejamento de programa de melhoramento. Existem diversos fatores que influenciam a magnitude dessas estimativas como, o número de indivíduos, incorporações de informações genômicas, modelos estatísticos apropriados para a característica estudada e variabilidade genética da população em análise.

Utilizando informações de 454 bovinos Nelore Mocho criados no bioma Cerrado, Mamede et al. (2023), encontraram estimativas de herdabilidade de baixa magnitude (0,16) para WBSF sob abordagem bayesiana, corroborando com os valores relatados no estudo de (Castro et al., 2014), realizado sem a utilização de informações genômicas.

Objetivando estimar parâmetros genéticos para características de carcaça e qualidade de carne (Gordo et al., 2018), utilizando informações de pedigree e genômicas, encontraram estimativas de  $h^2$  de 0,12 para WBSF (3.714 observações). Os componentes de covariância foram estimados por inferência Bayesiana utilizando análise multicaracterística e o método de avaliação genômica em passo único (ssGBLUP) e as características utilizadas para estudo foram: AOL, EG, PCQ (peso de carcaça quente), marmoreio (MAR) e WBSF. Resultados semelhantes foram reportados por Reis et al. (2023) que, em estudo com bovinos Nelore provenientes de uma fazenda comercial, não encontraram grandes diferenças na utilização de informações genômicas na obtenção de componentes de variância para características de carcaça (AOL, EG e gordura intramuscular) e qualidade de carne (FC), utilizando método da Máxima Verossimilhança Restrita. Os coeficientes de herdabilidade reportados foram de 0,18 (sem informação genômica) e de 0,10 (com utilização de informação genômica). Contudo, os autores descrevem que isso pode ser devido ao número de fenótipos disponíveis (2.470) ser ligeiramente superior ao número de animais genotipados (2.181). Outros trabalhos mostram que os coeficientes de herdabilidade para WBSF podem chegar a 0,46 para

bovinos Nelore, utilizando informações de 884 e 524 animais (Tonussi et al., 2015; Lopes et al., 2021), respectivamente, estimados sob diferentes métodos de predição. Essas estimativas confirmam a viabilidade da utilização da WBSF como critério de seleção nos programas de melhoramento genético.

Como mencionado anteriormente, a maciez da carne é uma característica complexa, de natureza multifatorial e de difícil mensuração. Neste sentido, a análise dessa característica, assim como outras de natureza poligênica, pode ser beneficiada pelo maior número de informações utilizadas. Dada essa complexidade, informações genômicas devem ser incluídas nas análises para obtenção dos componentes de covariância, pois melhoram a acurácia dos valores genéticos obtidos quando comparados àqueles preditos considerando apenas o fenótipo e/ou pedigree. O uso de informação genômica se torna ainda mais importante quando a característica tem um número limitado de observações e alta porcentagem de pais desconhecidos (Gordo et al., 2016; Magnabosco et al., 2016). Assim, a incorporação de dados genômicos nas análises podem ajudar a mitigar alguns destes desafios.

Estudos que estimam a associação entre a maciez da carne e outras características de importância econômica apresentam limitações, uma vez que, a maioria das fazendas que participam de programas de melhoramento avaliam somente características relacionadas ao crescimento, à carcaça e algumas reprodutivas, por serem de mais fácil mensuração. Em contraste, a maciez da carne requer o abate do animal para obtenção da medida fenotípica, se tornando uma medida menos comum. Como resultado, poucos rebanhos possuem dados simultâneos sobre a maciez da carne e outras características comumente avaliadas, limitando, assim, a execução de trabalhos destinados à obtenção de estimativas de correlações genéticas entre estas características. Além disso, a falta de critérios de seleção bem definidos, a qualidade dos fenótipos coletados e os modelos estatísticos utilizados dificultam a obtenção precisa dos parâmetros genéticos e a compreensão das interações genéticas que envolvem essas características (Mamede, 2015; Maximiano et al., 2021).

Estudos conduzidos com bovinos Nelore indicam que os coeficientes de correlações genéticas podem apresentar variações significativas, inclusive, ao analisar as associações da maciez com características de carcaça. Gordo et al. (2018) relatam associação genética moderada e negativa (-0,47) entre WBSF e AOL, mostrando efeito antagônico e, portanto, favorável à melhoria da qualidade da carne. Entretanto, os autores frisam que esse resultado deve ser tratado com cautela, visto que foi obtida uma grande amplitude da densidade a posteriori na estimação dos parâmetros genéticos. No mesmo sentido, porém com estimativas de menor magnitude, Magnabosco et al. (2016) e Lopes et al. (2021) encontraram associações de  $-0,09$  e  $-0,06$ , respectivamente, entre a WBSF e AOL em estudos com bovinos Nelore, embora essa relação seja considerada muito fraca devido às estimativas serem próximas a zero e indique que outros fatores podem influenciar a qualidade da carne, a partir da associação negativa encontrada, espera-se que à medida que aumenta a AOL, a maciez da carne tende a melhorar. Ambos trabalhos também avaliaram associação genética entre a maciez da carne e a espessura de gordura (EG e EGP8), onde, os resultados encontrados mostram que poucos genes afetam de forma simultânea essas características, cujos valores foram de  $-0,12$  e  $0,22$  entre WBSF e EG e de  $-0,10$  e  $0,28$  entre WBSF e EGP8, respectivamente.

Os sinais opostos podem ser explicados devido à complexidade das interações genéticas e fenotípicas que influenciam essas características, além da ampla variedade genética que existe mesmo dentro uma única raça. Além disso, dada à natureza multifatorial da maciez da carne, é evidente que mais pesquisas são necessárias para elucidar as reais associações existentes entre estas características, visto que os resultados apresentados na literatura são inconclusivos.

Por outro lado, objetivando estimar parâmetros genéticos para características de carcaça e qualidade de carne, bem como suas relações com escores visuais, Gordo (2014) encontrou estimativas de alta magnitude ( $-0,80$ ) entre espessura de gordura subcutânea e maciez da carne, obtidas em análises tricaracterísticas, indicando que a seleção para maiores espessuras de gordura poderia resultar em

menor força de cisalhamento da carne. O que é esperado, visto que a gordura subcutânea atua como isolante térmico da carcaça durante o processo de resfriamento, proporcionando um resfriamento lento e gradual, evitando o encurtamento das fibras musculares e, conseqüentemente, o endurecimento da carne. Com base nestes resultados, fazem-se necessário mais estudos, sobretudo com mais animais avaliados, a fim de melhor elucidar a relação genética entre essas características.

A associação genética entre a maciez da carne e diferentes pesos varia muito devido a diversos fatores, incluindo idade de abate, raça, variabilidade genética individual e alimentação (Ribeiro et al., 2016; Blank et al., 2017; Park et al., 2018; Pacheco et al., 2020). Animais mais pesados abatidos jovens tendem a produzir carnes mais macias, mostrando que a idade está negativamente correlacionada com a maciez. Por outro lado, animais mais velhos acumulam mais ligações cruzadas termoestáveis do colágeno, tornando a carne mais dura (Park et al., 2018; Pacheco et al., 2020). Mamede (2015) encontrou associações genéticas antagônicas, e, portanto, favoráveis entre WBSF e diferentes pesos, contudo exibiram desvios-padrão expressivos. Assim, ao avaliar somente medidas estatísticas de tendência central, conclui-se que a seleção para maiores pesos, principalmente no período pré-desmama, contribuirá para a diminuição da WBSF e conseqüentemente para a melhoria da maciez da carne. Apesar do elevado valor de desvio-padrão, a correlação reportada entre WBSF e P450 foi de  $-0,22 \pm 0,34$ . Já para peso ao desmame e peso ao ano, Tonussi et al. (2015) também encontraram estimativas de correlações genéticas de baixa magnitude, porém positivas de 0,14 e 0,20, respectivamente. As baixas estimativas encontradas juntamente aos resultados contraditórios mostram a necessidade de mais estudos envolvendo estas características, a fim de elucidar a real associação existente entre ambas.

Os trabalhos mencionados ressaltam a complexidade dos fatores genéticos e fenotípicos envolvidos na qualidade da carne bovina, especialmente em bovinos Nelore. A escassez de pesquisas que explorem a correlação genética entre a maciez da carne e outras

características de relevância econômica evidenciam a necessidade de aprofundar nessa investigação, tornando-se ainda mais importante a inclusão de informações genômicas e um maior conjunto de dados fenotípicos para a sua investigação. Além disso, é importante destacar a falta de pais e suas respectivas progênes com informações fenotípicas simultâneas para maciez, algo que é mais comum em outras características, o que evidencia a importância de estudos que abordem de forma mais abrangente e integrada as relações genéticas existentes entre essas características na pecuária bovina, em particular na raça Nelore.

## Marcadores moleculares associados à maciez da carne

---

O GWAS é um método usado para detectar associações entre variações genéticas e uma determinada característica sob seleção, buscando associar regiões do genoma de maior efeito sobre determinado fenótipo e identificar suas funções biológicas. Em outras palavras, o GWAS é definido como a avaliação simultânea do efeito de milhares, ou milhões, de marcadores cobrindo todo o genoma, onde os genes de um caráter quantitativo estejam em desequilíbrio de ligação (DL) com pelo menos um marcador (Castro et al., 2017; Pegolo et al., 2020).

Os marcadores em DL com os loci de QTL de efeito significativo permitem a identificação de parte da variação genética desse caráter sob análise e, como consequência, podem ser utilizados para determinação dos fenótipos e para seleção genética (Resende et al., 2008).

Por apresentarem diversidade no genoma, baixa taxa de mutação, serem altamente polimórficos, possuírem metodologias de fácil aplicação, custo relativamente baixo e uma alta acurácia e desempenho, os marcadores moleculares do tipo SNPs se tornaram mais

atrativos e promissores, em relação a outros tipos de marcadores, para os programas de melhoramento animal (Caetano, 2009). SNPs são caracterizados como variação na sequência de DNA que afeta somente uma base nitrogenada adenina (A), timina (T), citosina (C), guanina (G), na sequência do genoma entre indivíduos de uma espécie ou entre pares de cromossomos de um indivíduo. Isto é, o sítio no genoma onde um par de bases apresenta variação entre indivíduos, gerando dois alelos para um marcador específico (Caetano, 2009).

Para que uma variação seja considerada um marcador do tipo SNP, o alelo de menor frequência deve estar presente em pelo menos 1% de toda população em estudo (Yousefi et al., 2018). Ausente desta condição, a referida variação pode se configurar como uma mutação. De acordo com Hayes et al. (2012), indivíduos pertencentes à mesma espécie compartilham aproximadamente 85% dos SNPs, enquanto 15% são específicos para cada população, fato que elucida a estabilidade de tais variações genômicas, indicando que os marcadores podem ter significativas disparidades entre raças e populações distintas.

Características de qualidade de carne, como a maciez da carne, apresentam base genética complexa, sendo influenciadas por inúmeros loci de pequeno efeito, ou seja, cada marcador explica uma pequena porcentagem da variância fenotípica da característica, o que ressalta seu efeito poligênico (Castro et al., 2017; Silva et al., 2019). Isso aumenta a importância da utilização de informações genômicas para seleção e avaliações de características que possuem alto custo e dificuldade de mensuração, muitas vezes de natureza complexa, com manifestação tardia na vida do animal ou com a necessidade de abate do animal para obtenção (Visscher et al., 2012; Tizioto et al., 2013; Castro et al., 2017; Leal-Gutiérrez et al., 2020; Pegolo et al., 2020). Apesar de promissores, estudos de GWAS apresentam algumas dificuldades como a utilização de modelos e metodologias estatísticas adequadas, tamanho amostral utilizado, a colinearidade proveniente do DL entre marcadores e principalmente a interpretação dos resultados (Pearson; Manolio, 2008; Resende et al., 2008; Cantor et al., 2010).

Em sua maioria, os estudos de GWAS estão sendo conduzidos utilizando o método ssGBLUP (Wang et al., 2012; Magalhães et al., 2016; Brunet et al., 2021), cuja vantagem é integrar as informações genóticas e fenóticas disponíveis. Assim, animais genotipados e não-genotipados podem fazer parte da análise, em um único procedimento, criando um pedigree genômico combinado com a matriz de parentesco (Miszta et al., 2009). Contudo, este método apresenta como limitação a pressuposição de que todos os efeitos dos SNPs apresentem variância semelhante, o que não é uma realidade de todas as características de importância econômica dentro dos programas de seleção (Aguilar et al., 2010; Erbe et al., 2012; Wang et al., 2012). Diante desse entrave, foi proposto o ssGBLUP ponderado (Weighted single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction – WssGBLUP).

Assim como o ssGBLUP, o WssGBLUP combina todas as informações disponíveis (fenótipos dos animais genotipados e não genotipados e informações de pedigree), eliminando a necessidade de calcular pseudo-fenótipos. Além disso, tem como vantagem a atribuição de pesos conforme a suposta relevância dos marcadores, utilizando um processo iterativo, atualizando as soluções dos efeitos dos SNPs e aperfeiçoando a detecção de QTLs (Wang et al., 2012, 2014). Este método utiliza os valores genéticos genômicos (GEBVs) dos animais genotipados obtidos pelo ssGBLUP, em que estes são convertidos para efeitos dos SNPs.

O WssGBLUP também permite uma distribuição diferente das variâncias associadas a cada loci, possibilitando identificar QTLs de grande e pequeno efeito, resultando em estimativas mais confiáveis dos efeitos dos SNPs (Bolormaa et al., 2011). Neste contexto, Wang et al. (2012) propuseram que o método WssGBLUP diferísse na construção da matriz  $G$ , onde ponderadores são atribuídos às variâncias genéticas individuais dos efeitos de cada marcador. Além disso, neste método, são originadas matrizes de parentesco realizadas exclusivamente para cada característica.

Assim, a matriz  $H^{-1}$  (Aguilar et al., 2010) combina informações genômicas e pedigree, como descrito (Equação 1):

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix} \quad (1)$$

em que:  $A$  é a matriz do numerador do coeficiente de parentesco baseado no pedigree para todos os animais;  $A_{22}$  é uma matriz de parentesco numerador para animais genotipados; e  $G$  é uma matriz de parentesco genômica para todos os animais genotipados.

Nessa abordagem, é empregado o segundo método de (VanRaden, 2008) para a construção da matriz de parentesco genômico ( $G$ ) (Equação 2):

$$G = \frac{ZDZ'}{2\sum pi(1-pi)} \quad (2)$$

em que:  $G$  é uma matriz de parentesco genômica;  $Z$  é a matriz de incidência ajustada para frequências alélicas;  $D$  é a matriz diagonal contendo os ponderadores das variâncias dos efeitos de cada um dos marcadores;  $M$  é o número de marcadores SNPs; e  $pi$  é a frequência alélica do segundo alelo do  $i$ -ésimo marcador.

Para WssGWAS, as soluções dos efeitos dos SNPs e suas respectivas ponderações são derivados do seguinte processo iterativo (Wang et al., 2012):

1) Na primeira iteração (VanRaden, 2008) (Equações 3 e 4):

$$D_{(t)} = I; G_{(t)} = \kappa ZD_{(t)}Z' \quad (3)$$

em que:  $D$  é a matriz diagonal de peso das variâncias dos SNPs;  $I$  é a matriz identidade;  $t$  é o número de iteração e  $Z$  é a matriz de incidência ajustada para frequências alélicas.

$$\kappa = \frac{1}{\sum_{i=1}^M 2pi(1-pi)} \quad (4)$$

em que:  $\lambda$  é a razão de variâncias ou uma constante de normalização;  $M$  é o número de marcadores SNPs; e  $p_i$  é a frequência alélica do segundo alelo do  $i$ -ésimo marcador.

- 2) Predizer os GEBVs para todos os animais que utilizam a abordagem ssGBLUP.
- 3) Converter os GEBVs para os efeitos dos SNPs (Equação 5):

$$\hat{u} = \frac{\sigma_u^2}{\sigma_a^2} DZ'G^{*-1}\hat{a}_g = DZ'[ZDZ']^{-1}\hat{a}_g \quad (5)$$

em que:  $\sigma_u^2$  é a variância genética capturada por cada SNP;  $\sigma_a^2$  é a variância genética aditiva;  $\hat{a}_g$  é o GEBV estimado dos animais genotipados;  $D$  é a matriz diagonal contendo os ponderadores das variâncias dos efeitos de cada um dos marcadores;  $Z$  é a matriz de incidência ajustada para frequências alélicas; e  $G$  é uma matriz de parentesco genômica.

- 4) Calcular o efeito para cada SNP (Equação 6):

$$d_{i(t=1)} = \hat{u}_{i(t)}^2 2p_i(1 - p_i) \quad (6)$$

em que:  $i$  é o  $i^{\text{th}}$  SNP; e  $p_i$  é a frequência alélica do segundo alelo do  $i$ -ésimo marcador.

- 5) Normalizar os valores dos SNPs para que a variância genética aditiva total permaneça constante.
- 6) Calcular  $G^*_{(t+1)}$  (Equação 7)

$$G^*_{(t+1)} = \frac{ZD_{(t+1)}Z'}{\sum_{i=1}^M 2p_i(1 - p_i)} \quad (7)$$

em que:  $G$  é uma matriz de parentesco genômica;  $Z$  é a matriz de incidência ajustada para frequências alélicas;  $D$  é a matriz diagonal contendo os ponderadores das variâncias dos efeitos de cada um dos marcadores;  $M$  é o número de marcadores SNPs; e  $p_i$  é a frequência alélica do segundo alelo do  $i$ -ésimo marcador.

- 7) Finalização da iteração ou volta para o passo 2 para iniciar nova iteração,  $t = t + 1$

As estimativas dos efeitos e ponderadores dos SNPs são calculadas pelo processo iterativo nos passos 4–6. As iterações aumentam os valores dos SNPs que possuem grandes efeitos e diminui os valores dos SNPs que possuem pequenos efeitos. O número de iterações para calcular as estimativas dos efeitos e ponderadores dos SNPs é geralmente definido com base em critérios estatísticos e na convergência do modelo utilizado. A porcentagem da variância genética aditiva explicada pela  $i^{\text{th}}$  região é então calculada da seguinte forma (Equação 8):

$$\frac{Var(a_i)}{\sigma_a^2} = X 100 = \frac{Var(\sum_{j=1}^{10} Z_j \hat{u}_j)}{\sigma_a^2} X 100 \quad (8)$$

em que:  $a_i$  é o valor genético da  $i^{\text{th}}$  região que consiste de 10 SNPs contínuos;  $\sigma_a^2$  é o total da variância genética aditiva;  $Z_j$  é o vetor do gene presente no  $i^{\text{th}}$  SNP para todo os indivíduos; e  $\hat{u}_j$  é o efeito do marcador no  $i^{\text{th}}$  SNP dentro da  $i^{\text{th}}$  região.

O WssGBLUP também possibilita trabalhar com janelas de SNPs consecutivos, o que pode proporcionar uma maior capacidade de identificação de regiões com QTLs em comparação com análise de SNPs individuais. Devido ao DL, o método se torna ainda mais vantajoso em análises de múltiplas características, e aquelas complexas como a maciez, ou para situações onde há muitos animais com fenótipo disponível, mas com poucos genótipos, o que é muito comum em rebanhos comerciais (Wang et al., 2012, 2014).

Como mencionado anteriormente, características de qualidade de carne apresentam expressão tardia, neste caso, os polimorfismos associados com essas características podem auxiliar os programas de seleção, sendo possível prever os valores genéticos em idades mais jovens, por meio do genótipo do animal (sem a necessidade do abate), o que refletirá na diminuição do intervalo entre gerações, economia na realização de testes de progênie e aceleração do progresso

genético anual. Nesse sentido, a identificação de genes e regiões cromossômicas associadas a essas características pode servir como uma ferramenta viável de seleção, possibilitando ter uma melhor confiabilidade na avaliação genética.

De acordo com Martinez e Machado (2002), em várias situações o fenótipo não é uma indicação precisa do genótipo, pois características complexas são dependentes da variação alélica em grande número de loci e a expressão gênica desses loci é altamente afetada por efeitos ambientais. Castro et al. (2017), utilizando informações de 427 bovinos, encontraram marcadores moleculares localizados em 17 cromossomos, com destaque nos cromossomos 3, 13, 17, 20, 21 e 25, que explicaram 5,2, 6,4, 5,1, 6,3, 6,6 e 5,2% da variação para maciez da carne, respectivamente. Magalhães et al. (2016), utilizando 1.822 registros fenotípicos para maciez de bovinos Nelore, relatou a proporção da variância explicada por janelas de 150 SNPs adjacentes, sendo consideradas apenas janelas com maiores efeitos. Esse autor identificou QTLs nos cromossomos 5, 7, 10, 14 e 21, sendo que essas janelas juntas explicaram 3,80% da variância genética aditiva. Schimdt et al. (2019), utilizando 4.866 observações para maciez, encontraram 56 genes candidatos nos cromossomos 7, 10, 12, 14, 21 e 25. Conforme os autores, a região Chr7:98381594-98609662 bp foi a que explicou a maior proporção da variância genética para maciez (6,19%).

Braz et al. (2019), utilizando informações de 3.161 machos inteiros e 413.255 SNPs, identificaram oito variantes que influenciam a maciez da carne nos cromossomos 3, 4, 9, 10 e 11. Contudo, utilizando janelas de haplótipos deslizantes de diferentes tamanhos, identificaram 33 QTLs putativos para maciez da carne nos cromossomos 1, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 15, 17, 18, 24, 25, 26 e 29. Janelas utilizando haplótipos deslizantes de 3, 5, 7, 9 e 11 SNPs identificaram 57, 61, 42, 39 e 21% de todas os 33 QTLs, respectivamente. No entanto, as análises utilizando haplótipos de 3 e 5 SNPs detectaram a cumulativamente 88% dos QTLs putativos. Utilizando informações de 909

touros da raça Nelore, Carvalho et al. (2017) identificaram 18 regiões genômicas associadas à maciez da carne localizadas em 14 cromossomos diferentes (1, 4, 6, 7, 8, 10, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26 e 29), que explicaram mais de 1% da variância genética aditiva total.

Arikawa et al. (2024), com objetivo de identificar regiões cromossômicas relacionadas à expressão de características de importância econômica assim como genes candidatos associados às características de carcaça e qualidade de carne em bovinos Nelore, encontraram janelas localizadas nos cromossomos 1, 2, 5, 7, 9, 10, 19 e 25 que explicaram 14,95% da variância aditiva para maciez da carne e relataram 59 genes candidatos associados à característica.

Os trabalhos citados acima mostram que o uso de informações genômicas pode ajudar a elucidar melhor a arquitetura genética da maciez da carne, confirmando sua natureza poligênica, e aumentar a precisão das avaliações genéticas. Por outro lado, estes trabalhos mostram que a proporção da variância genética atribuída às regiões genômicas associadas à maciez da carne é baixa. Uma possível solução seria aumentar o número de animais avaliados, para assim aumentar o poder detecção dos marcadores moleculares.

É válido ressaltar que é comum a identificação de regiões cromossômicas associadas a características de interesse que não tenham sido reportadas anteriormente na literatura (Tizioto et al., 2013). Este comportamento pode estar relacionado à diversidade genética das populações, ao tamanho amostral, aos avanços nos métodos de análise e à complexidade das interações genéticas. Apesar disso, considerando os resultados já relatados na literatura, as regiões genômicas nos cromossomos 1, 4, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 18, 21, 25, 26 e 29 foram semelhantes em diferentes estudos (Magalhães et al., 2016; Carvalho et al., 2017; Castro et al., 2017; Braz et al., 2019; Schimdt et al., 2019; Arikawa et al., 2024) e se mostram regiões promissoras para conter polimorfismos associados a variação na maciez da carne em bovinos Nelore.

Nesse sentido, é importante a realização de estudos nos quais marcadores previamente identificados sejam confirmados nas

gerações subsequentes, para serem inclusos como ferramenta de seleção, assim como os genes já encontrados em outros trabalhos (Tizioto et al., 2013; Fonseca et al., 2017; Braz et al., 2019; Reis et al., 2023; Arikawa et al., 2024). A abordagem de genes candidatos pode proporcionar uma melhor compreensão da arquitetura genética de características quantitativas, buscando variações nos genes específicos que supostamente influenciam a variação do fenótipo dos indivíduos (Braz et al., 2018, 2019). Contudo, restringir a análise somente a genes candidatos implica em um viés prévio, excluindo potenciais variantes genéticas em regiões não consideradas inicialmente. Também, deve-se conhecer a função do gene ou da região genômica associada. Além disso, características complexas, como a maciez da carne, são influenciadas por múltiplos genes em interações complexas, juntamente com fatores ambientais. Desta forma, uma alternativa seria a validação de marcadores moleculares e genes já identificados em populações aparentadas.

A validação de marcadores moleculares é essencial principalmente para características complexas para confirmar associações e garantir a replicabilidade dos resultados em diferentes populações, se tornando essencial para evitar falsos positivos e garantir que as descobertas sejam robustas o suficiente para serem utilizadas em aplicações práticas. Além disso, a validação é importante para testar se o DL entre uma mutação causal e um SNP é o mesmo entre populações e se não é afetado pela subestrutura populacional ou pela seleção genética. Essa validação pode ser realizada entre diferentes raças, populações, diferentes condições ambientais e validação cruzada. A validação de marcadores também pode ser realizada nas progênie dos animais em que os marcadores foram identificados, permitindo confirmar a utilidade e a estabilidade dos marcadores em prever características genéticas em descendentes, fornecendo uma base sólida para a implementação em programas de melhoramento genético, e assim, um ajuste e refinamento nos marcadores conforme necessário, com base nas observações de seu efeito nas gerações subsequentes (Hayes et al., 2009; Chamberlain et al., 2012;

Abdel-Shafy et al., 2014; Höglund et al., 2014; Kirkpatrick et al., 2019; Fortes et al., 2020; Melo et al., 2020; Olasege et al., 2022).

De acordo com Höglund et al. (2014), uma forma confiável de se confirmar a associação descoberta entre marcadores genéticos e fenotípicos é através da validação em diferentes populações. Nesse sentido, objetivando validar marcadores moleculares do tipo SNP para características de fertilidade de fêmeas, os autores identificaram marcadores em uma população Nordic Holstein (NH), e validaram em bovinos Nordic Red (NR) e Jersey (JER). Como resultado, os autores identificaram 4.474 associações significativas entre SNPs e oito características de fertilidade em fêmeas na população NH. Foram validados 836 dos SNPs descobertos na raça NH na população NR e 686 na população JER, enquanto 152 SNPs foram confirmados em ambas populações (NR e JER).

Objetivando avaliar a associação de marcadores moleculares do tipo SNPs com características de produção de leite em 411 bovinos da raça Holandesa, Chamberlain et al. (2012) realizaram experimentos de triagem para identificar SNPs significativos, incluindo aqueles em genes que se acreditava estarem envolvidos em vias genéticas que afetam a produção de leite. Esses SNPs foram então validados em uma população de teste para confirmar suas associações. Em um total de 423 SNP, 43 apresentaram uma super-representação no cromossomo 20, incluindo um SNP no gene do receptor do hormônio de crescimento, previamente publicado como tendo associação com a composição de proteína e as produções de proteína e leite. A associação com a composição de proteína foi confirmada neste experimento. Setenta e dois SNPs foram associados com uma ou mais das características de leite testadas, e seus efeitos foram consistentes com os encontrados nos experimentos de triagem, portanto, suas associações foram consideradas validadas.

Objetivando a identificação de marcadores moleculares associados à sensibilidade da produção de leite em diferentes condições climáticas, Hayes et al. (2009) selecionaram touros que tinham muitas filhas em lactação em uma variedade de ambientes de produção na Austrália. Ao validar os marcadores associados à sensibilidade da

produção de leite em suas filhas, os autores puderam confirmar a relevância dos marcadores em diferentes populações e condições de criação, aumentando a confiabilidade dos resultados obtidos. Melo et al. (2020), com intuito de identificar regiões genômicas associadas à precocidade sexual em *Bos indicus*, utilizaram animais da raça Brahman, como população referência e Nelore, como população de validação e identificaram 21 SNPs candidatos que poderiam afetar a precocidade sexual em fêmeas de ambas as raças. Nos machos, poucas regiões puderam ser validadas e nenhum SNP candidato foi encontrado. Os resultados também mostraram que alguns SNPs candidatos em ambos os conjuntos de validação, estavam localizados próximos de genes que desempenham papéis importantes relacionados a eventos reprodutivos em variarias espécies, incluindo bovinos, se tornando genes candidatos para precocidade sexual de bovinos de corte.

A validação de marcadores também pode ser efetuada utilizando-se população completa e parcial. Lima (2014), por exemplo, objetivando validar SNPs selecionados por estudo prévio de GWAS para característica AOL, realizou a escolha dos animais da população de validação da seguinte forma: a partir de uma população de 1652 bovinos da raça Canchim, foram selecionados 712 animais (genotipados). Os 400 animais utilizados no estudo de GWAS foram excluídos da formação da amostra de validação, sendo esta escolha baseada na acurácia do valor genético genômico para cada animal.

A base de dados comumente utilizada para avaliação genética da maciez da carne é composta por informações de animais jovens e sem progênie avaliada, visto que, é necessário o abate dos animais para a mensuração do fenótipo, limitando a coleta. Diante dos estudos já realizados visando a validação de marcadores moleculares e considerando a estrutura de dados comumente obtida para maciez, infere-se que o método mais adequado para validar marcadores moleculares para esta característica é o que permite utilizar todas as informações fenotípicas e genotípicas disponíveis para estimação dos efeitos dos SNPs, maximizando o poder de detecção daqueles associados a diferentes populações. Uma estratégia que já vem sendo

utilizada para a validação de estudos de predição genômica é a utilização de populações compostas pelas gerações mais recentes como população de validação, indicada para bases de dados similares à obtida com a avaliação da maciez. Neste método, para treinamento do modelo, é utilizada a população completa com informações fenotípicas e genotípicas, e para população de validação, uma população parcial, na qual informações fenotípicas dos animais mais jovens são omitidas (Legarra; Reverter, 2018; Wang et al., 2023). Esta estratégia tem mostrado potencial para a validação de estudos de GWAS e marcadores moleculares.

## Genes e vias metabólicas associados à maciez da carne

---

Os resultados obtidos de estudos advindos de GWAS são, geralmente, apresentados por meio de uma lista de marcadores, regiões genômicas e genes associados à característica de interesse, aos quais são determinados após uma análise estatística, visando proporcionar uma melhor compreensão e segurança nos resultados obtidos. Há diversas metodologias que podem ser empregadas para elucidar o significado biológico dos resultados do GWAS incluindo enriquecimento de funções biológicas, vias metabólicas ou interações genéticas, a partir de uma lista de genes identificados como relevantes para um determinado fenômeno biológico ou fenótipo em análise (Sollero; Grynberg, 2020).

Entre os bancos de dados disponíveis para interpretar as listas de genes ou proteínas podemos citar Gene Ontology Consortium (GO) (Ashburner et al., 2000), InterPro (IP) (Mulder et al., 2003) e a Enciclopédia de Genes e Genomas de Kyoto (*Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes* – KEGG) (Kanehisa, 2002), entre outros. O *Gene Ontology* define os termos GO em três domínios distintos: 1) processo

biológico, 2) componente celular e 3) função molecular (Ashburner et al., 2000). PO InterPro é uma fonte de documentação integrada que abrange famílias, domínios e sítios funcionais de proteínas (Mulder et al., 2003), enquanto o KEGG é um conjunto de banco de dados associado a um software que permite simular e interpretar comportamentos altamente complexos de células e organismos com base em informações genômicas (Kanehisa, 2002).

Um recurso de bioinformática que pode simplificar a busca por informações contidas em bases de dados disponíveis é o The Database for Annotation, Visualization and Integrated Discovery (DAVID) (Sherman et al., 2022). A partir da lista de genes identificados como significativamente associados a uma característica de interesse em estudos de GWAS, é possível identificar algumas vias metabólicas e suas funções biológicas associadas também à característica avaliada (Sollero; Grynberg, 2020). A ferramenta DAVID vem desempenhando papel significativo nas análises de enriquecimento genético, pois, por meio da sua funcionalidade, permite determinar se o conjunto de genes específicos estão enriquecidos para termos biológicos, como vias metabólicas, funções moleculares ou componentes celulares. Estas informações são essenciais para compreender as associações e relações entre os genes e o fenótipo avaliado, assim como os mecanismos biológicos e as funções de cada gene em um contexto biológico mais amplo (Sherman et al., 2022). Além disso, fornece seis ferramentas, sendo elas o Clustering de anotação funcional, gráfico de anotação funcional e tabela de anotação funcional, classificação funcional de gene, conversão detalhada de ID de gene e visualizador de lote de nome de gene. O sistema DAVID se baseia em informações disponíveis em bancos de dados públicos como NCBI Entrez Gene e na Uniprot Knowledgebase (Sherman et al., 2022) e no teste de Fisher modificado (EASE score) para agrupar genes e proteínas específicas provenientes destes bancos de dados.

Neste contexto, a análise de enriquecimento genético (*Gene Set Enrichment Analysis* – GSEA) ou também chamada análise de enriquecimento funcional e/ou enriquecimento de vias é, portanto, uma estratégia amplamente utilizada para validar estudos ômicos,

fornecendo informações valiosas sobre os mecanismos biológicos do fenótipo estudado (Subramanian et al., 2005; Webber, 2011), ajudando a elucidar quais vias biológicas, processos celulares ou funções moleculares estão associados aos genes ou proteínas identificados como relevantes no estudo.

Reis et al. (2023) identificaram genes candidatos com possíveis funções relevantes associadas à maciez em bovinos Nelore, sendo um destes o Heat Shock Protein 90kDa Beta Member 1 (HSP90B1), gene responsável pela codificação de uma proteína de choque térmico que possui relevância, pois a apoptose tem sido associada com a maciez da carne (Rodrigues et al., 2017). Conforme os autores, as vias com melhor relação foram a biossíntese do metabolismo dos ácidos graxos insaturados e o metabolismo dos ácidos graxos. Em ambas as vias, o gene enriquecido foi o SCD5 associado à maciez da carne, gene que codifica a proteína *Stearoyl-CoA desaturase 5*, que desempenha papel na conversão de ácidos graxos saturados em ácidos graxos monoinsaturados. Além disso, foram encontradas 37 vias relacionadas ao processo biológico, e dentre estas, algumas se destacam pela associação com a característica estudada, como o desenvolvimento do mesoderma. Também foram observadas seis vias dos componentes celulares, com destaque para o retículo sarcoplasmático. A proteína andaime também se destacou em 14 vias de função molecular em associação com a maciez da carne.

Arikawa et al. (2024) encontraram genes associados à maciez da carne de bovinos Nelore associados ao estresse oxidativo; à regulação do crescimento, desenvolvimento e controle da massa corporal em bovinos; e relacionados à proteólise miofibrilar durante o período *post-mortem* (NR4A2, LATS1, PCSK1, CAST). Além disso, os autores encontram um agrupamento de genes (LASTS1, CAST, PCSK1, ERAP2, ERAP1, C19H17ORF97 e LNPEP) que estão envolvidos no processo biológico de proteólise, principal mediador da maciez da carne.

Braz et al. (2019) identificaram 37 genes candidatos influenciando o WBSF em bovinos Nelore. Alguns destes genes (GAS8, OLFML3, TWIST1, GPRC5B e HIPK1) estão envolvidos no processo

de miogênese, responsável pela hiperplasia na formação do tecido muscular durante o desenvolvimento embrionário, pela regeneração da musculatura esquelética e manutenção da homeostase do tecido. Os autores também encontraram genes associados a WBSF que participam de processos de neurogênese ou da estrutura e função dos neurônios. A neurogênese pode influenciar indiretamente o músculo esquelético, uma vez que os neurônios controlam a contração muscular. O neurônio motor é um componente crucial na junção neuromuscular, onde ocorre a comunicação entre o sistema nervoso e o músculo esquelético, desempenhando papel de fundamental importância na contração muscular, transmitindo sinais elétricos que estimulam as fibras musculares a se contraírem (Jellies, 1990; Henningsen et al., 2010; Bloch-Gallego, 2015).

Carvalho et al. (2017) encontraram genes associados à maciez da carne de bovinos Nelore relacionados à regulação gênica (SLC2A9, AVEN, CDC42EP5, UBALD1, SNORA1), à síntese de proteínas (UBE2S, MGRN1, FRAS1, FAM219A, DNAI) e a estruturação dos tecidos musculares (ANXA3, SHISA7, CNTN3, C16orf96). O gene KCNJ11 foi investigado nos estudos de Souza et al. (2016). Este gene está relacionado à função de canais iônicos de potássio, que desempenham papel significativo na regulação do potencial da membrana e na excitabilidade elétrica de várias células, incluindo as musculares. No contexto da maciez da carne, o gene foi detectado como um gene candidato funcional relacionado à regulação da atividade muscular e possivelmente à modulação da contração muscular, podendo influenciar dessa forma a textura e maciez da carne bovina.

Fonseca et al. (2017) encontraram 40 genes expressos diferencialmente relacionados à maciez da carne em bovinos Nelore e identificaram que 35 desses genes estavam relacionados positivamente e cinco relacionados negativamente em relação ao grupo de carne dura. Entre os genes com função conhecida, 14 foram regulados positivamente e três regulados negativamente. Os genes encontrados pelos autores com funções conhecidas relacionam-se ao metabolismo da ubiquitina (degradação de proteínas), transporte de moléculas como cálcio e oxigênio, equilíbrio ácido-base, síntese de colágeno, actina e miosina, e acumulação de gordura.

Nesse sentido, a identificação de um conjunto de genes, regiões genômicas e vias metabólicas relacionadas com a manifestação fenotípica, auxiliam na compreensão dos mecanismos relacionados que controlam a característica de interesse. Contudo, são poucas as vias metabólicas semelhantes associadas a maciez da carne relatadas em diferentes estudos ou diferentes populações, mesmo considerando uma única raça. Assim a validação de vias metabólicas, permite identificar os mecanismos bioquímicos e fisiológicos que impactam diretamente a maciez da carne. Além disso, a validação entre diferentes populações, e entre pais e suas respectivas progênes, ajuda a estabelecer padrões consistentes e confiáveis, fornecendo informações valiosas que podem ser aplicadas em várias etapas da cadeia de produção.

## Estratégias de predição genômica para maciez da carne

---

A seleção genômica é uma técnica avançada que integra dados de marcadores moleculares, na avaliação genética de animais, utilizando os GEBVs na seleção de animais. Os GEBVs por sua vez são preditos utilizando informações de pedigree, fenótipos e genótipos. Entre as vantagens da GS está o aumento da acurácia das predições dos valores genéticos, a redução do intervalo de gerações, pela identificação de animais jovens geneticamente superiores, os quais podem ser identificados antes mesmo de expressarem seu fenótipo de interesse e a correção de possíveis erros de pedigree que impactam negativamente nas acurácias das predições (Castro et al., 2017; Brunet et al., 2021).

A implementação da GS ocorre em duas etapas. Primeiramente é utilizada uma população (de referência) com dados fenotípicos e genotípicos para estimar a equação de predição dos efeitos dos

marcadores. Posteriormente, as estimativas dos efeitos dos marcadores são utilizadas na predição dos GEBVs dos animais em outra população (candidatos à seleção) com informação genotípica, porém não necessitam de informações fenotípicas. Uma vez validada, esta equação pode ser utilizada para prever o valor genômico dos candidatos à seleção. Assim, a soma dos efeitos dos SNPs serve como um preditor do mérito genético dos animais em avaliação (Meuwissen et al., 2001, 2013). Na prática, nem todos os animais são genotipados, e assim, a escolha de quais animais farão parte da população de referência é um ponto crucial no processo (Bolligon et al., 2012).

Com intuito de contornar essa falta de informação, Misztal et al. (2009) propuseram um modelo em passo único, no qual se combina simultaneamente toda informação disponível do animal (pedigree, fenótipo e genótipo), no processo de estimação dos parâmetros genéticos e predição dos valores genéticos genômicos. O intuito é obter soluções para as equações de modelos mistos utilizando uma matriz que combina informações de parentesco aditivo, modificada por contribuições da matriz de parentesco genômico (Aguilar et al., 2010).

Diversas são as metodologias disponíveis que podem ser utilizadas para estimar os efeitos dos marcadores, com objetivo de identificar aqueles que oferecem a melhor capacidade preditiva dos valores genômicos da característica em estudo. Para tanto, a escolha do modelo mais adequado e a forma de procedimento a ser adotada para cada característica e população sob análise exerce impacto direto na acurácia das predições genômicas, o qual é dependente da distribuição dos efeitos dos QTLs, sendo estes desconhecidos (Campos et al., 2013). Inicialmente, os métodos estatísticos para GS foram introduzidos por Meuwissen et al. (2001), em um estudo de simulação, foram abordados quadrados mínimos, GBLUP, BayesA e BayesB. Contudo, o método de quadrados mínimos apresentou algumas limitações, como baixa habilidade preditiva, não sendo utilizado em estudos de predição. Posteriormente, outros métodos Bayesianos foram implantados, como Lasso e BayesCπ. Vários estudos foram realizados com o intuito de comparar a habilidade de predição dos diferentes métodos, com resultados contrastantes, não chegando a um consenso

sobre qual melhor método a ser abordado (Bolormaa et al., 2013; Magnabosco et al., 2016b; Magalhães et al., 2019).

Para avaliar a habilidade de predição, é importante considerar alguns parâmetros, como a acurácia. A acurácia indica a precisão das predições dos valores genéticos, e é desejável que os modelos alcancem altos índices de acurácia. No caso da maciez da carne, a acurácia das predições em estudos de seleção genômica pode variar bastante, pois é uma característica de baixa a média herdabilidade. Valores de acurácia abaixo de 0,20 podem sugerir uma confiança limitada nas predições, o que pode estar ligado a uma reduzida base de dados ou até mesmo a fatores ambientais que afetam diretamente a maciez da carne. Por outro lado, valores altos de acurácia, que podem chegar a 0,70, indicam predições mais confiáveis e precisas, geralmente alcançados em populações com dados fenotípicos e genotípicos robustos (Bolormaa et al., 2013; Magnabosco et al., 2016b; Lopes et al., 2021). Também deve ser observado o viés, que envolve identificar e medir qualquer tendência sistemática que possa afetar a precisão das predições, ou seja, um viés significativo pode comprometer a utilidade das predições, levando a decisões errôneas de seleção. A dispersão das predições também deve ser considerada, pois uma alta variabilidade pode indicar incertezas nos resultados. As correlações entre os GEBVs também são essenciais para garantir que as predições estejam alinhadas com os fenótipos observados, e uma correlação elevada é indicativa de um modelo robusto. No estudo de Magnabosco et al. (2016b), os autores obtiveram uma correlação entre o fenótipo para WBSF e os GEBV variando de 0,22 a 0,25, utilizando cinco modelos diferentes de predição e todos os marcadores SNPs, considerado pelos autores uma correlação alta. Além disso, diferenças no grau de parentesco genômico e no tamanho dos grupos de validação influenciam a habilidade de predição dos esquemas de validação (Magnabosco et al., 2020). Adicionalmente, a variação desses parâmetros deve ser interpretada cuidadosamente, pois uma alta acurácia não é suficiente se acompanhada de um viés significativo.

Bolormaa et al. (2013), objetivando avaliar a acurácia de predições genômicas para 19 características, entre elas a maciez da carne

em 10.181 animais *Bos taurus*, Brahman, compostos e cruzados, utilizando dois métodos de predição genômica (BayesR e GBLUP), observaram acurácia média de 0,30 e 0,27, respectivamente, considerando todas as raças e características avaliadas, sendo os valores obtidos por BayesR, em média, 0,03 maiores do que as acurácias obtidas com GBLUP. Além disso, foi observado que características com um grande volume de dados fenotípicos e genotípicos, assim como aquelas com alta herdabilidade, apresentaram maior acurácia para os GEBVs. Quando analisada somente a característica maciez da carne, a acurácia média obtida considerando todas as raças foi de 0,25, utilizando GBLUP e de 0,41 para BayesR. É válido ressaltar que a diferença de acurácia de predição não se limita apenas ao método utilizado, mas também possui uma grande variação entre a raça sob análise. Por exemplo, entre as raças estudadas pelos autores, foi obtida acurácia variando de 0,05 (Angus) a 0,71 (Murray Grey) pelo método GBLUP e de 0,15 (Shorthorn) a 0,61 (Murray Grey) pelo método BayesR, para maciez da carne.

Para maciez da carne na raça Nelore, utilizando os métodos GBLUP, Lasso e BayesC $\pi$ , Magalhães et al. (2019) obtiveram acurácias de predição genômica de 0,57; 0,60 e 0,60, respectivamente, mostrando o quanto a seleção genômica pode contribuir para o ganho genético ao fornecer uma predição com mais precisão para selecionar animais jovens. É válido mencionar que, segundo os autores, para o banco de dados utilizado no estudo, os métodos Bayesianos demandam um maior tempo de processamento computacional em comparação ao GBLUP, uma vez que, o GBLUP requer apenas a inversão da matriz de relacionamento genômico, levando cerca de 1 hora, enquanto os métodos bayesianos utilizados gastaram quase 10 dias para execução do conjunto de dados analisado. Para o estudo, os autores utilizaram aproximadamente 5 mil animais com fenótipos e genótipos de 412 mil SNPs, divididos em dois grupos, sendo o primeiro a população de treinamento: animais nascidos de 2008 a 2013; e o segundo a população de validação: animais nascidos em 2014.

Utilizando diferentes modelos de regressão aleatória Bayesiana, Lasso Bayesiano, BayesA, BayesB e BayesC $\pi$ , Magnabosco et al. (2016b) constataram que todos os modelos apresentaram acurácia

preditiva semelhante, variando de 0,22 (BayesC $\pi$ ) a 0,25 (BayesB). Esses valores, apesar de baixos, denotam que a realização das predições do mérito genético dos animais a partir de informações genômicas para maciez da carne pode ser uma ferramenta preliminar de seleção bastante eficiente, uma vez que, possibilita a seleção de animais jovens, contribuindo de forma significativa para a pecuária de ciclo curto.

Embora testar diferentes modelos de predição genômica seja necessário, para identificar aquele de melhor desempenho, é igualmente essencial empregar técnicas de seleção de marcadores mais informativos ou pré-selecionados com base no conhecimento biológico prévio, a fim de melhorar a acurácia das estimativas dos valores genômicos (Heras-Saldana et al., 2020). Também deve ser levado em consideração que, a abundância de marcadores faz com que se tenha problemas de alta dimensionalidade de ajuste do modelo de predição dos efeitos, além da possibilidade de os marcadores estarem correlacionados, o que torna inviável a utilização de alguns métodos de predição. Além disso, caso se estime o efeito de cada marcador de forma separada, e posteriormente, a predição dos valores genéticos, a capacidade preditiva associada ao marcador pode ser baixa. Isso pode ser contornado com a utilização de métodos que incorporem a seleção de atributos/variáveis de forma distinta. O método consiste em separar a etapa de seleção dos marcadores mais relevantes para característica de interesse, ou seja, aqueles mais informativos, da etapa de avaliação, permitindo assim a aplicação de métodos de seleção de atributos mais robustos e independentes, em uma etapa anterior à construção do modelo de seleção.

Um método usual na seleção de atributos é o *Feature Selection*, que consiste na identificação e seleção de variáveis mais relevantes de um conjunto de dados, reduzindo a dimensionalidade e complexidade, sem perder informações significativas. Sabe-se que, na seleção genômica, a acurácia da predição dos GEBVs depende da qualidade dos marcadores utilizados. Neste sentido, ao selecionar SNPs mais informativos e preditivos, a seleção de variáveis pode melhorar significativamente a acurácia das predições genômicas em características

(Calus et al., 2016; Hoff et al., 2019; Bedhane et al., 2021; Begnami, 2023; Montesinos-López et al., 2023), além disso, essa abordagem mostra-se menos tendenciosa ao apresentar um menor viés de predição.

Neste sentido, Bedhane et al. (2021), objetivando examinar o efeito da densidade dos SNPs e avaliar o impacto da utilização de SNPs pré-selecionados a partir de sequenciamento do genoma completo imputado para predição genômica, utilizaram informações fenotípicas e genotípicas de 210 novilhos da raça Hanwoo para características de marmoreio, maciez e cor da carne. Os autores obtiveram acurácias de predição similares em todas as densidades de SNPs utilizadas (50k, alta densidade e dados de sequenciamento completo). Segundo os autores, observou-se uma melhoria de até 5% na acurácia de predição quando SNPs pré-selecionados da análise de GWAS foram incluídos na análise de predição, dependendo da característica.

Shirzadifar et al. (2023) conduziram um estudo objetivando avaliar três estratégias para encontrar o subconjunto ideal de marcadores do painel Illumina Bovine (50K) para eficiência alimentar (consumo alimentar residual – CAR) de bovinos de corte. As estratégias utilizadas foram: 1) seleção de SNPs com base nos de maior contribuição para variância do CAR; 2) seleção de SNPs a partir do subconjunto de SNPs criados na primeira estratégia (refinando ainda mais a seleção); 3) extração, os SNPs foram selecionados diretamente do painel de 50K sem nenhum critério prévio de seleção. Com base nos resultados encontrados pelos autores a segunda estratégia de seleção, em que se utilizou apenas 524 SNPs de um subconjunto inicial de 15 mil SNPs, foi a mais eficiente para classificar com alta precisão os 1% de animais com maior e menor eficiência alimentar, o que otimizou a seleção genômica para essa característica. Neste sentido, a seleção de SNPs mais informativos pode ser uma estratégia fundamental para otimizar os estudos de predição genômica.

Para Piles et al. (2021) e Chafai et al. (2023), a seleção de variáveis pode ser uma boa alternativa para aumentar a precisão das estimativas, auxiliar na redução do tempo e recursos computacionais, além de possibilitar identificar marcadores relevantes com base em

diferentes ponderações para avaliar candidatos à seleção. No entanto, é válido ressaltar que existem diversos fatores que influenciam a acurácia de predição tais como, tamanho da população sob análise, arquitetura genética da característica, variável resposta utilizada para estimar os efeitos dos marcadores, DL entre QTL e o marcador,  $h^2$  da característica, densidade de marcadores e método utilizado para predição (Campos et al., 2013).

Uma estratégia que pode ser empregada na seleção de variáveis é a utilização de diferentes ponderações dos efeitos dos SNPs para avaliar a habilidade de predição dos valores genômicos. Silva Neto et al. (2023), objetivando avaliar o impacto na acurácia e viés de predição dos valores genômicos para P450, AOL, MAR, EG e EGP8, utilizaram ponderação diferencial de regiões contendo QTLs relatadas na literatura para estas características, bem como as regiões identificadas por GWAS realizado pelos autores em bovinos da raça Nelore. Os autores utilizaram diferentes estratégias para avaliar as combinações de pesos dos SNPs e regiões genômicas, aplicadas em sete modelos diferentes para predição. Para avaliar a habilidade de predição, os autores dividiram o conjunto de dados em subconjuntos de treinamento (animais genotipados com no mínimo dez progênies, variando em quantidade de animais com informações fenotípicas e genotípicas) e validação (animais jovens, priorizando animais com fenótipo e genótipo). Segundo os autores, foi observado um impacto mais significativo no viés das predições ao incluir QTLs candidatos e ponderações utilizando o método ssGBLUP do que nas habilidades preditivas. Além disso, a inclusão de QTLs candidatos previamente relatados e a ponderação com base no GWAS podem ter sucesso limitado para características de carcaça, uma vez que não foram observados ganhos na habilidade preditiva. No entanto, os ganhos em acurácia podem ser afetados pelo valor de ponderação utilizado na análise.

Conforme mencionado anteriormente, os efeitos de regiões genômicas sobre a variância genética para maciez da carne têm sido baixos, e em alguns casos quase nulos. Além disso, como apresentado por Bedhane et al. (2021) em bovinos da raça Hanwoo, a predição

genômica utilizando a estratégia de *Feature Selection* pode ser uma alternativa eficaz para maximizar a habilidade de predição para esta característica em bovinos Nelore. Uma vez que permite a redução da dimensionalidade dos dados genômicos, focando apenas nas variáveis genéticas mais significativas, o que ajuda a melhorar a precisão dos modelos preditivos.

Adicionalmente, ao utilizar essa estratégia, consegue-se eliminar variáveis redundantes ou irrelevantes, evitando o sobreajuste e melhorando a generalização dos modelos preditivos para novas amostras. A identificação de marcadores específicos e mais informativos associados à maciez pode, assim, auxiliar na seleção mais eficaz nos programas de seleção, possibilitando a identificação com maior precisão de animais com maior mérito genético para essa característica. No entanto, é válido ressaltar que existem variações entre as raças e populações, o que pode influenciar significativamente a eficácia dos modelos de predição e nos resultados obtidos. Portanto, é essencial que os estudos sejam conduzidos na raça específica de interesse, garantindo que as metodologias aplicadas sejam adequadas às particularidades genéticas de cada população sob análise.

## Referências

---

ABDEL-SHAFY, H.; BORTFELDT, R. H.; REISSMANN, M.; BROCKMANN, G. A. Validation of somatic cell score-associated loci identified in a genome-wide association study in German Holstein cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 97, n. 4, p. 2481-2486, 1 abr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2013-7149>.

AGUILAR, I.; MISZTAL, I.; JOHNSON, D. L.; LEGARRA, A.; TSURUTA, S.; LAWLOR, J. J. Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. **Journal of Dairy Science**, v. 93, n. 2, p. 743-752, fev. 2010. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>.

AMERICAN MEAT SCIENCE ASSOCIATION (AMSA). **Sensory and Tenderness Evaluation Guidelines**. 2016. Disponível em: <https://meatscience.org/publications-resources/printed-publications/sensory-and-tenderness-evaluation-guidelines>. Acesso em: 8 maio 2024.

ARIKAWA, L. M.; MOTA, L. F. M.; SCHMIDT, P. I.; FREZARIM, G. B.; FONSECA, L. F. S.; MAGALHÃES, A. F. B.; SILVA, D. A.; CARVALHEIRO, R.; CHARDULO, L. A. L.; ALBUQUERQUE, L. G. Genome-wide scans identify biological and metabolic pathways regulating carcass and meat quality traits in beef cattle. **Meat Science**, v. 209, p. 109402, 1 mar. 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2023.109402>.

ASHBURNER, M.; BALL, C. A.; BLAKE, J. A.; BOTSTEIN, D.; BUTLER, H.; CHERRY, J. M.; DAVIS, A. P.; DOLINSKI, K.; DWIGHT, S. S.; EPIG, J. T.; HARRIS, M.A.; HILL D.P.; ISSEL-TARVER L.; KASARSKIS A.; LEWIS S.; MATESE, J. C.; RICHARDSON, J. E.; RINGWALD, M.; RUBIN, G. M.; SHERLOCK, G. Gene Ontology: tool for the unification of biology. **Nature Genetics**, v. 25, n. 1, p. 25-29, maio 2000. DOI: <https://doi.org/10.1038/75556>.

BARRO, A. G.; MARESTONE, B. S.; dos S, E. R.; FERREIRA, G. A.; VERO, J. G.; TERTO, D. K.; MUNIZ, C. ; BRIDI, A. Genetic parameters for frame size and carcass traits in Nellore cattle. **Tropical Animal Health and Production**, v. 55, n. 2, p. 71, 9 fev. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-023-03464-z>.

BEDHANE, M.; WERF, J. V. D.; HERAS-SALDANA, S. DE LAS.; LIM, D.; PARK, B.; PARK, M. N.; HEE, R. S.; CLARK, S. The accuracy of genomic prediction for meat quality traits in Hanwoo cattle when using genotypes from different SNP densities and preselected variants from imputed whole genome sequence. **Animal Production Science**, v. 62, n. 1, p. 21-28, 5 nov. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1071/AN20659>.

BEGNAMI, V. S. **Seleção de marcadores utilizando probabilidade a posteriori de inclusão no modelo para predição genômica**. 2023. 56 f. Dissertação (Mestrado em Estatística Aplicada e Biometria) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

BLANK, C. P.; RUSSELL, J.; LONERGAN, S. M.; HANSEN, S. L. Influence of feed efficiency classification and growing and finishing diet type on meat

tenderness attributes of beef steers. **Journal of Animal Science**, v. 95, n. 7, p. 2986-2992, jul. 2017. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2016.1312>.

BLOCH-GALLEGO, E. Mechanisms controlling neuromuscular junction stability. **Cellular and molecular life sciences: CMLS**, v. 72, n. 6, p. 1029-1043, mar. 2015.

BOITO, B.; KUSS, F.; DE MENEZES, L. F. G.; LISBINSKI, E.; PARIS, M.; CULLMANN, J. R. Influence of subcutaneous fat thickness on the carcass characteristics and meat quality of beef cattle. **Ciência Rural**, v. 48, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170333>.

BOLIGON, A. A.; LONG, N.; ALBUQUERQUE, L. G.; WEIGEL, K. A.; GIANOLA, D.; ROSA, G. J. Comparison of selective genotyping strategies for prediction of breeding values in a population undergoing selection. **Journal of Animal Science**, v. 90, n. 13, p. 4716-4722, dez. 2012. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2012-4857>.

BOLORMAA, S.; PRYCE, J. E.; KEMPER, K.; SAVIN, K.; HAYES, B. J.; BARENDSE, W.; ZHANG, Y.; REICH, C. M.; MASON, B. A.; BUNCH, R. J.; HARRISON, B. E.; REVERTER, A.; HERD, R. M.; TIER, B.; GRASER, H. U.; GODDARD, M. E. Accuracy of prediction of genomic breeding values for residual feed intake and carcass and meat quality traits in *Bos taurus*, *Bos indicus*, and composite beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, n. 7, p. 3088-3104, 1 jul. 2013. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5827>.

BOLORMAA, S.; HAYES, B. J.; SAVIN, K.; HAWKEN, R.; BARENDSE, W.; ARTHUR, P. F.; HERD, R. M.; GODDARD, M. E. Genome-wide association studies for feedlot and growth traits in cattle. **Journal of Animal Science**, v. 89, n. 6, p. 1684-1697, 1 jun. 2011. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2010-3079>.

BRAZ, C. U.; TAYLOR, J. F.; VRESOLIN, T.; ESPIGOLAN, R.; FEITOSA, F. L. B.; CARVALHO, R.; BALDI, F.; ALBUQUERQUE, L. G.; OLIVEIRA, H. N. Sliding window haplotype approaches overcome single SNP analysis limitations in identifying genes for meat tenderness in Nelore cattle. **BMC Genetics**, v. 20, n. 1, p. 8, 14 jan. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0713-4>.

BRAZ, C. U.; TAYLOR, J. F.; DECKER, J. E.; BRESOLIN, T.; ESPIGOLAM, R.; GARCIA, D. A.; GORDO, D. G. M.; MAGALHÃES, A. F. B.; ALBUQUERQUE, L. G.; OLIVEIRA, H. N. Polymorphism analysis in genes associated with meat tenderness in Nelore cattle. **Meta Gene**, v. 18, p. 73-78, 1 dez. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mgene.2018.08.002>.

BRIDI, A. M.; CONSTANTINO, C. **Qualidade e avaliação de carcaças e carnes bovinas**. Londrina: Universidade Estadual de Londrina, 2009.

BRUNES, L. C.; BALDI, F.; LOPES, F. B.; LOBO, R. B.; ESPIGOLAN, R.; COSTA, M. F. O.; MAGNABOSCO, C. U. Selection criteria for feed efficiency-related traits and their association with growth, reproductive and carcass traits in Nelore cattle. **Animal Production Science**, v. 61, n. 16, p. 1633-1642, 20 jul. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1071/AN20487>.

BRUNES, L. C.; BALDI, F.; COSTA, M. F. O.; LOBO, R. B.; LOPES, F. B.; MAGNABOSCO, C. U. Effect of age at first conception as a selection criterion on growth and carcass traits in Nelore cattle. **Ciência Animal Brasileira**, v. 25, p. e, 26 fev. 2024. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-6891v25e-75632E>.

BRUNES, L. C.; DE FARIA, C. U.; MAGNABOSCO, C. U.; LOBO, R. B.; PERIPOLLI, E.; AGUILAR, I.; BALDI, F. Genomic prediction ability and genetic parameters for residual feed intake calculated using different approaches and their associations with growth, reproductive, and carcass traits in Nelore cattle. **Journal of Applied Genetics**, v. 64, n. 1, p. 159-167, 1 fev. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13353-022-00734-8>.

CAETANO, A. R. SNP markers: basic concepts, applications in animal breeding and management and perspectives for the future. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, p. 64-71, jul. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009001300008>.

CALUS, M. P. L.; BOUWMAN, A. C.; SCHROOTEN, C.; VEERKAMP, R. F. Efficient genomic prediction based on whole-genome sequence data using split-and-merge Bayesian variable selection. **Genetics Selection Evolution**, v. 48, article 49, 29 jun. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0225-x>.

CAMPOS, G. DE LOS; HICKEY, J. M.; PONG-WONG, R.; DAETWYLER, H. D.; CALUS, M. P. Whole-Genome Regression and Prediction Methods Applied to Plant and Animal Breeding. **Genetics**, v. 193, n. 2, p. 327-345, 1 fev. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1534/genetics.112.143313>.

CANTOR, R. M.; LANGE, K.; SINSHEIMER, J. S. Prioritizing GWAS Results: A Review of Statistical Methods and Recommendations for Their Application. **American Journal of Human Genetics**, v. 86, n. 1, p. 6-22, 8 jan. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2009.11.017>.

CARVALHO, M. E.; BALDI, F. S.; SANTANA, M. H. A.; VENTURA, R. V.; OLIVEIRA, G. A.; BOM, R. S.; BONIN, M. N.; REZENDE, F. M.; COUTINHO, L. L.; ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S. Identification of genomic regions related to tenderness in Nelore beef cattle. **Advances in Animal Biosciences**, v. 8, p. s42-s44, 1 jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1017/S2040470017001674>.

CASTRO, L. M.; MAGANABOSCO, C. U.; SAINZ, R. D.; FARIA, C. U.; LOPES, F. B. Quantitative genetic analysis for meat tenderness trait in Polled Nelore cattle. **Revista Ciência Agronômica**, v. 45, p. 393-402, jun. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1806-66902014000200022>.

CASTRO, L. M.; ROSA, G. J. M.; LOPES, F. B.; REGITANO, L. C. A.; ROSA, A. J. M.; MAGNABOSCO, C. U. Genomewide association mapping and pathway analysis of meat tenderness in Polled Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 95, n. 5, p. 1945-1956, maio 2017. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2016.1348>.

CHAFAI, N.; HAYAH, I.; HOUAGA, I.; BADAOU, B. A review of machine learning models applied to genomic prediction in animal breeding. **Frontiers in Genetics**, v. 14, 6 set. 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1150596>.

CHAMBERLAIN, A. J.; HAYES, B. J.; SAVIN, K.; COLORMAA, S.; MCPARTLAN, H. C.; BOWMAN, P. J.; VAN DER JAGT, C.; MACEACHERN, S.; GODDARD, E. U. Validation of single nucleotide polymorphisms associated with milk production traits in dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, v. 95, n. 2, p. 864-875, 1 fev. 2012. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3786>.

ERBE, M.; HAYES, B. J.; MATUKUMALLI, L. K.; GOSWAMI, S.; BOWMAN, P. J.; REICH, C. M.; MASON, B. A.; GODDARD, M. E. Improving accuracy of genomic predictions within and between dairy cattle breeds with imputed high-density single nucleotide polymorphism panels. **Journal of Dairy Science**, v. 95, n. 7, p. 4114-4129, 1 jul. 2012. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2011-5019>.

ESTADOS UNIDOS. Department of Agriculture National Retail Report - Beef. **Advertised Prices for Beef at Major Retail Supermarket Outlets ending during the period of 05/31 thru 06/06**. 31 maio 2024. Disponível em: <https://www.ams.usda.gov/mnreports/lswbfrtl.pdf>. Acesso em: 14 jul. 2024.

EVANGELISTA, A. F.; BORGES, L. DA S.; FONSECA, W. J. L.; CAVALCANTE, D. H. Parâmetros genéticos de características de crescimento em bovinos da raça Tabapuã. **Medicina Veterinária**, v. 13, n. 3, p. 454-463, 2019. DOI: <https://doi.org/10.26605/medvet-v13n3-3310>.

FARIA, C. U.; ANDRADE, W. B. F.; PEREIRA, C. F.; SILVA, R. P.; LOBO, R, B. Análise bayesiana para características de carcaça avaliadas por ultrassonografia de bovinos da raça Nelore Mocho, criados em bioma Cerrado. **Ciência Rural**, v. 45, p. 317-322, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20140331>.

FEITOSA, F. L.; OLIVIERI, B. F.; ABOUJAOUDE, C.; PEREIRA, A. S.; DE LEMOS, M. V.; CHIAIA, H. L.; BERTON, M. P.; PERIPOLLI, E.; FERRINHO, A. M.; MUELLER, L. F.; MAZALLI, M. R.; ALBUQUERQUE, L. G. de; OLIVEIRA, H. N. de; TONHATI, H.; ESPIGOLAN, R.; TONUSSI, R. L.; OLIVEIRA SILVA R. M. de; GORDO, D. G.; MAGALHÃES, A. F.; AGUILAR, I.; BALDI, F. Genetic correlation estimates between beef fatty acid profile with meat and carcass traits in Nellore cattle finished in feedlot. **Journal of Applied Genetics**, v. 58, n. 1, p. 123-132, 1 fev. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13353-016-0360-7>.

FELÍCIO, P. E. de. Fatores ante e post mortem que influenciam na qualidade da carne bovina. In: PEIXOTO, A. M.; MOURA, J. C.; FARIA, V. P. de (org.). **Produção de novilho de corte**. Piracicaba: FEALQ, 1997. p. 79-97.

FERRAZ, J. B. S.; FELÍCIO, P. E. de. Production systems: an example from Brazil. **Meat Science**, v. 84, n. 2, p. 238-243, 1 fev. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2009.06.006>.

FONSECA, L. F. S.; GIMENEZ, D. F. J.; SILVA, D. B. S.; BARTHELSON, R.; BALDI, F.; FERRO, J. A.; ALBUQUERQUE, L. G. Differences in global gene expression in muscle tissue of Nelore cattle with divergent meat tenderness. **BMC Genomics**, v. 18, n. 1, p. 945, 4 dez. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4323-0>.

FORTES, M. R. S.; PORTO-NETO, L. R.; SATAKE, N.; NGUYEN, L. T.; FREITAS, A. C.; MELO, T. P.; SCALEZ, D. C. B.; HAYES, B.; RAIDAN, F. S. S.; REVERTER, A.; BOE-HANSEN, G. B. X chromosome variants are associated with male fertility traits in two bovine populations. **Genetics Selection Evolution**, v. 52, n. 1, p. 46, 12 ago. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00563-5>.

GAGAOUA, M.; MONTEILS, V.; PICARD, B. Decision tree, a learning tool for the prediction of beef tenderness using rearing factors and carcass characteristics. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 99, n. 3, p. 1275-1283, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/jsfa.9301>.

GORDO, D. G.; ESPIGOLAN, R.; TONUSSI, R. L.; JÚNIOR, G. A.; BRESOLIN, T.; MAGALHÃES, A. F.; FEITOSA, F. L.; BALDI, F.; CARVALHEIRO, R.; TONHATI, H.; DE OLIVEIRA, H. N.; CHARDULO, L. A.; DE ALBUQUERQUE, L. G. Genetic parameter estimates for carcass traits and visual scores including or not genomic information1. **Journal of Animal Science**, v. 94, n. 5, p. 1821–1826, 1 maio 2016. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2015-0134>.

GORDO, D. G. M.; ESPIGOLAN, F.; BRESOLIN, T.; FERNANDES JUNIOR, G. A.; MAGALHÃES, A. F. B.; BRAZ, C. U.; FERNANDES, W. B.; BALDI, F.; ALBUQUERQUE, L. G. Genetic analysis of carcass and meat quality traits in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 96, n. 9, p. 3558-3564, set. 2018.

GORDO, D. G. M. **Estudo genético quantitativo da qualidade da carcaça e da carne e suas associações com as características de avaliação visual na raça Nelore**. 2014. Tese (Doutor em Genética e Melhoramento Animal) – Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.

HAWKEN, R. J.; ZHANG, Y. D.; FORTES, M. R.; COLLIS, E.; BARRIS, W. C.; CORBET, N. J.; WILLIAMS, P. J.; FORDYCE, G.; HOLROYD, R.

G.; WALKLEY, J. R.; BARENDSE, W.; JOHNSTON, D. J.; PRAYAGA, K. C.; TIER, B.; REVERTER, A.; LEHNERT, S. A. Genome-wide association studies of female reproduction in tropically adapted beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 90, n. 5, p. 1398-1410, 1 maio 2012. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2011-4410>.

HAYES, B. J.; BOWMAN, P. J.; CHAMBERLAIN, A. J.; SAVIN, K.; VAN TASSELL, C. P.; SONSTEGARD, T. S.; GODDARD, M. E. A Validated Genome Wide Association Study to Breed Cattle Adapted to an Environment Altered by Climate Change. **Plos One**, v. 4, n. 8, e6676, 18 ago. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006676>.

HENNINGSSEN, J.; RIGBOLT, K. T.; BLAGOEV, B.; PEDERSEN, B. K.; KRATCHMAROVA, I. Dynamics of the skeletal muscle secretome during myoblast differentiation. **Molecular & Cellular Proteomics: MCP**, v. 9, n. 11, p. 2482-2496, nov. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1074/mcp.M110.002113>.

HENTZ, P. C.; SPAGNOL, L.; BONOTTO, R. M.; BASSANI, M. T.; EBLING, P. D. Ultrassonografia na avaliação de carcaças de bovinos. **Anais de Medicina Veterinária**, v. 2, n. 1, p. 95-97, nov. 2022.

HERAS-SALDANA, S. DE LAS; LOPEZ, B. I.; MOGHADDAR, N.; PARK, W.; PARK, J.; CHUNG, K. Y.; LIM, D.; LEE, S. H.; SHIN, D.; WERF, J. H. J. van der. Use of gene expression and whole-genome sequence information to improve the accuracy of genomic prediction for carcass traits in Hanwoo cattle. **Genetics Selection Evolution**, v. 52, n. 1, p. 54, 29 set. 2020.

HOFF, J. L.; DECKER, J. E.; SCHNABEL, R. D.; SEABURY, C. M.; NEIBERGS, H. L.; TAYLOR, J. F. QTL-mapping and genomic prediction for bovine respiratory disease in U.S. Holsteins using sequence imputation and feature selection. **BMC Genomics**, v. 20, n. 1, p. 555, 5 jul. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5941-5>.

HÖGLUND, J. K.; SAHANA, G.; GULDBRANDTSEN, B.; LUND, M. S. Validation of associations for female fertility traits in Nordic Holstein, Nordic Red and Jersey dairy cattle. **BMC genetics**, v. 15, p. 8, 15 jan. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2156-15-8>.

HUANG, D. W.; SHERMAN, B. T.; LEMPICKI, R. A. Bioinformatics enrichment tools: paths toward the comprehensive functional analysis of

large gene lists. **Nucleic Acids Research**, v. 37, n. 1, p. 1-13, jan. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkn923>.

HUDSON, N. J.; REVERTER, A.; GREENWOOD, P. L.; GUO, B.; CAFÉ, L. M.; DALRYMPLE, B. P. Longitudinal muscle gene expression patterns associated with differential intramuscular fat in cattle. **Animal**, v. 9, n. 4, p. 650-659, 1 jan. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1751731114002754>.

JELLIES, J. Muscle assembly in simple systems. **Trends in Neurosciences**, v. 13, n. 4, p. 126-131, abr. 1990. DOI: [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(90\)90003-s](https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90003-s).

KAMEI, L. M.; RIBEIRO, E. L. A.; FONSECA, N. A. N.; MUNIZ, C. A. S. D.; CAMILOTI, T. V.; KORITIAKI, N. A.; FORTALEZA, A. P. S. Genetic parameters of growth traits in Nelore cattle. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 38, n. 3, p. 1513, 13 jun. 2017. DOI: <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2017v38n3p1503>.

KANEHISA, M. The KEGG database. **Novartis Foundation Symposium**, v. 247, p. 91-101; discussion 101-103, 119-128, 244-252, 2002.

KARPINSKI, B. **Bovinos de corte avançam na busca pela normatização**. 10 set. 2016. Disponível em: <https://gauchazh.clicrbs.com.br/campo-e-lavoura/noticia/2016/09/bovinos-de-corte-avancam-na-busca-pela-normatizacao-7412300.html>. Acesso em: 13 ago. 2024.

KIRKPATRICK, B. W.; THALLMAN, R. M.; KUEHN, L. A. Validation of SNP associations with bovine ovulation and twinning rate. **Animal Genetics**, v. 50, n. 3, p. 259-261, jun. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/age.12793>.

KOCH, R. M.; CUNDIFF, L. V.; GREGORY, K. E. Heritabilities and genetic, environmental, and phenotypic correlations of carcass traits in a population of diverse biological types and their implication in selection programs. **Journal of Animal Science**, v. 55, n. 6, p. 1319-1329, 1982.

KOOHMARAIE, M.; KENT, M. P.; SHACKELFORD, S. D.; VEISETH, E.; WHEELER, T. L. Meat tenderness and muscle growth: is there any relationship? **Meat Science**, v. 62, n. 3, p. 345-352, 1 nov. 2002.

KOOHMARAIE, M. Role of the Neutral Proteinases in Postmortem Muscle Protein Degradation and Meat Tenderness. In: MEAT ANIMAL

RESEARCH CENTER, 45., 1992, Nebraska College of Agriculture, Lincoln. **Proceedings...** Nebraska College of Agriculture, Lincoln, 1992.

LEAL-GUTIÉRREZ, J. D.; ELZO, M. A.; MATEESCU, R. G. Identification of eQTLs and sQTLs associated with meat quality in beef. **BMC Genomics**, v.21, n. 1, p. 104, 30 jan. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6520-5>.

LEGARRA, A.; REVERTER, A. Semi-parametric estimates of population accuracy and bias of predictions of breeding values and future phenotypes using the LR method. **Genetics Selection Evolution**, v. 50, n. 1, p. 53, 6 nov. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0426-6>.

LIMA, A. O. de. **Validação de SNPs associados com área de olho de lombo em bovinos Canchim**. 2014. 89 f. Dissertação (Mestrado em Genética Evolutiva e Biologia Molecular) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.

LIRA, T. S.; PEREIRA, L. S.; LOPES, F. B.; FERREIRA, J. L.; LOBO, R. B.; SANTOS, G. C. J. Tendências genéticas para características de crescimento em rebanhos Nelore criados na região do Trópico Úmido do Brasil. **Ciência Animal Brasileira**, v. 14, p. 23-31, mar. 2013. DOI: <https://doi.org/10.5216/cab.v14i1.16785>.

LONDOÑO-GIL, M.; CARDONA-CIFUENTES, D.; RODRÍGUEZ, J. D.; BRUNES, L. C.; MAGNABOSCO, C. U.; PEREIRA, A. S. C.; PERIPOLLI, E.; LÔBO, R. B.; BALDI, F. Heritability and genetic correlations between marbling in longissimus dorsi muscle and conventional economic traits in Nellore beef cattle. **Tropical Animal Health and Production**, Company: SpringerDistributor: SpringerInstitution: SpringerLabel: Springernumber: 5publisher: Springer Netherlands, v. 54, n. 5, p. 1-9, 1 out. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-022-03293-6>.

LOPES, F. B.; BALDI, F.; PASSAFARO, T. L.; BRUNES, L. C.; COSTA, M. F. O.; EIFERT, E. C.; NARCISO, M. G.; ROSA, G. J. M.; LOBO, R. B.; MAGNABOSCO, C. U. Genome-enabled prediction of meat and carcass traits using Bayesian regression, single-step genomic best linear unbiased prediction and blending methods in Nelore cattle. **Animal**, v. 15, n. 1, p. 100006, 1 jan. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.animal.2020.100006>.

LOPES, F. B.; FERREIRA, J. L.; LOBO, R. B.; ROSA, G. J. M. Research Article Bayesian analyses of genetic parameters for growth traits in Nelore cattle raised on pasture. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 3, 2017. DOI: <https://doi.org/10.4238/gmr16039606>.

LOPES, M. A.; MAIA, E. M.; BRUHN, F. R. P.; CUSTÓDIO, I. A.; ROCHA, C. M. B. M.; FARIA, P. B. Fatores associados à percepção e atitude de consumidores de carne bovina com certificação de origem em Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Ceres**, v. 64, p. 31-39, fev. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1590/0034-737X201764010005>.

MAGALHÃES, A. F.; CAMARGO, G. M. de; FERNANDES, G. A.; GORDO, D. G.; TONUSSI, R. L.; COSTA, R. B.; ESPIGOLAN, R.; SILVA, R. M.; BRESOLIN, T.; ANDRADE, W. B. de; TAKADA, L.; FEITOSA, F. L.; BALDI, F.; CARVALHEIRO, R.; CHARDULO, L. A.; DE ALBUQUERQUE, L. G. Genome-Wide Association Study of Meat Quality Traits in Nelore Cattle. **PLOS ONE**, v. 11, n. 6, p. e0157845, 30 jun. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157845>.

MAGALHÃES, A. F. B.; SCHENKEL, F. S.; GARCIA, D. A.; GORDO, D. G. M.; TONUSSI, R. L.; ESPIGOLAN, R.; SILVA, R. M. DE O.; BRAZ, C. U.; FERNANDES JÚNIOR, G. A.; BALDI, F.; CARVALHEIRO, R.; BOLIGON, A. A.; OLIVEIRA, H. N. de; CHARDULO, L. A. L.; ALBUQUERQUE, L.G. de. Genomic selection for meat quality traits in Nelore cattle. **Meat Science**, v. 148, p. 32-37, 1 fev. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.09.010>.

MAGNABOSCO, C. U.; CASTRO, L. M.; LOPES, F. B.; EIFERT, E. C.; COSTA, M. F. O.; MAMEDE, M. M. S.; REGITANO, L. C. A.; TULLIO, R. R.; NASSU, R. T.; PRADO, C. S.; ROSA, G. J. M.; SAINZ, R. D. **Utilização de ferramentas genômicas na caracterização e seleção genética para maciez da carne em bovinos nelore Mocho**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2016a. (Embrapa Cerrados. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 331).

MAGNABOSCO, C. U.; LOPES, F. B.; FRAGOSO, R. C.; EIFERT, E. C.; VALENTE, B. D.; ROSA, G. J.; SAINZ, R. D. Accuracy of genomic breeding values for meat tenderness in Polled Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 94, n. 7, p. 2752-2760, jul. 2016b. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0279>.

MAGNABOSCO, C. U.; BALDI, F.; LOPES, F. B.; SOARES, B. B.; PEREIRA, L. S.; CARVALHO, R. A.; COSTA, M. F. O.; EIFET, E. C.; BRUNES, L.

**C. Ferramentas genéticas e genômicas na avaliação da eficiência alimentar de bovinos de corte.** Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2020. 60 p. (Embrapa Cerrados. Documento, 361).

MAGNABOSCO, C. U.; SAINZ, R. D.; FARIA, C. U.; YOKOO, M. J.; MANICARDI, F.; BARBOSA, V.; GUEDES, C.; LEME, P. R.; PEREIRA, A.; ARAÚJO, F. R. C.; SANCHES, A. C.; LOBO, R. Avaliação genética e critérios de seleção para características de carcaça em zebuínos: relevância econômica para mercados globalizados. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE PRODUÇÃO DE GADO DE CORTE, 1., 2006, Viçosa, MG. **Anais...** Viçosa, MG, 2006. p. 30.

MAMEDE, M. M. S.; ROSA, G. J. M.; EIFERT, E. C.; LOPES, F. B.; BALDI, F. COSTA, M.; SAINZ, R. D.; CARMO, A. S.; MASCIOLI, A. S.; MAGNABOSCO, C. U. Estimating genetic parameters of reproductive, carcass, and meat quality traits in Polled Nelore cattle. **Tropical Animal Health and Production**, v. 55, n. 2, p. 119, 17 mar. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-023-03541-3>.

MAMEDE, M. M. S. **Análise genética para maciez de carne e suas relações com as características produtivas em bovinos Nelore Mocho.** 2015. 88 f. Tese (Doutorado em Ciência Animal) – Universidade Federal de Goiás, Goiânia.

MARQUES, E. G.; MAGNABOSCO, C. U.; LOPES, F. B.; SILVA, M. C. Estimativas de parâmetros genéticos de características de crescimento, carcaça e perímetro escrotal de animais da raça nelore avaliados em provas de ganho em peso em confinamento. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 1, p. 159-167, 4 mar. 2013.

MARTINEZ, M. L.; MACHADO, M. A. Programa genoma brasileiro de bovinos e suas perspectivas de aplicações práticas. In: IMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 4., 2002, Campo Grande, MS. **Anais...** Campo Grande, MS, 2002. 108 p.

MARTINS, T. S.; SANGULARD, L. M. P.; SILVA, W.; CHIZZOTTI, M. L.; LADEIRA, M. M.; SERÃO, N. V. L.; PAULINO, P. V. R.; DUARTE, M. S. Differences in skeletal muscle proteolysis in Nelore and Angus cattle

might be driven by Calpastatin activity and not the abundance of Calpain/ Calpastatin. **The Journal of Agricultural Science**, v. 155, n. 10, p. 1669-1676, dez. 2017. DOI:10.1017/S0021859617000715.

MAXIMIANO, M. R. de A.; ALVES, J. P.; MOTA, R. A. R.; BARCELOS, G. F.; DINIZ, M. H. S. Qualidade da carne bovina e a influência genética: uma revisão da literatura. **Revista Científica Semana Acadêmica**, v. 9, n. 204, 2021.

MELO, T. P.; SALINAS FORTES, M. R.; HAYES, B.; DE ALBUQUERQUE, L. G.; CARVALHEIRO, R. Across-breed validation study confirms and identifies new loci associated with sexual precocity in Brahman and Nellore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 137, n. 2, p. 139-154, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbg.12429>.

MEUWISSEN, T. H.; HAYES, B. J.; GODDARD, M. E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, v. 157, n. 4, p. 1819-1829, abr. 2001. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>.

MEUWISSEN, T.; HAYES, B.; GODDARD, M. Accelerating improvement of livestock with genomic selection. **Annual Review of Animal Biosciences**, v. 1, p. 221-237, jan. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-031412-103705>.

MISZTAL, I.; LEGARRA, A.; AGUILAR, I. Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. **Journal of Dairy Science**, v. 92, n. 9, p. 4648-4655, 1 set. 2009. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>.

MONTESINOS-LÓPEZ, O. A.; CRESPO-HERRERA, L.; SAINT PIERRE, C.; BENTLEY, A. R.; DE LA ROSA-SANTAMARIA, R.; ASCENCIO-LAGUNA, J. A.; AGBONA, A.; GERARD, G. S.; MONTESINOS-LÓPEZ, A.; CROSSA, J. Do feature selection methods for selecting environmental covariables enhance genomic prediction accuracy? **Frontiers in Genetics**, v. 14, p. 1209275, 24 jul. 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1209275>.

MULDER, N. J.; APWEILER, R.; ATTWOOD, T. K.; BAIROCH, A.; BARRELL, D.; BATEMAN, A.; BINNS, D.; BISWAS, M.; BRADLEY, P.; BORK, P.; BUCHER, P.; COPLEY, R. R.; COURCELLE, E.; DAS, U.; DURBIN, R.;

FALQUET, L.; FLEISCHMANN, W.; GRIFFITHS-JONES, S.; HAFT, D.; HARTE, N.; HULO, N.; KAHN, D.; KANAPIN, A.; KRESTYANINOVA, M.; LOPEZ, R.; LETUNIC, I.; LONSDALE, D.; SILVENTOINEN, V.; ORCHARD, S. E.; PAGNI, M.; PEYRUC, D.; PONTING, C. P.; SELENGUT, J. D.; SERVANT, F.; SIGRIST, C. J.; VAUGHAN, R.; ZDOBNOV, E. M. The InterPro Database, 2003 brings increased coverage and new features. **Nucleic Acids Research**, v. 31, n. 1, p. 315-318, 1 jan. 2003. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkg046>.

MWANGI, F. W.; CHARMLEY, E.; GARDINER, C. P.; MALAU-ADULI, B. S.; KINOBE, R. T.; MALAU-ADULI, A. E. O. Diet and Genetics Influence Beef Cattle Performance and Meat Quality Characteristics. **Foods**, v. 8, n. 12, 648, 6 dez. 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods8120648>.

OLASEGE, B. S.; PORTO-NETO, L. R.; TAHIR, M. S.; GOUVEIA, G. C.; CÁNOVAS, A.; HAYES, B. J.; FORTES, M. R. S. Correlation scan: identifying genomic regions that affect genetic correlations applied to fertility traits. **BMC Genomics**, v. 23, n. 1, 684, 5 out. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08898-7>.

OLIVEIRA, P. H. L. D.; NUNES, D.; ANDRADE, A. S.; GOUVEIA JUNIOR, J.; SILVA, L. S. Estudo da heterogeneidade de variâncias na avaliação genética para o peso corporal aos 450 dias de idade em animais da raça Nelore. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 10, p. 79773-79788, 20 out. 2020. DOI:10.34117/bjdv6n10-415.

PACHECO, R. F.; CATTELAM, J.; BORTOLINI, A.; PEREIRA, A. J.; MILANI, L. Likelihood of obtaining tender meat from confined calf. **Ciência Animal Brasileira**, v. 21, e-62956, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-6891v21e-62956>.

PARK, S. J.; BEAK, S. H.; JUNG, D. J. S.; KIM, S. Y.; JEONG, I. H.; PIAO, M. Y.; KANG, H. J.; FASSAH, D. M.; NA, S. W.; YOO, S. P.; BAIK, M. Genetic, management, and nutritional factors affecting intramuscular fat deposition in beef cattle - A review. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, v. 31, n. 7, p. 1043-1061, 31 maio 2018. DOI: <https://doi.org/10.5713/ajas.18.0310>.

PEARSON, T. A.; MANOLIO, T. A. How to interpret a genome-wide association study. **JAMA**, 19, v. 299, n. 11, p. 1335-1344, 19 mar. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1001/jama.299.11.1335>.

PEGOLO, S.; CECCHINATO, A.; SAVOIA, S.; DI STASIO, L.; PAUCIULLO, A.; BRUGIAPAGLIA, A.; BITTANTE, G.; ALBERA, A. Genome-wide association and pathway analysis of carcass and meat quality traits in Piemontese young bulls. **Animal**, v. 14, n. 2, p. 243-252, 1 jan. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1017/S1751731119001812>.

PEREIRA, A. S. C.; BALDI, F.; SAINZ, R. D.; UTEMBERGUE, B. L.; CHIAIA, H. L. J.; MAGANBOSCO, C. U.; MANICARDI, F. R.; ARAUJO, F. R. C.; GUEDES, C. F.; MARGARIDO, R. C.; LEME, P. R.; SOBRAL, P. J. A. Growth performance, and carcass and meat quality traits in progeny of Poll Nelore, Angus and Brahman sires under tropical conditions. **Animal Production Science**, v. 55, n. 10, p. 1295-1302, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1071/AN13505>.

PEREIRA, L. S.; BRUNES, L. C.; BALDI, F.; DO CARMO, A. S.; SOARES, B. B.; MAGNABOSCO, V.; DA COSTA, E. E.; MAGNABOSCO, C. U. Genetic association between feed efficiency, growth, scrotal circumference, and carcass traits in Guzerat cattle. **Tropical Animal Health and Production**, v. 55, n. 2, p. 132, 25 mar. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-023-03552-0>.

PILES, M.; BERGSMA, R.; GIANOLA, D.; GILBERT, H.; TUSELL, L. Feature Selection Stability and Accuracy of Prediction Models for Genomic Prediction of Residual Feed Intake in Pigs Using Machine Learning. **Frontiers in Genetics**, v. 12, 22 fev. 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.611506>.

PISTILLO, L. Z.; CAMARGO, A. C.; SOUZA, L. Correlação e regressão entre mensurações corporais e características de carcaça em bovinos da raça Nelore. **Diversitas Journal**, v. 7, n. 1, 3 fev. 2022. DOI: <https://doi.org/10.48017/dj.v7i1.1944>.

RAMOS, P. M.; SANTOS-DONADO, P. R.; OLIVEIRA, G. M.; CONTRERAS-CASTILLO, C. J.; SCHEFFLER, T. L. Beef of Nelore cattle has limited tenderization despite pH decline in Longissimus lumborum. **Scientia Agricola**, v. 79, n. 3, p. e20200340, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2020-0340>.

REIS, H. B. D.; CARVALHO, M. E.; ESPIGOLAN, R.; POLETI, M. D.; AMBRIZI, D. R.; BERTON, M. P.; FERRAZ, J. B. S.; DE MATTOS, O. E. C.; ELER, J. P. Genome-Wide Association (GWAS) Applied to Carcass and

Meat Traits of Nellore Cattle. **Metabolites**, v. 14, n. 1, p. 6, 21 dez. 2023.  
DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo14010006>.

RESENDE, M. D. V.; LOPES, P. S.; SILVA, R. L.; PIRES, I. E. Seleção genômica ampla (GWS) e maximização da eficiência do melhoramento genético. **Pesquisa Florestal Brasileira**, n. 56, p. 63-77, 2008.

RIBEIRO, A. F.; MESSANA, J. D.; JOSÉ NETO, A.; FIORENTINI, G.; BERCHIELLI, T. T. Fatty acid profile, meat quality, and carcass traits of Nellore young bulls fed different sources of forage in high-concentrate diets with crude glycerin. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 45, p. 165-173, abr. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1806-92902016000400004>.

RODRIGUES, R. T.; CHIZZOTTI, M. L.; VITAL, C. E.; BARACAT-PEREIRA, M. C.; BARROS, E.; BUSATO, K. C.; GOMES, R. A.; LADEIRA, M. M.; MARTINS, T. D. Differences in Beef Quality between Angus (*Bos taurus taurus*) and Nellore (*Bos taurus indicus*) Cattle through a Proteomic and Phosphoproteomic Approach. **PLOS ONE**, v. 12, n. 1, p. e0170294, 19 jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170294>.

SAINZ, R. D.; BALDI, F.; TEMP, L. B.; RIBEIRO, L. B. Estimation of genetic parameters for maintenance energy requirements and residual feed intake in Nellore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, 2024.  
DOI: <https://doi.org/10.1111/jbg.12870>.

SAINZ, R. D.; MAGNABOSCO, C. U.; ARAUJO, F.; LEME, P. R.; LUCHIARI FILHO, A.; MARGARIDO, R.; PEREIRA, A. S. C.; GUEDES, C. F. In: Seleção de bovinos de corte: qualidade de carcaça na eficiência de produção. **Projeto OB-Choice: genética para melhorar a qualidade da carne brasileira**. Cuiabá: OMB, 2005.

SCHIMDT, P.; GARÓN, N. A. M.; GARCÍA, M. S.; MAGALÃES, A. F. B.; FONSECA, L. F. S.; BOLIGON, A. A.; ALBUQUERQUE, L. G. **Estudo de associação genômica ampla para perdas por cocção e maciez da carne em bovinos da raça Nelore**. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO ANIMAL, 13., 2019, Salvador. **Anais...** Salvador: SBMA, 2019.

SHACKELFORD, S. D.; KOOHMARAIE, M.; CUNDIFF, L. V.; GREGORY, K. E.; ROHRER, G. A.; SAVELL, J. W. Heritabilities and phenotypic and genetic

correlations for bovine postrigor calpastatin activity, intramuscular fat content, Warner-Bratzler shear force, retail product yield, and growth rate. **Journal of Animal Science**, v. 72, n. 4, p. 857-863, 1 abr. 1994. DOI: <https://doi.org/10.2527/1994.724857x>.

SHERMAN, B. T.; HAO, M.; QIU, J.; JIAO, X.; BASELER, M. W.; LANE, H. C.; IMAMICHI, T.; CHANG, W. DAVID: a web server for functional enrichment analysis and functional annotation of gene lists (2021 update). **Nucleic Acids Research**, v. 50, n. W1, p. W216-W221, 5 jul. 2022. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkac194>.

SHIRZADIFAR, A.; MIAR, Y.; PLASTOW, G.; JA, J. B.; LI, C.; FITZSIMMONS, C.; RIAZI, M.; MANAFIAZAR, G. A machine learning approach to predict the most and the least feed-efficient groups in beef cattle. **Smart Agricultural Technology**, v. 5, p. 100317, 1 out. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.atech.2023.100317>.

SILVA NETO, J. B.; PERIPOLI, E.; PEREIRA, A. S. C.; STAFUZZA, N. B.; LÔBO, R. B.; FUKUMASU, H.; FERRAZ, J. B. S.; BALDI, F. Weighted genomic prediction for growth and carcass-related traits in Nelore cattle. **Animal Genetics**, v. 54, n. 3, p. 271-283, jun. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/age.13310>.

SILVA NETO, J. B.; PERIPOLLI, E.; SILVA, E. V. C.; ESPIGOLAN, R.; NEIRA, J. D. R.; SCHETTINI, G.; COSTA FILHO, L. C. C.; BARBOSA, F. B.; MACEDO, G. G.; BRUNES, L. C.; LOBO, R. B.; PEREIRA, A. S. C.; BALDI, B. Genetic correlation estimates between age at puberty and growth, reproductive, and carcass traits in young Nelore bulls. **Livestock Science**, v. 241, p. 1-6, 1 nov. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2020.104266>.

SILVA, R. P.; BERTON, M. P.; GRIGOLETTO, L.; CARVALHO, F. E.; SILVA, R. M. O.; PERIPOLLI, E.; CASTRO, L. M.; FERRAZ, J. B. S.; ELER, J. P.; LÔBO, R. B.; BALDI, F. Genomic regions and enrichment analyses associated with carcass composition indicator traits in Nellore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 136, n. 2, p. 118-133, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbg.12373>.

SOARES, B. B.; BRUNES, L. C.; BALDI, F. S.; CARMO, A. S. D.; PEREIRA, L. S.; CARVALHO, R. A.; NARCISO, M. G.; AMORIM, S. T.; SAINZ, R. D.; MAGNABOSCO, C. U. Genetic parameters for visual scores, growth and carcass traits in Nellore Cattle. **Anais da Academia**

**Brasileira de Ciências**, v. 96, p. e20230010, 4 mar. 2024. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765202420230010>.

SOARES, B. B.; BRUNES, L. C.; BALDI, F. S.; CARMO, A. S. D.; NARCISO, M. G.; MAGNABOSCO, V. S.; SAINZ, R. D.; MAGNABOSCO, C. U. Association of visual scores with reproductive traits in Nelore cattle using Bayesian Inference. **Ciência Animal Brasileira**, v. 24, 8 maio 2023. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-6891v24e-75081E>.

SOLLERO, B. P.; GRYNBERG, P. **Tutorial para análise funcional a partir de estudos de associação genômica ampla e transcriptômicos utilizando o banco de dados MeSH (Medical Subject Headings) no programa R**. Bagé: Embrapa Pecuária Sul, 2020. (Embrapa Pecuária Sul. Documentos, 165). 43 p.

SOUZA, M. M.; NICIURA, S. C.; TIZIOTO, P. C.; IBELLI, A. M.; GASPARIN, G.; ROCHA, M. I.; BRESSANI, F. A.; MALAGÓ, W. J. R.; DINIZ, W. J.; DE OLIVEIRA, P. S.; LIMA, A. O.; MUDADU, M. A.; BARIONI JUNIOR, W.; COUTINHO, L. L.; REGITANO, L. C. Allele- and parent-of-origin-specific effects on expression of the KCNJ11 gene: a candidate for meat tenderness in cattle. **Genetics and Molecular Research**, v. 15, n. 3, 2016. DOI: <https://doi.org/10.4238/gmr.15038549>.

SUBRAMANIAN, A.; TAMAYO, P.; MOOTHA, V. K.; MUKHERJEE, S.; EBERT, B. L.; GILLETTE, M. A.; PAULOVICH, A.; POMEROY, S. L.; GOLUB, T. R.; LANDER, E. S.; MESIROV, J. P. Gene set enrichment analysis: a knowledge-based approach for interpreting genome-wide expression profiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 43, p. 15545-15550, 25 out. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0506580102>.

TIZIOTO, P. C.; DECKER, J. E.; TAYLOR, J. F.; SCHNABEL, R. D.; MUDADU, M. A.; SILVA, F. L.; MOURÃO, G. B.; COUTINHO, L. L.; THOLON, P.; SONSTEGARD, T. S.; ROSA, A. N.; ALENCAR, M. M.; TULLIO, R. R.; MEDEIROS, S. R.; NASSU, R. T.; FEIJÓ, G. L.; SILVA, L. O.; TORRES, R. A.; SIQUEIRA, F.; HIGA, R. H.; REGITANO, L. C. Genome scan for meat quality traits in Nelore beef cattle. **Physiological Genomics**, v. 45, n. 21, p. 1012-1020, nov. 2013. DOI: <https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00066.2013>.

TONUSSI, R. L.; ESPIGOLAN, R.; GORDO, D. G.; MAGALHÃES, A. F.; VENTURINI, G. C.; BALDI, F.; DE OLIVEIRA, H. N.; CHARDULO, L. A.;

TONHATI, H.; DE ALBUQUERQUE, L. G. Genetic association of growth traits with carcass and meat traits in Nelore cattle. **Genetics and Molecular Research**: GMR, v. 14, n. 4, p. 18713-18719, 29 dez. 2015. DOI: <https://doi.org/10.4238/2015>.

VANRADEN, P. M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. **Journal of Dairy Science**, v. 91, n. 11, p. 4414-4423, 1 nov. 2008. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>.

VISSCHER, P. M.; BROWN, M. A.; MCCARTHY, M. I.; YANG, J. Five Years of GWAS Discovery. **American Journal of Human Genetics**, v. 90, n. 1, p. 7-24, 13 jan. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.11.029>.

WANG, C.; WANG, T.; WEI, Y.; ASCHARD, H.; IONITA-LAZA, I. Quantile Regression for biomarkers in the UK Biobank. **bioRxiv**, p. 2023.06.05.543699, 7 jun. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1101/2023.06.05.543699>.

WANG, H.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; LEGARRA, A.; MUIR, W. M. Genome-wide association mapping including phenotypes from relatives without genotypes. **Genetics Research**, v. 94, n. 2, p. 73-83, abr. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0016672312000274>.

WANG, H.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; LEGARRA, A.; FERNANDO, R. L.; VITEZICA, Z.; OKIMOTO, R.; WING, T.; HAWKEN, R.; MUIR, W. M. Genome-wide association mapping including phenotypes from relatives without genotypes in a single-step (ssGWAS) for 6-week body weight in broiler chickens. **Frontiers in Genetics**, v. 5, article 134, maio 2014. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2014.00134>.

WEBBER, C. Functional enrichment analysis with structural variants: pitfalls and strategies. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 135, n. 3-4, p. 277-285, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1159/000331670>.

WHEELER, T. L.; SHACKELFORD, S. D.; KOOHMARAIE, M. Shear Force Procedures for Meat Tenderness Measurement. Clear Center: USDA, 2005. p. 1-7. Disponível em: <https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/30400510/protocols/shearforceprocedures.pdf>. Acesso em: 8 maio 2024.

WHIPPLE, G.; KOOHMARAIE, M.; DIKEMAN, M. E.; CROUSE, J. D.; HUNT, M. C.; KLEMM, R. D. Evaluation of attributes that affect longissimus

muscle tenderness in bos taurus and bos indicus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 68, n. 9, p. 2716-2728, 1 set. 1990. DOI: <https://doi.org/10.2527/1990.6892716x>.

YOKOO, M. J. I.; WERNECK, J. N.; PEREIRA, M. C.; ALBUQUERQUE, L. G.; KOURY FILHO, W.; SAINZ, R. D.; LOBO, R. B.; ARAUJO, F. R. Correlações genéticas entre escores visuais e características de carcaça medidas por ultrassom em bovinos de corte. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 2, p. 197-202, fev. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2009000200012>.

YOUSEFI, S.; ABBASSI-DALOI, T.; KRAAIJENBRINK, T.; VERMAAT, M.; MEI, H.; HOF, P. VAN 'T.; HO, P.; VAN ITERSON, M.; ZHERNAKOVA, D. V.; CLARINGBOULD, A.; FRANKE, L.; 'T HART, L. M.; SLIEKER, R. C.; VAN DER HEIJDEN, A.; KNIJFF, P. de; BIOS CONSORTIUM; 'T HOEN, P. A. C. A SNP panel for identification of DNA and RNA specimens. **BMC Genomics**, v. 19, n. 1, article 90, 25 jan. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4482-7>.

