

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

**MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO PARA ESTUDO DA INTERAÇÃO
GENÓTIPO X AMBIENTE**

LEANDRO LUNARDINI CARDOSO
Zootecnista/PUC-RS

Dissertação apresentada como um dos requisitos à obtenção do Grau de
Mestre em Zootecnia
Área de Concentração Produção Animal

Porto Alegre (RS), Brasil
Fevereiro de 2009

DEDICATÓRIA

A quem me concebe o passado, o presente e o futuro!

Meus pais Sidnei e Maria Tereza,

a minha esposa Carolina e ao meu filho amado João Pedro.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço meus pais, Sidnei e Maria Tereza, que me passaram o maior ensinamento de todos.

Ao meu filho João Pedro que abdicou da minha presença, mas sempre me deu força.

Aos meus irmãos Valéria e Alexandre pelo apoio fundamental durante esses dois anos.

À minha avó Castorina, que é o cerne de nossa família. Aos tios, tias e primos.

A minha esposa amada Carolina Christofari pessoa especial que soube ser mãe e ser pai ao mesmo tempo.

Ao professor Dr. José Braccini Neto, pela orientação e pelos ensinamentos a mim passados, obrigado!

Ao pesquisador Dr. Fernando Flores Cardoso pela co-orientação e pela disponibilização do software e dados para análise genética.

Em especial ao professor Dr. Jaime Cobuci que sempre esteve disponível, mesmo quando não era de sua responsabilidade. E que em momentos de dúvidas suas palavras de incentivo não me fizeram mudar de rumo.

Em especial aos colegas da pós-graduação Igor Biassus e Fernanda Brito, no qual mostramos o verdadeiro espírito de equipe e amizade.

Aos professores e funcionários do Departamento de Zootecnia em particular a secretária da pós-graduação Ione Borcelli.

À Universidade Federal de do Rio Grande do Sul, pela oportunidade de realização dos estudos.

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

MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO PARA ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO X AMBIENTE¹

Autor: Leandro Lunardini Cardoso
Orientador: José Braccini Neto
Co-orientador: Fernando Flores Cardoso

RESUMO

O objetivo desse estudo foi avaliar diferentes modelos estatísticos com diferentes pressuposições para definir o melhor modelo que descreva a presença de interação genótipo x ambiente no ganho de peso pós-desmama ajustado (GPD345) de bovinos Hereford, mediante o estudo de normas de reação ao ambiente, obtidas por regressão aleatória, usando uma abordagem bayesiana. Quatro modelos hierárquicos de normas de reação (MHNR) e um modelo animal padrão (MA) foram empregados por meio do programa INTERGEN. O MHNR_k utiliza as soluções de grupos contemporâneos estimadas previamente pelo modelo animal padrão (MA) e as considera como nível ambiental e o de uma única análise, MHNR_s, que estima simultaneamente esses dois conjuntos de incógnitas considerando nas duas metodologias a variância residual homogênea (hm) e heterogênea (ht). Pelo critério de informação da “deviance”, o MHNR_shm foi que apresentou melhor ajuste aos dados, seguido pelo MHNR_sht, MHNR_khm, MHNR_kht e o pior ajuste foi obtido pelo MA, já pelo Fator de Bayes os MHNR homoscedásticos foram os que melhor ajustaram-se aos dados. Pela ordenada preditiva condicional o MA, foi melhor em relação aos MHNR. As herdabilidades nos MHNR foram crescentes nos gradientes ambientais em GPD345 de -60; 0 e +60 kg. As correlações genéticas entre o nível e inclinação das normas de reação foram de alta magnitude caracterizando efeito de escala em interação GxE. Os modelos hierárquicos de normas de reação são eficientes para descrever as alterações nos componentes de variância em função do ambiente ao qual o genótipo está exposto bem como para descrever a presença de interação genótipo x ambiente na característica GPD345 em bovinos Hereford.

¹ Dissertação de Mestrado em Zootecnia – Produção Animal, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, (68p.). Fevereiro de 2009.

REACTION NORMS MODELS FOR STUDY OF GENOTYPE BY ENVIRONMENT INTERACTION¹

Author: Leandro Lunardini Cardoso
Adviser: José Braccini Neto
Co-adviser: Fernando Flores Cardoso

ABSTRACT

The objective of that study was to evaluate different statistical models with different presuppositions to define the best model than it describes the presence of genotype by environment interaction in the characteristic weight post weaning gain (GPD345) of Hereford cattle, by the study of reaction norms to the environment, obtained by aleatory regression, using a bayesian approach. Four hierarchical models of reaction norms (MHNR) and one animal model (MA) they were used through the program INTERGEN. MHNR_k uses the solutions of contemporary groups previously esteemed by the standard animal model (MA) and it considers them as environmental level and the one of an only analysis, MHNR_s, that esteems those two groups simultaneously of incognito considering in the two methodologies the homogeneous residual variance (hm) and heterogeneous (ht). For the criterion of information of the "deviance", MHRNsh_m was that it presented better adjustment to the data, followed for MHNR_{sht}, MHNR_khm, MHNR_{kht} and the worst adjustment was obtained by MA, already for the Factor of Bayes the MHNR homoscedastic the ones that best was adjusted to the data were. For the conditional predictive ordinate MA, was better in relation to MHNR. The heritability in MHNR were growing in the environmental gradients in GPD345 -60 Kg; 0 Kg and +60 Kg. The genetic correlations between the level and inclination of the reaction norms were of high magnitude characterizing scale effect in interaction GxE. The hierarchical models of reaction norms are efficient to describe the alterations in the variance components in function of the environment to which the genotype is exposed and to describe the presence of genotype by environment interaction in the characteristic GPD345 in Hereford cattle.

¹ Master of Science dissertation in Animal Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, (67p.). February, 2009.

SUMÁRIO

	Página
CAPÍTULO I	1
1. INTRODUÇÃO.....	2
2. HIPÓTESES DO TRABALHO.....	4
3. OBJETIVOS.....	5
4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	6
4.1. Ambiente.....	6
4.2. Interação genótipo x ambiente.....	8
4.3. Descritores ambientais.....	11
4.4. Robustez e plasticidade fenotípica.....	12
4.5. Regressão aleatória e funções de covariância.....	14
4.6. Métodos de estimação.....	16
4.6.1. Correlações genéticas entre ambientes.....	16
4.6.2. Normas de reação.....	20
CAPÍTULO II	25
Modelos hierárquicos bayesianos para estimativas de interação genótipo x ambiente em ganho pós-desmama de bovinos Hereford via normas de reação	26
Resumo.....	26
Abstract.....	27
Introdução.....	28
Material e Métodos.....	29
Resultados e discussão.....	35
Conclusões.....	43
Literatura citada.....	43
CAPÍTULO III	47
CONSIDERAÇÕES FINAIS	48
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	49

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Critérios de escolha de modelos para o modelo animal (<i>MA</i>), modelo hierárquico de normas de reação homoscedástico em um passo (<i>MHNR_{shm}</i>) e dois passos (<i>MHNR_{κhm}</i>), modelo hierárquico de normas de reação heteroscedástico (<i>MHNR_{sht}</i>) e dois passos (<i>MHNR_{sht}</i>)	40
2. Média e desvios padrão <i>a posteriori</i> dos componentes de variância e herdabilidade em diferentes níveis de ambiente (<i>X</i>) e correlações genéticas entre nível e inclinação das normas de reação obtidos por diferentes modelos (<i>MA</i> , <i>MHNR_{shm}</i> , <i>MHNR_{sht}</i> , <i>MHNR_{κhm}</i> , <i>MHNR_{κht}</i>).....	42

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de animal (A), de grupo de contemporâneos (B) e dos resíduos (C) no modelo animal.....	36
2. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) no modelo hierárquico de normas de reação em um passo homoscedástico.....	37
3. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) e do parâmetro de heterogeneidade de variância residual (F) no modelo hierárquico normas de reação em um passo heteroscedástico.....	37
4. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D) e do erro residual (E) no modelo hierárquico normas de reação no modelo hierárquico de normas de reação em dois passos homoscedástico.....	38
5. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) e do parâmetro de heterogeneidade de variância residual (F) no modelo hierárquico normas de reação no modelo hierárquico de normas de reação em dois passos heteroscedástico.....	39

CAPÍTULO I

1. INTRODUÇÃO

Com o aumento da transferência de material genético entre países junto ao desenvolvimento de softwares com modelos estatísticos mais complexos e em razão do aumento do poder computacional, houve um grande avanço na implementação de avaliações genéticas. Conforme a Associação Brasileira de Inseminação Artificial (ASBIA, 2007), das 7.496.324 doses de sêmen comercializadas no Brasil em 2007, o percentual de doses de animais importados foi de 38,16%, ou seja, 2.860.898 doses, um aumento de 29,12% em relação ao ano de 2006. Já em relação aos últimos 20 anos, houve um acréscimo de 1.481,23% na comercialização de doses de sêmen importado.

No entanto, devido à heterogeneidade de ambientes de criação e de práticas de manejo diferenciados, é possível que as estimativas dos valores genéticos estejam sendo influenciadas por uma presumível interação genótipo x ambiente (GXE). A interação GXE, quando não é devidamente detectada, implica predição viesada dos valores genéticos, com conseqüente redução do progresso genético.

Os programas de melhoramento genético de bovinos de corte em andamento comumente pressupõem a ausência de interação GXE e admitem variâncias genéticas aditivas e residuais constantes para todos os rebanhos. Contudo, têm sido encontradas evidências (Kolmodin et al., 2002; Toral et al., 2004; Cardoso et al., 2005) de que a heterogeneidade de variâncias e a

interação GXE estejam presentes quando os dados se originam de diferentes regiões geográficas e de diferentes sistemas de manejo.

Para estimar os efeitos da interação GxE, são necessárias as observações de um mesmo indivíduo ou de indivíduos relacionados geneticamente em dois ou mais ambientes (Reis & Lobo, 1991; Kolmodin, 2003), baseados nas diferenças de desempenho de um genótipo em um ambiente, quando comparado a outros ambientes.

Essa resposta a variações gradativas no ambiente de produção pode ser caracterizada através de normas de reação obtidas por meio de funções de covariância via modelos de regressão aleatória (Kirkpatrick et al., 1990), sendo possível identificar os genótipos de melhor desempenho em cada extrato do gradiente ambiental e foi inicialmente usado com sucesso para identificar interação GxE em bovinos de leite (Kolmodin et al., 2002). O modelo de normas de reação, como originalmente proposto por Kolmodin et al. (2002), é implementado em dois passos: 1) Utiliza um modelo sem considerar interação GxE, por exemplo o MA para obter uma estimativa de X_j , descrevamos X_j , e 2) Utilizar X_j como uma covariável conhecida em um modelo de regressão aleatória linear para o valor genético do animal. Esse modelo tem a limitação de utilizar a estimativa de uma covariável desconhecida como se o valor estimado fosse o verdadeiro e sem considerar a incerteza na estimativa. Usando um enfoque bayesiano, Su *et al.* (2006) propuseram para solucionar essa limitação com o modelo de um passo.

2. HIPÓTESE DO TRABALHO

Os modelos hierárquicos de normas de reação descreverão melhor a possível ocorrência de interação genótipo x ambiente na característica ganho de peso pós desmama em animais da raça Hereford.

3. OBJETIVOS

- Avaliar qual a metodologia de análise descreve melhor a possível ocorrência de interação genótipo x ambiente comparando-as ao modelo animal padrão: modelo hierárquico normas de reação homoscedástico ou modelo hierárquico normas de reação heteroscedástico em um ou dois passos.
- Verificar a presença da interação genótipo x ambiente na característica ganho de peso pós desmama em bovinos Hereford mediante o estudo de normas de reação ao ambiente, obtida por regressão aleatória, usando uma abordagem bayesiana;

4. REVISAO BIBLIOGRÁFICA

4.1. Ambiente

A domesticação dos animais vertebrados foi baseada no conhecimento das necessidades dos animais em seu ambiente natural e o sucesso desta domesticação durante a história humana aconteceu principalmente pela alta dependência de seu comportamento alimentar. O ambiente de criação pode ser totalmente diferente do habitat natural, e a seleção genética tem produzido características morfológicas, fisiológicas e de comportamento para melhorar todos estes aspectos, sendo um papel chave para a manutenção, o bem estar, o crescimento e a reprodução dos animais domésticos. Estes novos ambientes são comumente caracterizados não só pela ausência de predadores, como também frequentemente pela presença de grande número de animais da mesma espécie. O alimento fornecido é previsível, mas comumente limitado a locais de fornecimento, com isso pode aumentar drasticamente o estresse de cada indivíduo para obter nutrientes e água (Bels, 2006).

Em populações de animais selvagens, os genótipos que vão contribuir à geração seguinte são selecionados naturalmente. Os indivíduos variam em sua vida nos grupos, são, pois as características genéticas de uma perspectiva evolucionária, que conduzem tipicamente à variação em características fenotípicas. Consequentemente alguns indivíduos podem

prosperar melhor que os outros e reproduzir nas circunstâncias ambientais os quais prevalecem durante suas vidas. Um número maior de seus genes serão transmitidos para geração seguinte do que aqueles de seus concorrentes. A seleção natural age favorecendo determinados genótipos sobre outros. Assim, conduz-se à evolução de características morfológicas e fisiológicas adaptáveis: os genes codificam as proteínas, que interagem para dar a forma e a função fisiológica de um animal (Keeling et al., 2001).

De acordo com King et al. (2006), o ambiente é um complexo de fatores físicos e biológicos, fazendo com que um organismo exista. Porém, em melhoramento genético animal, toda a variação advinda de origem não genética é considerada de causa ambiental. As principais causas são: as condições climáticas, as nutricionais e efeitos maternos, sendo que as duas primeiras, sob certas circunstâncias, podem ser controladas, pelo menos em parte, ou pelo manejo e pelas condições experimentais. Quanto aos efeitos decorrentes das influências maternas, as dificuldades de controle são maiores, consistindo do genótipo da mãe, idade da mãe, ordem do parto, ambiente geral e específico da mãe (Giannoni & Giannomi, 1987).

Considerando que o ambiente de criação nos países fornecedores de material genético de bovinos é bastante diferente das condições de pastejo extensivo predominante no Brasil, e assumindo que há evidências de interação genótipo x ambiente (GxE) entre diferentes países, e inclusive entre regiões do mesmo país, é de essencial importância investigar a presença de interação GxE no desempenho de bovinos criados no Brasil (Corrêa et al., 2007). Nesses estudos, um ambiente é definido como um conjunto de elementos que exerce alguma influência sobre a expressão dos genótipos dos animais. No entanto,

existe uma dificuldade para definir um ambiente, pois sua formação depende tanto de informações de variáveis conhecidas como das desconhecidas e inexistentes nos bancos de dados (Mattar et al., 2008).

4.2. Interação genótipo ambiente

Inicialmente, Lush (1945) recomendou que os animais deveriam ser mantidos em um meio no qual pudessem mostrar quais os indivíduos que mais se aproximariam do ideal, ou seja, aqueles possuidores de todos os genes com efeitos desejáveis. Hammond (1947), concordando com Lush (1945), sugeriu que a seleção deveria ser praticada em ambiente mais favorável, para melhorar a acurácia da seleção em decorrência da maior expressão de genes de interesse econômico.

Por definição interação GxE é o termo usado pra descrever o fenômeno que ocorre quando um conjunto de genótipos muda sua performance relativa em ambientes diferentes. Na presença de interação GxE e, portanto, pela resposta diferenciada dos genótipos às variações ambientais, os genótipos podem sofrer uma alteração no ordenamento de seus desempenhos nos diferentes ambientes (Falconer & Mackay, 1996). Assim, os animais identificados como melhoradores em um determinado ambiente não serão, necessariamente, os de melhores desempenhos quando transferidos para outro ambiente distinto ou se sua progênie for criada em condições diferentes dos ambientes nos quais esses animais foram selecionados.

O efeito de um genótipo sobre o desempenho de um indivíduo depende das condições ambientais a que está sujeito, ou, de outra perspectiva, mudanças ou melhorias no ambiente só serão frutíferas se o genótipo a elas

responder. Falconer & Mackay (1996) destacam que uma característica, em ambientes diferentes, pode ser interpretada como sendo características diferentes, pois os genes que a controlam em determinado ambiente, podem ser diferentes, pelo menos parcialmente, daqueles que a controlam em outro ambiente. Então, um terceiro componente que deve ser considerado na fórmula básica do melhoramento genético é a interação GxE (Brito et al., 2007).

Essa interação pode provocar, também, alterações nas variações genéticas, fenotípicas e ambientais e, por conseguinte, resultar em mudanças nas estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos, implicando possibilidade de mudança nos critérios de seleção, dependendo do ambiente. Portanto, a identificação dessas interações deve contribuir para o aumento da eficiência de seleção em bovinos (Alencar et al., 2005).

Assim, o benefício potencial do conhecimento das causas dessa interação e de seus efeitos consiste na inclusão automática do ambiente no objetivo de seleção em que algumas características tornam-se interessantes por serem mais “plásticas” como o consumo alimentar residual (*residual feed intake*) e mais “robustas” como características ligadas à sanidade (De Jong & Bijma, 2002).

Conforme relatado por Ribeiro (2006), nas avaliações genéticas, a pressuposição comumente assumida é a ausência de interação genótipos x ambientes, ou seja, as variâncias residuais e genéticas são consideradas constantes para todos os rebanhos participantes. Neste caso, são desconsiderados os níveis de produção e as variâncias particulares dos diferentes ambientes avaliados. Em alguns estudos de características de crescimento, tem aumentado a preocupação sobre respostas dos indivíduos

em função dos diferentes ambientes em que são avaliados. A interação genótipos x ambientes, quando não é devidamente detectada, implica predição viesada dos valores genéticos, com conseqüente redução do progresso genético.

As eficiências produtivas e reprodutivas dos animais estão diretamente relacionadas à adaptação dos genótipos ao conjunto de fatores ambientais que caracterizam o sistema de produção. Em ambientes em que o estresse é pouco importante, o potencial genético para crescimento pode se manifestar mais plenamente. Porém, quando o estresse ambiental é alto, a falta de adaptação dos animais pode se tornar fator limitante na determinação do crescimento (Frisch, 1981).

A literatura científica que trata desse tema em gado de corte tem mencionado estudos de interação GxE, envolvendo vários aspectos dessa interrelação como: touro x sexo (Cubas et al., 1980; Nobre et al., 1988), touro x rebanho (Eler et al. 1989; Nobre et al., 1988; Mascioli et al., 2000, Alencar et al., 2005), touro x região (Ferreira et al., 2001), touro x microrregiões (Toral et al., 2004). Os resultados são muito variados e decorrem, principalmente, da natureza complexa da interação, uma vez que umas características são mais sensíveis e susceptíveis do que outras, em função de mudanças de meio ambiente.

O mérito genético de um animal, seja ele avaliado pelo próprio desempenho, seja pelo desempenho de sua progênie, pode ser influenciado de forma significativa por mudanças no ambiente de criação, como constatado por Mascioli et al. (2000). O autor considera ser a seleção de touros superiores, se realizada com base em prova de ganho de peso em confinamento, um critério

ineficiente na identificação de animais superiores para a produção de filhos criados a pasto.

4.3. Descritores ambientais

Vários pesquisadores têm investigado interação GxE e definido a variável ambiental de diferentes maneiras. Fikse et al. (2003), testaram quinze variáveis para definir rebanho, manejo, constituição genética do rebanho e condições climáticas combinado com regiões em que se encontravam os rebanhos de quatro países (Austrália, Canadá, Estados Unidos e África do Sul).

Cardoso et al. (2004) e Pimentel et al. (2004) definiram o ambiente como latitude geográfica estudando estimativas de efeitos aditivos e não aditivos e suas interações com cruzas Hereford x Nelore. Outra forma de definir o gradiente ambiental é definir a região, estado ou país de criação como efeito ambiental (De Mattos et al., 2000; Lee & Bertrand, 2002; Toral et al., 2004; Teixeira et al., 2006).

Alencar et al. (2005), consideraram o ambiente como época de nascimento (primeiro e segundo semestres) do animal. O ambiente também pode ser caracterizado como grupos de contemporâneos (GC), incluindo-se criador, rebanho, ano de nascimento, estação de nascimento e o desvio padrão da média da característica analisada, pressupondo que, nos rebanho de produção média mais baixas, o manejo, em geral é mais deficitário, tornando-se mais eficiente nos rebanhos de médias mais elevadas (Rorato et al., 1998; Kolmodin et al., 2002; Pollott & Greeff, 2004, Calus et al., 2005; Cardoso et al., 2005; Cardoso et al., 2007;).

A avaliação multicaráter entre países (*Multiple-trait Across Country*

Evaluation, MACE), utilizada pelo Serviço Internacional de Avaliação de Touros (Interbull) para uma rotina de análise genética de reprodutores leiteiros de 42 países, considera que o desempenho entre os países são tratados como características separadas, e a interação GxE é considerada através de correlações genéticas entre os países participantes (Interbull, 2008).

Mulder & Bijma (2005), consideraram dois tipos de ambiente para estimar a perda de ganho genético devido à interação GxE: (a) o ambiente de seleção em que todos animais candidatos à seleção são incluídos na análise e (b) o ambiente de produção, composto de animais comerciais que não foram selecionados.

4.4. Robustez e plasticidade fenotípica

A plasticidade fenotípica refere-se a qualquer tipo de variação induzida pelo meio ambiente, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993; Via et al. 1995). Como a seleção natural age por meio de diferenças no fenótipo (Via, 1990), a plasticidade fenotípica é fator evolutivo importante por constituir um mecanismo gerador de variabilidade (Thompson, 1991). Genótipos que expressam grande variabilidade fenotípica entre diferentes ambientes são plásticos; entretanto, genótipos que mostram pequena variabilidade entre ambientes distintos são robustos. Plasticidade fenotípica está relacionado à interação GxE. E se diferentes genótipos têm diferentes normas de reação, então há ocorrência de interação GXE (De Jong & Bijma, 2002).

Uma dada característica pode ser plástica em resposta a um fator ambiental, mas não a outro (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993). Analogamente,

caracteres distintos podem representar diferentes graus de plasticidade. Por isso, a plasticidade não é propriedade geral do genótipo, mas é específica ao caráter ou ao complexo de caracteres.

Plasticidade fenotípica também retrata a habilidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em decorrência de sua interação com o meio ambiente (Scheiner, 1993). A plasticidade pode ser considerada um mecanismo gerador de variabilidade fenotípica (Via & Lande, 1985; Thompson, 1991). Espera-se que uma população, ocupando um ambiente heterogêneo, apresente grande potencial plástico em suas características fisiológicas e/ou morfológicas (Fuzeto & Lomônaco, 2000).

A inclusão da plasticidade fenotípica em modelos usados em melhoramento genético pode ser importante, por exemplo, para elevar a robustez dos animais do rebanho, em programas que produzem material genético para amplos ambientes de produção (De Jong & Bijma, 2002). Em melhoramento animal e vegetal, uniformidade e ponto de abate ou colheita são características importantes. Em animais de corte, por exemplo, uniformidade tem benefícios econômicos, pois variabilidade excessiva em peso de carcaça ou conformação são penalizados nas plantas frigoríficas (Mulder et al., 2007). Por outro lado, as constantes importações e exportações de material genético e a grande variabilidade de ambientes de criação no território brasileiro fazem necessária a pesquisa de reprodutores e matrizes capazes de produzirem progênie adaptadas a ambientes específicos, necessitando, de maior plasticidade para a expressão das características produtivas nos diferentes ambientes.

4.5. Regressão aleatória e funções de covariância

Nos modelos gerais de regressão (simples ou múltipla), as covariáveis ou variáveis independentes, na realidade, não são variáveis, mas sim constantes, ou seja, em hipotética amostragem repetida, os valores dessas covariáveis permanecem constantes. Nestes modelos, os coeficientes de regressão são fixos, pois, os mesmos coeficientes de regressão estão associados a todos os indivíduos da população. Por outro lado, existem modelos nos quais a suposição adequada referente aos coeficientes de regressão associados às covariáveis é que cada indivíduo possui distribuição aleatória. Esses modelos são denominados modelos de regressão aleatória (Resende, et al. 2001).

A teoria associada à regressão aleatória foi apresentada inicialmente por Henderson (1982). Com base nesta teoria, existem em um dado experimento diferentes coeficientes de regressão associados aos diferentes indivíduos da população, de forma que se os indivíduos constituem efeitos aleatórios, então os coeficientes de regressão associados a estes indivíduos devem também ser tratados como efeitos aleatórios (Henderson, 1975).

No melhoramento genético, a regressão aleatória no contexto dos modelos lineares mistos apresenta grande utilidade, pois permite a predição de valores genéticos de indivíduos avaliados em diferentes idades (e com diferentes números de idades avaliadas) e a projeção destes valores genéticos para uma idade comum, para efeito de ordenamento e seleção. Apesar da aplicação dos modelos de regressão aleatória ser comum em outras áreas (Longford, 1993), a aplicação destes modelos ao melhoramento genético iniciou-se com os trabalhos de Schaeffer & Dekkers (1994).

As estimações de covariâncias entre os coeficientes de regressão aleatória produzem estimativas de funções de covariâncias (Kirkpatrick et al., 1990), que se referem a uma descrição contínua da estrutura de covariâncias do caráter para a amplitude de idades abrangida pelos dados. Assim, uma função de covariância descreve a covariância entre medições tomadas em certas idades como função destas idades. Meyer (1998) demonstrou a equivalência entre os modelos de regressão aleatória e de funções de covariância. Os modelos de regressão aleatória e as funções de covariância podem expressar, de maneira mais realística, os fenômenos associados a dados longitudinais (por exemplo, curvas de crescimento através do tempo ou medições repetidas). Meyer (1998) relata que estes modelos deverão superar os modelos menos realísticos até então usados. Os modelos de regressão aleatória permitem considerar que o caráter em questão pode estar mudando contínua e gradualmente através do tempo (Kirkpatrick et al., 1994) e, portanto, podem ser mais realísticos que os modelos de repetibilidade e multicaráter.

Atualmente, tem-se reconhecido que modelos de regressão aleatória e suas funções de covariância resultantes são os mais apropriados para análise de dados longitudinais na área de melhoramento genético. Tais modelos ajustam registros repetidos para caracteres que mudam gradualmente através do tempo, não requerendo pressuposições quanto à constância das variâncias e às correlações (Meyer, 2000) e têm sido usados, no melhoramento animal, para modelar registros diários de produção de leite durante a lactação em bovinos leiteiros (Jamrozik et al., 1997; Veerkamp & Goddard, 1998; Olori, et al., 1999; Rekaya et al., 1999; Kolmodin, 2002; Calus & Veerkamp, 2003; Fikse et al., 2003; Cobuci et al., 2005; Dionello et al., 2008), assim como

crescimento corporal em bovinos de corte (Meyer, 1999 e 2000; Albuquerque & Meyer, 2001, Nobre 2003), embora a metodologia seja apropriada a outros caracteres em que o fenótipo de um indivíduo é uma função contínua, tal como normas de reação e formas morfológicas, entre outros (Kirkpatrick et al, 1990; Meyer & Hill, 1997).

A mudança na estimativa do valor genético dos animais em relação aos ambientes é representada pela sensibilidade ambiental. As funções de covariância (FC) incluem as diferenças na sensibilidade ambiental e a sensibilidade genotípica para a característica em estudo, que é a representação da interação GXE (Calus et al, 2004).

4.6. Métodos de estimação

Para estimar os efeitos da interação GxE, são necessárias as observações de um mesmo indivíduo ou de indivíduos relacionados geneticamente em dois ou mais ambientes (Reis & Lobo, 1991; Kolmodin, 2003), baseados nas diferenças de desempenho de um genótipo em um ambiente, quando comparado a outros ambientes.

4.6.1. Correlações genéticas entre ambientes

A análise de interação GxE tem sido proposta através da correlação genética. Uma característica medida em dois ambientes diferentes deve ser vista como duas características diferentes, mas se a correlação genética entre as observações da mesma característica em dois ambientes diferentes for igual a 1,0 então indica que o mesmo grupo de genes que afeta a expressão da característica em um ambiente, também afeta no outro ambiente (Falconer &

Mackay, 1996).

Vários autores (Kolmodin et al., 2002; Su et al., 2006; Cardoso et al., 2007; Corrêa et al., 2007) têm estudado a interação GxE através de normas de reação ou utilizando medidas entre correlações genéticas (Rorato et al., 1998; Toral et al., 2004; De Mattos et al., 2000). Consideram, estes, que características medidas em ambientes distintos devem ser consideradas características diferentes e que as correlações genéticas entre elas devem ser, no máximo, de 0,80 segundo Robertson (1959), pois acima desse valor não são consideradas causas de importância biológica, ou deve-se considerar a existência de interação, quando o valor da correlação genética for inferior a 1,0, conforme Falconer (1987). Neste tipo de metodologia, o ambiente deve ser dividido em um número limitado de sub-classes, por exemplo, nível produtivo, rebanhos ou países.

De Mattos et al. (2000), objetivando investigar a possibilidade de interação GxE para peso a desmama (PD) em rebanhos de bovinos Hereford entre diferentes países (Estados Unidos, Canadá e Uruguai) e dentro dos Estados Unidos (quatro regiões). Foi utilizado um modelo animal multicaracterística e considerado o PD como sendo características diferentes em cada ambiente, usado para estimativa dos parâmetros genéticos; desse modo, procedeu-se análise dos dados de região pareados dois a dois. As correlações genéticas direta e materna variaram de 0,87 a 0,90 e 0,82 a 0,87 respectivamente. Os autores concluíram haver ausência de interação GxE por considerarem o pressuposto de Robertson (1959) e consideraram a homogeneidade de variâncias residuais, o que pode estar causando a conclusão de ausência de interação GxE.

Lee & Bertrand (2002), analisaram interação genótipo x país para peso ao nascimento, peso a desmama e ganho de peso pós desmama (GPD345) na raça Hereford, entre os países Argentina , Canadá , Uruguai e Estados Unidos. As correlações genéticas direta e materna para peso a desmama variaram de 0,81 a 0,86 e 0,72 a 0,82 respectivamente. Para peso ao nascimento, as estimativas de correlações genéticas direta e materna foram entre 0,92 a 0,99 e 0,62 a 0,97 e para a característica GPD345 as correlações genéticas (direta) estimadas entre 0,51 a 0,92 respectivamente. Concluiu-se que os resultados indicam que as características peso ao ano e ao nascimento podem ser analisadas como a mesma característica em um banco de dados em comum para todos os países estudados, somente depois de ocorrer um ajuste para a variância fenotípica entre países. Para o GPD345 entre Canadá e Estados Unidos característica pode ser considerada a mesma, porém o GPD345 entre Argentina e Uruguai não pode ser considerado como a mesma característica no CA e US, mas para AR x UY a característica pode ser analisada como sendo a mesma.

Toral et al. (2004) estudaram o efeito da interação GxE sobre a classificação de touros, com base nos seus valores genéticos preditos (VGs), para os pesos ao nascimento (PN), à desmama (PD), aos 12 (P365) e aos 18 (P550) meses de idade de bovinos Nelore criados nas microrregiões de Alto Taquari, Campo Grande e Pantanal no estado do Mato Grosso do Sul. Os dados foram analisados por microrregião e para todas as três microrregiões em conjunto. Os resultados comprovaram que os componentes de (co)variância aditivos diretos e residuais foram diferentes entre as regiões. As estimativas de herdabilidade para as características variaram de 0,16 a 0,66 (PN); 0,36 a 0,59

(P205); 0,35 a 0,49 (P365) e 0,30 a 0,45 (P550). As correlações de Pearson entre os VGs dos touros, obtidos para cada par de microrregiões e para cada microrregião com a média de todas as microrregiões em conjunto, apresentaram médias iguais a 0,11 e 0,80 (PN); 0,38 e 0,88 (P205); 0,38 e 0,88 (P365) e 0,39 e 0,87 (P550), respectivamente. Apesar dos altos valores das correlações para as análises das microrregiões em conjunto com as análises por microrregião, os resultados indicam que existem evidências de interação GxE e que a avaliação genética regional, quando disponível, pode ser mais adequada que a avaliação estadual.

Utilizando o método da máxima verossimilhança restrita (REML) para estimativas dos componentes de (co)variância, Alencar et al. (2005) também obtiveram evidências de interação genótipo x época de nascimento sobre os pesos à desmama (PD) e aos 12 meses de idade (P12), o ganho de peso diário da desmama aos 12 meses de idade (GDA) e o desempenho com base em um índice (CPG) de componentes principais envolvendo essas três características, em um rebanho da raça Canchim. O ambiente foi considerado a época de nascimento (primeiro e segundo semestres) do animal, as correlações genéticas obtidas para a mesma característica nas duas épocas de nascimento foram iguais a 0,87; 0,97; 0,91 e 0,88, para PD, P12, GDA e CPG.

Com o mesmo banco de dados e estudando as mesmas características, Mascioli et al. (2006) utilizaram a metodologia bayesiana, por meio de amostrador de Gibbs, para estimar os parâmetros genéticos e encontraram correlações genéticas de 0,80; 0,88; 0,65 e 0,81, para PD, P12, GDA e CPG respectivamente.

4.6.2. Normas de reação

Quando um organismo produz um fenótipo que varia como uma função contínua em relação ao ambiente ao qual está exposto, esta relação é chamada de normas de reação (Woltereck, 1909). A norma de reação representa a direção das respostas plásticas e a variabilidade entre os genótipos (clones) quanto ao grau de plasticidade (Scheiner, 1993).

Do ponto de vista estatístico, através do uso de funções de covariância (Kirkpatrick et al., 1990; Gomulkiewicz & Kirkpatrick, 1992), o modelo de normas de reação pode ser generalizado para um número infinito de ambientes (ou caracteres), possibilitando-se estudar a norma de reação dos animais para variações gradativas no ambiente de produção, pela regressão do desempenho dos genótipos no valor médio do desempenho observado em cada ambiente (De Jong, 1995; Falconer & Mackay, 1996). A vantagem deste modelo é que a resposta da seleção pode ser predita não somente na expressão fenotípica em todo o ambiente, mas também na sensibilidade ambiental da característica (robustez ou plasticidade) às mudanças no ambiente (De Jong & Bijma, 2002).

Mesmo que esse método inclua informação de uma variável dependente no modelo explanatório, tem a vantagem de discriminar objetivamente os ambientes como mais ou menos favoráveis e foi pioneiramente usado com sucesso para identificar interação GxE em bovinos de leite por Kolmodin et al. (2002).

Observando a interação GxE em bovinos leiteiros Nórdicos em quatro países (Dinamarca, Finlândia, Noruega e Suíça), empregando estimativas de normas de reação através de modelos de regressão aleatória

Kolmodin et al. (2002) observaram pequeno efeito em escala da interação GxE para a produção (kg) de proteína no leite. Animais de valores genéticos mais elevados para esta característica foram mais sensíveis às modificações ambientais. Similarmente para a característica dias em produção à primeira lactação, os animais com maior período de lactação, igualmente foram mais sensíveis às alterações no gradiente ambiental, demonstrando, do mesmo modo, pequeno efeito em escala da interação GxE. A estimativa de herdabilidade para a produção de proteína aumentou conjuntamente com a elevação do nível de produção (ambiente), de 0,078, 0,23 e 0,43 em ambientes determinados por $\pm 2,5$ desvios padrão em um modelo observado, sendo que os outros modelos que contemplaram normas de reação tiveram o mesmo comportamento. Para o período de lactação, o comportamento da estimativa de herdabilidade foi o mesmo, porém, este aumento da herdabilidade foi detectado no ambiente com níveis maiores de -1,5 desvios padrão, sendo da amplitude de 0,009 a 0,49. Os resultados indicaram um pequeno efeito em escala da interação GxE, mas houve alteração no ordenamento dos reprodutores entre os ambientes extremos.

Calus et al. (2005) estudando modelos de normas de reação estimaram os parâmetros de variância genética e sensibilidade ambiental para a depressão de gordura no leite, percentagem de gordura no leite. Obtiveram-se correlações de variância genética de 0,83 a 1,00 e para efeito ambiental permanente de 0,29 a 1,00, para produção total de gordura (PTG) entre o 5^o e o 95^o percentil dos dados, expressando diferentes ambientes, por meio de modelos de regressão aleatória (RA) quadrático. Para o RA linear as correlações da variância genética e ambiental permanente para percentagem

de gordura (%G) foram da amplitude, de 0,87 a 1,00 e de -0,05 a 0,99. Estes valores de correlação ambiental permanente mostram que PTG e %G são controlados por diferentes fatores de ambiente permanente em ambientes de pior qualidade versus ambientes de melhor qualidade, ou seja, as vacas variam grandemente por fatores não genéticos em sua suscetibilidade à depressão de gordura no leite.

Pollott & Greeff (2004), utilizando componentes de variância e normas de reação (linear e quadrática) para estudar interação GxE, para contagem de ovos fecais (FEC) e de características produtivas em ovinos da Raça Merino Australiano, concluíram que o valor genético dos reprodutores mudaram nos diferentes ambientes e o melhor ajuste aos modelos foi o que contemplou a interação GxE. Em geral, o nível do efeito foi baixo, porém houve reordenamento dos reprodutores avaliados.

Cardoso et al. (2005) constataram a presença da interação GxE sobre o ganho de peso pós desmama (GPD345) de bovinos Angus no Sul do Brasil por meio de normas de reação ao ambiente, via modelos de regressão aleatória, usando abordagem bayesiana. Os resultados indicaram que a variância genética aditiva foi crescente no gradiente ambiental e os animais de maior valor genético médio foram os que mais responderam a melhora do ambiente. As correlações entre os valores genéticos estimados variaram de 0,74 a 0,91, indicando moderada alteração no ordenamento dos reprodutores. As herdabilidades para os ambientes avaliados (alto, médio e baixo) foram superiores (dados não apresentados) a obtida pelo modelo animal padrão (MA) que não considera interação GxE de 0,19. Conforme os autores, a interação GxE no GPD345 de bovinos Angus é substancial e essencial devido ao efeito

de escala; sugerem no entanto, que os programas de avaliação genética devem considerar a interação GxE e a heterogeneidade da variância genética no gradiente ambiental para aumentar a precisão de seleção e progresso genético em cada ambiente específico.

Da mesma maneira Corrêa et al. (2007), utilizando um MA convencional e um modelo hierárquico de normas de reação (MHNR) que considera a interação GxE, encontraram diferença no ordenamento de reprodutores para a característica ganho de peso pós desmama (GPD345) em bovinos da raça Devon.

Cardoso et al. (2007), utilizando um MA convencional e dois modelos hierárquicos de normas de reação, sendo um em dois passos (MHNR2) de Kolmodin et al. (2002), que utiliza as soluções de grupos de contemporâneos previamente estimadas pelo MA como nível ambiental para obter normas de reação e outro que estima simultaneamente esses dois conjuntos de incógnitas em passo único (MHNR1) proposto por Su et al. (2006). Para o MHNR1 a herdabilidade foi crescente no gradiente ambiental, sendo de $0,18 \pm 0,01$; $0,29 \pm 0,02$ e $0,45 \pm 0,02$; respectivamente. No MHNR2 as estimativas de herdabilidade igualmente tiveram crescimento conforme a melhora do ambiente consistindo em $0,21 \pm 0,01$, $0,26 \pm 0,01$ e $0,36 \pm 0,02$. Para o MA, a herdabilidade estimada foi de $0,11 \pm 0,01$. A correlação genética entre o nível e inclinação das normas de reação foi de $0,77 \pm 0,01$ para o MHNR1 e $0,66$ para o MHNR2. Além disso, a sensibilidade ambiental dos touros importados ou filhos de touros importados da América do Norte foi maior que a dos touros nacionais filhos de pais nacionais, os quais respondem menos à melhoria das condições de criação, mas são mais robustos às variações

ambientais.

Caracterizando interação GxE, via normas de reação por meio de regressão aleatória, Corrêa (2007), analisou a característica GPD345, de bovinos Devon utilizando três modelos: um modelo animal padrão (MA), um modelo hierárquico de normas de reação considerando variância residual homoscedástica (MHNR) e um modelo hierárquico de normas de reação considerando variância residual heteroscedástica (MHNRH) em dois passos conforme modelo de Kolmodin et al. (2002). As estimativas de herdabilidade para o MA foi de $0,13 \pm 0,017$, no MHNR $0,29 \pm 0,020$, $0,56 \pm 0,018$ e $0,70 \pm 0,015$; e para o MHNRH $0,23 \pm 0,018$, $0,31 \pm 0,025$ e $0,40 \pm 0,028$ nos diferentes gradientes ambientais (baixo, médio e alto). Para ambos (MHNR e MHNRH), a herdabilidade foi crescente à medida que o ambiente proporciona melhores GPD345.

CAPITULO II¹

¹Artigo elaborado conforme as Normas da Revista Brasileira de Zootecnia.

1 **Modelos hierárquicos bayesianos para estimativas de interação genótipo x**
2 **ambiente em ganho pós-desmama de bovinos Hereford via normas de reação**
3 Leandro Lunardini Cardoso¹, José Braccini Neto², Fernando Flores Cardoso³, Jaime
4 Araujo Cobuci², Igor de Oliveira Biassus¹, Julio O. Jardim Barcelos²

5 ¹ Aluno do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia – UFRGS/Porto Alegre. Bolsista CAPES.
6 lunardini.cardoso@ufrgs.br

7 ² Professor do Departamento de Zootecnia, Faculdade de Agronomia, UFRGS/Porto Alegre.
8 jose.braccini@ufrgs.br

9 ³ Pesquisador da Embrapa Pecuária Sul. CP 242 Bagé/RS. 96401-960. fcardoso@cppsul.embrapa.br

10
11 **Resumo** – O objetivo desse estudo foi avaliar diferentes modelos estatísticos com
12 diferentes pressuposições para definir o melhor modelo que descreva a presença de
13 interação genótipo x ambiente no ganho de peso pós-desmama ajustado (GPD345) de
14 bovinos Hereford, mediante o estudo de normas de reação ao ambiente, obtidas por
15 regressão aleatória, usando uma abordagem bayesiana. Quatro modelos hierárquicos de
16 normas de reação (MHNR) e um modelo animal padrão foram empregados por meio do
17 programa INTERGEN. O MHNR_k utiliza as soluções de grupos contemporâneos
18 estimadas previamente pelo modelo animal padrão (MA) e as considera como nível
19 ambiental e o de uma única análise, MHNR_s, que estima simultaneamente esses dois
20 conjuntos de incógnitas considerando nas duas metodologias a variância residual
21 homogênea (hm) e heterogênea (ht). Pelo critério de informação da “deviance”, o
22 MHNR_{s, hm} foi que apresentou melhor ajuste aos dados, seguido pelo MHNR_{s, ht},
23 MHNR_{k, hm}, MHNR_{k, ht} e o pior ajuste foi obtido pelo MA, já pelo Fator de Bayes os
24 MHNR homoscedásticos foram os que melhor ajustaram-se aos dados. Pela ordenada
25 preditiva condicional o MA, foi melhor em relação aos MHNR. As herdabilidades nos
26 MHNR foram crescentes nos gradientes ambientais em GPD345 de -60; 0 e +60 kg. As
27 correlações genéticas entre o nível e inclinação das normas de reação foram de alta
28 magnitude caracterizando efeito de escala em interação GxE. Os modelos hierárquicos
29 de normas de reação são eficientes para descrever as alterações nos componentes de
30 variância em função do ambiente ao qual o genótipo está exposto bem como para
31 descrever a presença de interação genótipo x ambiente na característica GPD345 em
32 bovinos Hereford.

33
34 **Palavras-chave:** adaptabilidade, avaliação genética, inferência bayesiana, regressão
35 aleatória, sensibilidade ambiental
36

37 **Hierarchical Bayesian models for genotype by environment interaction estimative**
38 **applied to post-weaning gain of Hereford cattle via reactions norms**

39

40 **Abstract** – The objective of that study was to evaluate different statistical models with
41 different presuppositions to define the best model than it describes the presence of
42 genotype by environment interaction in the characteristic weight post weaning gain
43 (GPD345) of Hereford cattle, by the study of reaction norms to the environment,
44 obtained by aleatory regression, using an bayesian approach. Four hierarchical models
45 of reaction norms (MHNR) and one animal model (MA) they were used through the
46 program INTERGEN. MHNR_k uses the solutions of contemporary groups previously
47 esteemed by the standard animal model (MA) and it considers them as environmental
48 level and the one of an only analysis, MHNR_s, that esteems those two groups
49 simultaneously of incognito considering in the two methodologies the homogeneous
50 residual variance (hm) and heterogeneous (ht). For the criterion of information of the
51 “deviance”, MHRN_{sh}m was that it presented better adjustment to the data, followed for
52 MHNR_{sht}, MHNR_{gh}m, MHNR_{kht} and the worst adjustment was obtained by MA,
53 already for the Factor of Bayes the MHNR homoscedastic the ones that best was
54 adjusted to the data were. For the *conditional predictive ordinate* MA, was better in
55 relation to MHNR. The *heritability* in MHNR were growing in the environmental
56 gradients in GPD345 -60 Kg; 0 Kg and +60 Kg. The genetic correlations between the
57 level and inclination of the reaction norms were of high magnitude characterizing scale
58 effect in interaction GxE. The hierarchical models of reaction norms are efficient to
59 describe the alterations in the variance components in function of the environment to
60 which the genotype is exposed and to describe the presence of genotype by environment
61 interaction in the characteristic GPD345 in Hereford cattle.

62

63 **Keywords:** adaptability, bayesian inference, environmental sensitivity, genetic
64 evaluation, random regression

Introdução

Quando um organismo produz um fenótipo que varia como uma função contínua em relação ao ambiente ao qual está exposto, esta relação é chamada de normas de reação (Woltereck, 1909). Do ponto de vista estatístico, através do uso de funções de covariância (Kirkpatrick et al., 1990; Gomulkiewicz & Kirkpatrick, 1992), o modelo de normas de reação pode ser generalizado para um número infinito de ambientes (ou caracteres), possibilitando-se estudar a norma de reação dos animais para variações gradativas no ambiente de produção, pela regressão do desempenho dos genótipos no valor médio do desempenho observado em cada ambiente (De Jong, 1995; Falconer & Mackay, 1996).

A vantagem deste modelo é que a resposta da seleção pode ser predita não somente na expressão fenotípica em todo o ambiente, mas também na sensibilidade ambiental da característica (robustez ou plasticidade) às mudanças no ambiente (De Jong & Bijma, 2002) podendo serem implementados em estudos de interação genótipo x ambiente (GxE).

Interação GxE é o termo usado pra descrever o fenômeno que ocorre quando um conjunto de genótipos muda sua performance relativa em ambientes diferentes (Falconer, 1987). Na presença de interação GxE pode também ocorrer alterações nas variações genéticas, fenotípicas e ambientais e, por conseguinte, resultar em mudanças nas estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos, implicando na possibilidade de mudança nos critérios de seleção, dependendo do ambiente, portanto a identificação dessas interações deve contribuir para o aumento da eficiência de seleção em bovinos (Alencar et al., 2005).

No melhoramento genético animal, a metodologia bayesiana foi introduzida por Daniel Gianola na década de 1990. Os embasamentos do método

bayesiano consistem em descrever todos os erros que podem existir em torno de um parâmetro, usando como medida do erro a probabilidade de que o parâmetro tome determinados valores (Faria et al., 2007).

Mais recentemente, a introdução de métodos de Monte Carlo baseados em cadeias (seqüências) de Markov, denominados MCMC (“Markov Chain Monte Carlo”), tem contribuído substancialmente no sentido de viabilizar a implementação do paradigma bayesiano (SORENSEN, 1996). Os métodos MCMC constituem uma família de processos iterativos para aproximar a geração de amostras de distribuições multivariadas (em processos Monte Carlo, em propriedades das cadeias de Markov). A amostragem de Gibbs é um procedimento de integração numérica, usada na estimação das distribuições conjunta e marginal de todos os parâmetros do modelo, por meio da reamostragem de todas as distribuições condicionais da cadeia de Markov (BLASCO, 2001).

Assim, com o objetivo de identificar a ocorrência de interação genótipo x ambiente no ganho de peso pós-desmama de bovinos Hereford, foi realizado um estudo de normas de reação ao ambiente, obtida por regressão aleatória, usando uma abordagem bayesiana.

Material e Métodos

Os dados utilizados neste estudo foram provenientes de informações coletadas rotineiramente em rebanhos da raça Hereford participantes do Programa de Melhoramento de Bovinos de Carne (PROMEBO[®], 2008), conduzido pela Associação Nacional de Criadores - "Herd Book Collares"- com nascimentos de 1972 a 2003 contendo 62.004 observações.

A característica avaliada foi o Ganho de Peso Pós-desmama padronizado para 345 dias (GPD345). Inicialmente foram realizadas análises de preparação, formatação e descrição dos dados, usando rotinas em linguagem SAS (SAS INSTITUTE INC., 2000) descritas em Cardoso (2007).

Os grupos de contemporâneos (GC) foram formados incluindo criador-rebanho, ano da produção (safra), estação de produção, sexo, grupo de manejo, código alimentar e data de pesagem dos animais. Os GC foram formados para agrupar os animais que tiveram um ambiente comum e definir o gradiente ambiental em ± 1 desvios-padrão em relação à média para GPD345. Tais médias foram padronizadas e os GC foram agrupados em 3 classes: -1 desvio padrão, zero e + 1 desvio padrão (60kg).

Foram eliminados registros extremos (± 3 desvios-padrão) nas variáveis de GC, dias em teste pós-desmama e idade ao sobreano. Além disso, GC com menos de seis animais, touros com menos de dois filhos, animais com numeração repetida, códigos de sexo (castrado ou zero) e idade da vaca igual a zero foram também eliminados.

Por fim, foi testada a conectabilidade entre grupos de contemporâneos baseado no número total de laços genéticos (mínimo 10), por meio do programa AMC (Roso & Schenkel, 2006), que eliminou o registro de 1.765 animais desconectados pertencentes a 148 grupos contemporâneos.

Para a análise dos dados cinco modelos foram estudados: o modelo animal (MA) ignorando interação GxE, e duas metodologias de análise para os modelos hierárquicos de normas de reação (MHNR): o modelo proposto por Su et al. (2006) no qual as estimativas dos efeitos ambientais são obtidas conjuntamente com a norma de reação denominado de MHNR_S e o MHNR_K, proposto por Kolmodin et al. (2002) que estima primeiramente o MA e a seguir o MHNR. Assim no modelo animal estima-se o valor genético do animal sem considerar a interação GxE e o utiliza como uma covariável no modelo de regressão aleatória linear para o valor genético do animal i no ambiente j

como descrito abaixo:

$$\text{Modelo MA: } y_{ij} = \mathbf{x}'_i \boldsymbol{\beta} + X_j + a_i + e_{ij} \quad (1)$$

em que, y_{ij} é o registro de GPD345 do animal i no ambiente j , $\boldsymbol{\beta}$ é o vetor de efeitos fixos (coeficientes para idade da vaca e do bezerro lineares e quadráticos) e \mathbf{x}'_i o correspondente de incidência; X_j é o efeito aleatório do ambiente j , a_i é o efeito genético aditivo do animal i .

$$\text{Modelo MHNR}_K: y_{ij} = \mathbf{x}'_i \boldsymbol{\beta} + \phi X_j + a_i + b_i X_j + e_{ij} \quad (2)$$

em que, X_j é o efeito aleatório do ambiente j (*grupo contemporâneo*), ϕ é um coeficiente de regressão fixo, a_i corresponde ao valor genético aditivo do intercepto ou nível aleatório da norma de reação do animal i , e b_i é o coeficiente de regressão linear aleatório ou inclinação da norma de reação do animal i no ambiente representado por X_j ; e_{ij} é o erro residual e os demais termos como em (2) em que, os termos como são em (3) mas com ϕ e b_i estimados conjuntamente

$$\text{Modelo MHNR}_S: y_{ij} = \mathbf{x}'_i \boldsymbol{\beta} + X_j + a_i + b_i X_j + e_{ij} \quad (3)$$

Duas diferentes pressuposições foram adotadas para a variância residual sendo a considerada nos modelos: (1) Para o modelo MA, MHNR_K e MHNR_S homoscedásticos (MHNR_Khm e MHNR_Shm): $e_i \sim N(0, \sigma^2_e)$; (2) Para os modelos MHNR_K e MHNR_S heteroscedásticos (MHNR_Kht e MHNR_Sht): $e_i \sim N(0, \sigma^2_{eij})$

Usando um enfoque bayesiano, Su et al. (2006) propuseram o MHNR_S no qual as estimativas dos efeitos ambientais são obtidas conjuntamente com a norma de reação em uma única análise, sem a necessidade de usar resultados de análise prévia solucionando a limitação de utilizar a estimativa de uma covariável desconhecida como se o valor estimado fosse o verdadeiro e sem considerar a incerteza na estimativa.

Apesar de o modelo ser o mesmo que $MHNR_K$, o processo de estimação é diferente e simultâneo para GC e norma de reação. Os efeitos de GC são do tipo covariáveis desconhecidas para modelo de norma de reação, pois as soluções para este efeito são usadas como covariável para obter a norma de reação. Nesta análise em um passo, no software faz-se referência a coluna do arquivo de dados onde estão as identificações dos GC e não mais a coluna que contém as soluções de GC do modelo animal rodado previamente. Pode-se descrever esse modelo para todas as n observações em notação matricial de seguinte forma:

$$y = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{E}\boldsymbol{\xi} + \mathbf{Z}a + \mathbf{\Xi}b + e \quad (4)$$

em que, y é o vetor de observações de ordem n , $\boldsymbol{\beta}$ é o vetor de efeitos fixos de ordem p , $\boldsymbol{\xi} = \{\xi_i\}_{i=1}^{n_x}$ é o vetor de efeitos ambientais de ordem n_x , $a = \{\alpha_i\}_{i=1}^q$ é o vetor de interceptos de ordem q e $b = \{b_i\}_{i=1}^q$ é o vetor de inclinações das normas de reação também de ordem n e $e_{(n \times 1)}$ é o vetor residual de ordem n . e as matrizes, \mathbf{X} , \mathbf{E} , \mathbf{Z} e $\mathbf{\Xi}$ são matrizes de incidência.

A variância genética aditiva num ambiente X , $\sigma_A^2|X$, foi obtida por $\sigma_A^2|X = \text{var}(\alpha_i + b_i X) = \sigma_a^2 + X^2 \sigma_b^2 + 2X \sigma_{ab}$.

Deste modo, a herdabilidade foi estimada pelo quociente da variância genética pela variância fenotípica (genética + ambiental), como segue:

$$\sigma_h^2|X = \frac{\sigma_A^2|X}{\sigma_A^2|X + \sigma_e^2|X}$$

em que, $\sigma_e^2|X$ é a variância residual no ambiente X dada por $\sigma_e^2|X = \sigma_e^2 \times \eta^2$ no modelo heteroscedástico e simplesmente por σ_e^2 no modelo homoscedástico sendo η o parâmetro de heterogeneidade de variância no gradiente ambiental (X), seguindo o modelo estrutural proposto por Cardoso et al. (2005).

A inferência foi baseada em métodos Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) de 110.000 ciclos, após 10.000 ciclos do período de aquecimento e as

amostras foram salvas a cada dez ciclos, para MA , $MHNR_{shht}$, $MHNR_{shhm}$, $MHNR_{kht}$ e $MHNR_{kshm}$, utilizando-se o programa INTERGEN (Cardoso, 2007).

Para a análise de convergência foram realizados os seguintes procedimentos: através de gráficos de traço dos valores das amostras para todos os componentes de variância versus o ciclo, incluindo a média da segunda metade da cadeia e média corrente como referência no gráfico e calcular as correlações de Pearson entre as amostras dos diferentes componentes de variância e autocorrelação de diferentes atrasos (1, 10 e 100) entre amostras de um mesmo componente de variância.

Foram realizadas análises descritivas por meio do *Proc univariate* do software SAS (2000). Com essas análises, obtiveram-se as médias, modas, percentis (2,5 e 97,5%) e desvios padrão *a posteriori* dos parâmetros obtidos das suas densidades *a posteriori* marginais.

Para verificar o modelo de melhor ajuste foram utilizados os seguintes critérios: (1) o Critério de Informação da *Deviance* (DIC); (2) o Pseudo Fator de Bayes (PBF) e (3) o Fator de Bayes (BF).

O *DIC* (Spiegelhalter et al., 2002) é um meio de comparação de modelos que segue a proposição de Dempster (1997), o qual sugere que comparações entre modelos sejam baseadas de distribuição *a posteriori* da *deviance* de cada modelo.

A *deviance* do modelo i pode ser definida como $DIC_i = \bar{D}_i + p_{D(i)}$, em que \bar{D} é uma medida de ajuste global – a média *a posteriori* da *deviance* e p_D é uma penalização por complexidade do modelo (número efetivo de parâmetros) – a diferença entre a média *a posteriori* da *deviance* e a *deviance* baseada na média *a posteriori* dos parâmetros do modelo. Menores valores de *DIC* indicam melhor ajuste do modelo.

O *PBF* é calculado a partir da ordenada preditiva condicional (*conditional predictive ordinate* - CPO), conforme descrito por Gelfand (1996). As *CPO*'s são densidades de

validação cruzada $p(y_k | \mathbf{y}_{(k)})$, as quais sugerem quais valores de y_k são prováveis quando o modelo é ajustado a todas as observações exceto y_k (um conjunto representado por $\mathbf{y}_{(k)}$). A *CPO* proporciona uma medida de ajuste para cada observação individualmente e comparações entre modelos ($M_i, i= 1,2$) são feitas por razões de *CPO*'s:

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

Desde que y_k sejam condicionalmente independentes dado o vetor dos parâmetros ($\boldsymbol{\theta}$), o *CPO* pode ser estimado por Monte Carlo da seguinte forma:

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

O programa INTERGEN avalia a cada ciclo $p(y_k | \boldsymbol{\theta}^{(j)}, M_i)$, mantendo uma soma corrente desses valores para no final calcular a média harmônica acima, que é salva para cada observação na 2ª coluna do arquivo *loglike_obs*. Maiores valores de *CPO* indicam melhor ajuste.

Adicionalmente, uma medida global de ajuste é dada pelo *PBF*

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

Um estimador estável de *PBF* é dado por:

$$PBF = \exp\left(\sum_{k=1}^n \log \hat{p}(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_1) - \sum_{k=1}^n \log \hat{p}(y_k | \mathbf{y}_{(k)}, M_2)\right).$$

Assim como no critério *CPO*, maiores valores de *PBF* indicam melhores ajustes.

O fator de Bayes é uma medida global de ajuste dada pela razão entre as distribuições marginais dos dados $p(\mathbf{y} | M_i)$ sob dois modelos diferentes ($M_i, i= 1,2$), dado que $BF = p(\mathbf{y} | M_1) / p(\mathbf{y} | M_2)$.

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

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

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

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

Valores maiores de BF suportam M_1 , enquanto valores menores que um suportam M_2 .

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

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

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

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

Assim, $BF = \exp(-\log f_1 + \log f_2)$.

Finalmente a *deviance* do modelo i baseado no estimador dos Fatores de Bayes pode ser obtida por $-2 \log f_i$ e neste caso menores valores indicam um melhor ajuste, isto é, um menor desvio do modelo hipotético de ajuste perfeito.

Resultados e discussão

A análise de convergência com base nos gráficos traço de convergência estão apresentadas nas figuras 1, 2 e 3, para o modelo animal, para o modelo hierárquico normas de reação e para o modelo hierárquico normas de reação heteroscedástico,

respectivamente. Pode-se observar nos gráficos, com base nos zigzagues em torno da média, que todas as estimativas dos efeitos convergiram.

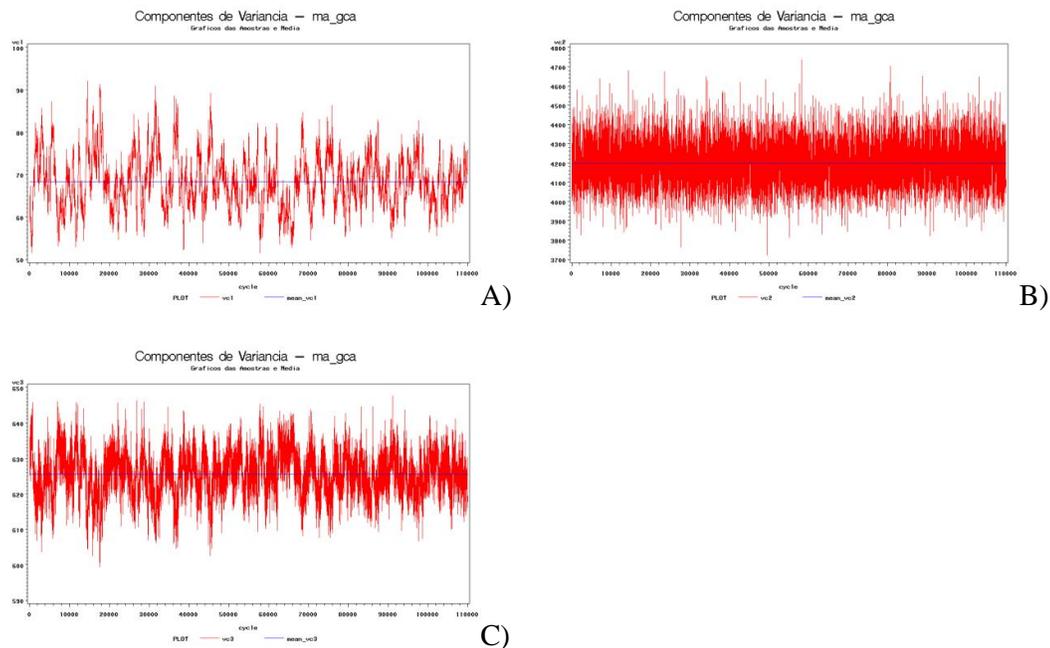
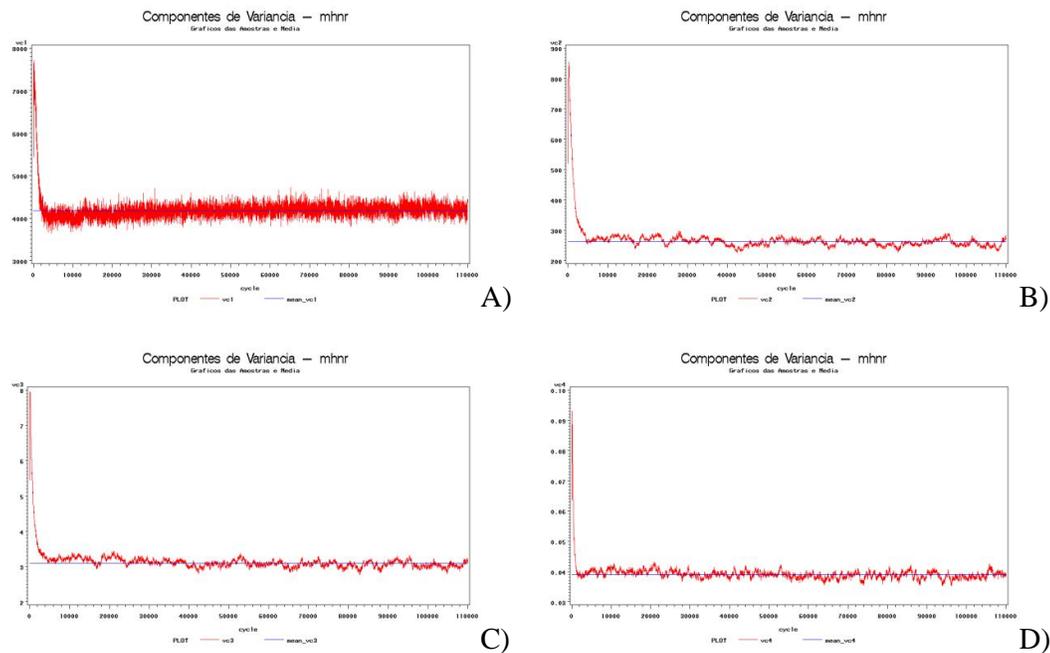
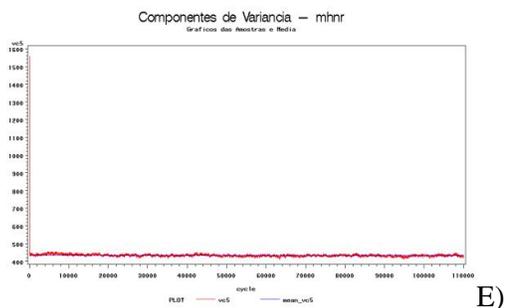


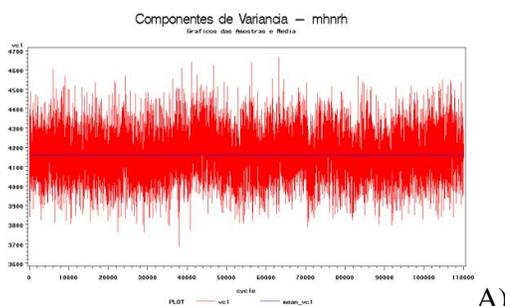
Figura 1. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de animal (A), de grupo de contemporâneos (B) e dos resíduos (C) no modelo animal.





E)

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



A)



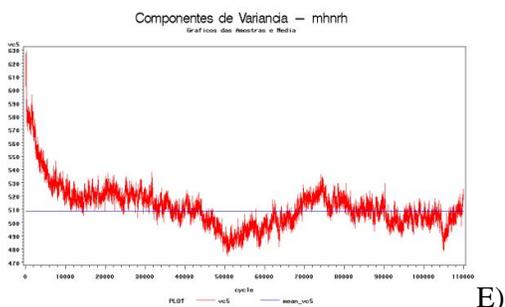
B)



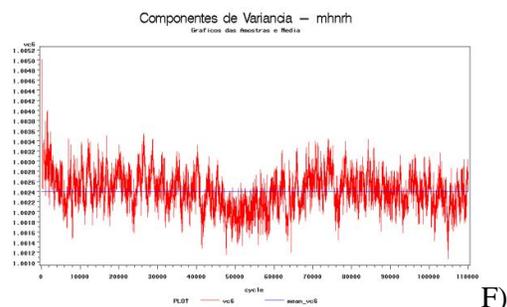
C)



D)



E)



F)

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

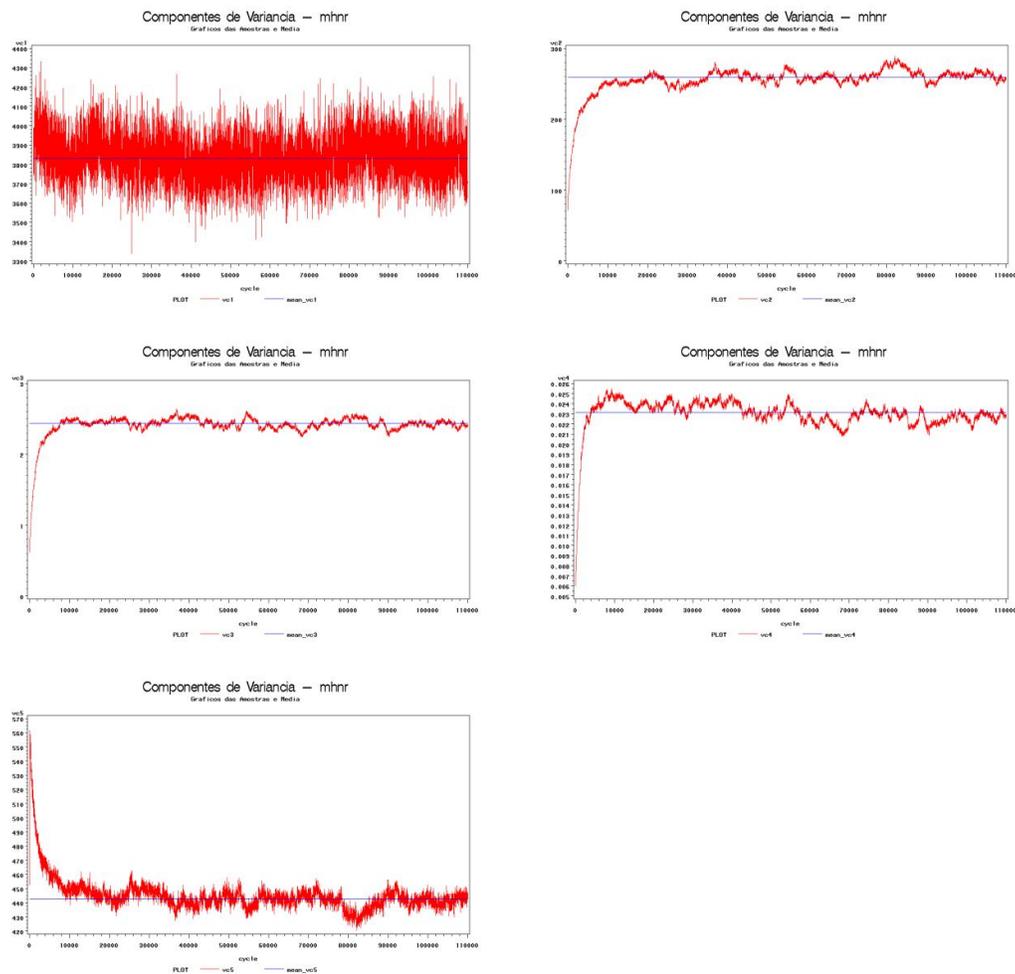


Figura 4. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D) e do erro residual (E) no modelo hierárquico normas de reação no modelo hierárquico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

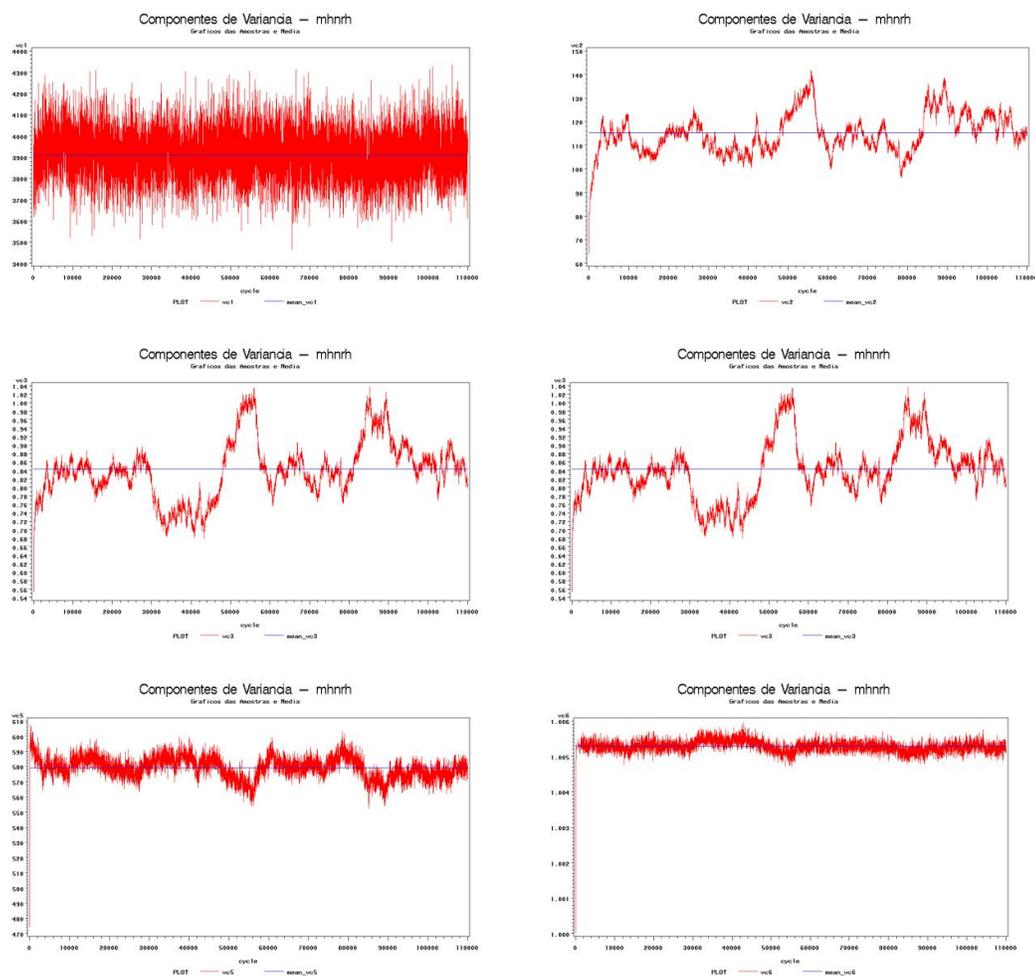


Figura 5. Gráficos de traço da convergência dos efeitos de grupo contemporâneo aleatório (A), nível da norma de reação (B) covariância entre o nível e a inclinação da norma de reação (C), inclinação da norma de reação (D), do erro residual (E) e do parâmetro de heterogeneidade de variância residual (F) no modelo hierárquico normas de reação no modelo hierárquico de normas de reação em dois passos heteroscedástico.

Os modelos MHNK foram superiores ao MA com base nos critérios do Fator de Bayes (BF) e da informação da deviance (DIC). Entretanto, o MA foi superior com base no ordenada preditiva condicional (CPO) (Tabela 1).

Com base no BF e DIC, o modelo de 1 passo foi superior ao de 2 passos. No entanto, CPO indicou melhor ajuste para MHNK quando comparado na pressuposição de heterogeneidade.

No MHNK, os critérios BF e DIC indicaram que a pressuposição de

homogeneidade de variâncias foi melhor que a de heterogeneidade. Entretanto, para o critério CPO a resposta foi inversa. Com relação ao MHNRS, todos os três critérios concordaram que a melhor pressuposição seria a de homogeneidade de variâncias.

Cardoso et al. (2007a) avaliando GPD345 com animais da raça Angus, e Corrêa et al. (2007) na raça Devon ao avaliarem a mesma característica obtiveram resultados semelhantes ao comparar o MA com MHNR ao utilizarem o DIC. De acordo com esses resultados, o MA é o menos indicado para frente aos MHNR, e os MHNR homoscedásticos foram mais adequados.

Tabela 1 – Critérios de escolha de modelos para o modelo animal (MA), modelo hierárquico de normas de reação homoscedástico em um passo ($MHNR_{shh}$) e dois passos ($MHNR_{khh}$), modelo hierárquico de normas de reação heteroscedástico ($MHNR_{shh}$) e dois passos ($MHNR_{shh}$)

Modelo	BF ¹	DIC ²	CPO ³
MA	576.653 ⁵	582.803 ⁵	583.328 ¹
$MHNR_{khh}$	569.719 ⁴	577.955 ⁴	579.011 ³
$MHNR_{khh}$	555.902 ²	572.350 ³	578.698 ⁵
$MHNR_{shh}$	562.259 ³	571.010 ²	578.957 ⁴
$MHNR_{shh}$	554.512 ¹	566.363 ¹	579.342 ²

Fator de Bayes¹
 Critério de informação da deviance²
 Ordenada Preditiva Condicional³

A herdabilidade para o GPD345 de $0,10 \pm 0,01$ no modelo animal (Tabela-2) está de acordo com os resultados encontrados na literatura, como os reportados por Bullock et al. (1993) estudando características de crescimento na mesma raça com rebanhos norte americanos estimando a h^2 para ganho pós-desmame de 0,15, valor semelhante ao encontrado por Cardoso et al. (2004), que obtiveram h^2 de 0,20 em animais da raça

Angus no Rio Grande do Sul. O valor de $h^2=0,10$ para GPD345 é considerada baixa segundo Cardellino e Rovira (1987) indicando que a seleção com base no critério do fenótipo do animal irá promover pequenos ganhos genéticos.

Os resultados estão de acordo com Cardoso et al. (2007a) com estimativas de h^2 para ambientes (baixos, médios e altos) de $0,09 \pm 0,01$; $0,36 \pm 0,01$; $0,54 \pm 0,01$ e Cardoso et al. (2007b) com valores de h^2 $0,18 \pm 0,01$; $0,29 \pm 0,02$; e $0,45 \pm 0,02$ e $0,21 \pm 0,01$; $0,26 \pm 0,01$ e $0,36 \pm 0,02$ respectivamente em que os resultados demonstraram h^2 crescentes em resposta a melhora do ambiente.

Observa-se que as h^2 para os modelos foram crescentes no gradiente ambiental e de valores mais elevados nas condições mais favoráveis, demonstrando que há modificação nos parâmetros genéticos em função do ambiente evidenciando a atribuição de maior proporção da variação fenotípica a fatores genéticos em relação a fatores ambientais demonstrado por esses modelos e maior resposta à seleção principalmente nos melhores ambientes. As correlações genéticas entre o nível e a inclinação da norma de reação foram semelhantes entre e dentro de modelos e de alta magnitude indicando que os animais de maior valor genético médio foram os que mais responderam a melhora do ambiente.

As variâncias fenotípicas mostraram semelhança entre os modelos MHNRhm e MHNRht nos respectivos gradientes ambientais. Confirmando a suposição feita por Cardoso et al. (2005), a variância genética (VA) no MHNRhm ficou inflacionada por parte da variância residual (VE) não-ajustada por este modelo. No MHNRht ocorreu este ajustamento da VE, diminuindo a VA e, por conseguinte, a h^2 . O MHNRht, supondo a existência de heterogeneidade residual, melhor particionou a variância fenotípica.

Tabela 2- Média e desvios padrão *a posteriori* dos componentes de variância e

herdabilidade em diferentes níveis de ambiente (X, em kg) e correlações genéticas entre nível e inclinação das normas de reação obtidos por diferentes modelos (MA, MHNR_shm, MHNR_sht, MHNR_khm, MHNR_kht).

Modelo	X	σ_e^2	σ_a^2	h^2	σ_p^2	Correlação
MA	0	625,53 ± 6,39	68,33 ± 6,20	0,10 ± 0,01	693,86	
	- 60	432,03 ± 5,17	30,95 ± 3,78	0,07 ± 0,01	462,98	
MHNR _s hm	0	432,03 ± 5,17	261,46 ± 12,09	0,38 ± 0,01	693,49	
	+60	432,03 ± 5,17	772,43 ± 25,67	0,64 ± 0,01	1.204,46	0,97 ± 0,01
	- 60	440,60 ± 8,27	56,61 ± 3,81	0,11 ± 0,01	497,21	
MHNR _s ht	0	508,46 ± 10,96	234,59 ± 13,29	0,32 ± 0,02	743,05	
	+60	587,05 ± 22,36	536,67 ± 31,59	0,48 ± 0,02	1.123,72	0,99 ± 0,01
	- 60	442,55 ± 5,62	50,39 ± 4,20	0,10 ± 0,01	492,94	
MHNR _k hm	0	442,55 ± 5,62	259,51 ± 8,22	0,37 ± 0,01	702,06	
	+60	442,55 ± 5,62	634,97 ± 15,84	0,59 ± 0,01	1.077,52	0,99 ± 0,01
	- 60	422,17 ± 4,95	37,25 ± 3,65	0,08 ± 0,01	459,42	
MHNR _k ht	0	579,03 ± 6,99	115,19 ± 8,05	0,17 ± 0,01	694,22	
	+60	239,62 ± 17,74	794,26 ± 14,35	0,23 ± 0,02	1.033,88	0,98 ± 0,01

¹ Modelo animal

σ_e^2 , σ_a^2 e h^2 = componentes de variância residual, aditiva e herdabilidade, respectivamente.

σ_e^2 , σ_a^2 e h^2 = residual, additive components of variance and heritability, respectively.

Estudando interação GxE em modelo animal multicaracterística, De Mattos et al. (2000a), com rebanhos de bovinos Hereford em três países Canadá, Estados Unidos e Uruguai obtiveram estimativas de h^2 direta para peso ao desmame de 0,21 e 0,18; 0,21 e 0,22; 0,17 e 0,19 e h^2 materna de 0,15 e 0,17; 0,17 e 0,15 e 0,17 e 0,16.

Utilizando o método da máxima verossimilhança restrita (REML) para estimativas dos componentes de (co)variância, Alencar et al. (2005) também obtiveram evidências de interação genótipo x época de nascimento (primeiro e segundo semestre) sobre os pesos à desmama (PD) e aos 12 meses de idade (P12), o ganho de peso diário da desmama aos 12 meses de idade (GDA) e o desempenho com base em um índice (CPG) de componentes principais envolvendo essas quatro características, em um

rebanho da raça Canchim. As estimativas de h^2 para primeiro e segundo semestre nas características PD, P12 GD e CPG foram de 0,41 e 0,40; 0,36 e 0,38; 0,09 e 0,12 e 0,44 e 0,44 respectivamente. E a correlação genética entre primeiro e segundo semestre para essas características foram de 0,87, 0,97, 0,91 e 0,88, caracterizando interação GxE.

Conclusões

Existe presença de interação genótipo x ambiente no ganho de peso pós-desmama em bovinos da raça Hereford.

Por meio dos modelos hierárquicos de normas de reação é possível descrever a presença de interação genótipo x ambiente e estimar o ganho genético para cada gradiente ambiental analisado.

Com base em dois dos três critérios utilizados para escolha de modelos, o modelo que melhor ajusta dados de ganho de pós-desmama na raça Hereford é o modelo de um passo que considera homogeneidade residual. Porém há necessidade de mais estudo pois o modelo que melhor particionou a variância fenotípica foi o que considerou a pressuposição de heterogeneidade de variâncias residuais.

Literatura citada

- ALENCAR, M.M.; MASCIOLI, A.S.; FREITAS, A.R. Evidências de interação genótipo x ambiente sobre características de crescimento em bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.34, n.2, p.489-495, 2005.
- BLASCO, A. The Bayesian controversy in animal breeding. **Journal of Animal Science**, v.79, n.8, p.2023-2046. 2001.
- BULLOCK, K.D.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, L.L. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, v.71, n.7, p.1737-41, 1993.
- CARDELLINO, R.A.; ROVIRA, J. **Mejoramiento Genético Animal**. Montevideo, Editora Agropecuária Hemisfério Sur, 1987. 253p.
- CARDOSO, F.F.; TEMPELMAN, R.J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference

- with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v.82, n.6, p.1589-1601. 2004.
- CARDOSO, F.F.; ROSA, G.J.M.; TEMPELMAN, R.J. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, p.1766-1779. 2005.
- CARDOSO, F.F.; BRACCINI NETO, J.; CAMPOS, L.T.; COBUCI, J.A.; CARDOSO, L.L.; BIASSUS, I.O. Caracterização de interação genótipo-ambiente no ganho pós-desmama de bovinos Hereford via normas de reação. In: XX Reunion Latinoamericana de Produccion Animal (Alpa) XXX Reunion Anual De La Asociacion Peruana de Produccion Animal (Appa) V Congreso Internacional De Ganaderia de Doble Proposito, 2007a, Cusco. [Anais Eletrônicos], 2007a. v. 1.
- CARDOSO, F.F.; OLIVEIRA, M.M; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos para estudo de interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao ganho pós-desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44., 2007, Jaboticabal. **Anais...** Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2007b. (CD-ROM _Melhoramento\ f608.pdf).
- CARDOSO, F.F. **Manual de utilização do Programa INTERGEN – Versão 1.0 em estudos de genética quantitativa animal**. Embrapa Pecuária Sul. Bagé, p.45. 2007.
- CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Efeito da interação genótipo-ambiente na avaliação genética de Bovinos de corte. **Revista Brasileira de Agrociência**. Pelotas, v.13, n.2, p.153-159, abr-jun, 2007.
- CORRÊA, M.B.B. **Caracterização da interação genótipo-ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul via normas de reação obtidas por regressão aleatória**. 2007. 69 p. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2007.
- DE JONG, G. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. **American Naturalist**, University of Chicago, USA, v. 145, n.4, p.493-512. 1995.
- DE JONG, G; P. BIJMA. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. **Livestock Production Science**. v.78, p.195–214, 2002.
- DE MATTOS, D.; BERTRAND, J.K.; MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. **Journal of Animal Science**, v.78, n.8, Aug, p.2121-6. 2000.
- DEMPSTER, A.P.; The direct use of likelihood for significance testing. In: Proceedings of Conference on Foundational Questions in Statistical Inference, (ed. O. Barndorff-Nielsen, P. Blaesild, and G. Schou), p. 335-352. Department of Theoretical Statistics: University of Aarhus, 1974.
- FALCONER, D.S. Introdução a genética quantitativa. 3 ed. Harlow. Longman, 1987. 279p.

- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. Introduction to quantitative genetics. Harlow: Longman group Ltd. 1996. 464p.
- FARIA, C.U.; MAGNABOSCO, C. U.; REYES, A.L.; LÔBO, R.B.; BEZERRA, L.A.F. inferência bayesiana e sua aplicação na avaliação genética de bovinos da raça nelore: revisão bibliográfica. **Ciência Animal Brasileira** , v. 8, n. 1, p. 75-86, 2007.
- GELFAND, A.E. Model determination using sampling-based methods. In: W. R. Gilks, S. Richardson, et al (Ed.). Markov Chain Monte Carlo in practice. London: Chapman & Hall,. Model determination using sampling-based methods, p.145-161, 1996.
- GOMULKIEWICZ, R.; KIRKPATRICK, M. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. **Evolution**, Society for the Study of Evolution, Tempe, AZ USA, v.46, n.2, p.390-411. 1992.
- KIRKPATRICK, M.; HECKMAN, N.A quantitative genetic model for growth, shape and other infintedimensional characters. **Journal of mathematical biology**, v.27, p.429-450, 1990.
- KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculturae Scandinavica Section a-Animal Science**, v.52, n.1, p.11-24. 2002.
- LEE, D.H.; BERTRAND, J.K. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. **Journal Animal Science**. v. 80, p.330-337, 2002.
- NEWTON, M.A.; RAFTERY, A.E. Approximate Bayesian inference by the weighted likelihood bootstrap (with Discussion). **Journal of the Royal Statistical Society**, series B, v.56, p. 3-48, 1994.
- Programa de Melhoramento de Bovinos de Carne – PROMEBO. Disponível em <www.promebo.com.br>. Acesso em: 22 de junho de 2008.
- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S. **AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups**. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, MG, Brasil. August 13-18, 2006.
- SORENSEN, D.A. e GIANOLA, D. Likelihood, Bayesian and MCMC methods in quantitative genetics. New York: Springer-Verlag New York, Inc. 740 p. 2002.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM – SAS. **SAS user's guide. Version 8.2**. Cary 2000. (CD-ROM).

SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P.; VAN DERLINDE, A. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology**, v.64, p.583-616. 2002.

SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S. et al. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, v.84, p.1651- 1657, 2006.

TORAL, F.L.B.; SILVA, L.O.C.; MARTINS, E.N.; GONDO, A.; SIMONELLI, S.M. Interação Genótipo x Ambiente em Características de Crescimento de Bovinos da Raça Nelore no Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.33, n.6, p.1445-1455, 2004.

CAPÍTULO III

1. CONSIDERAÇÕES GERAIS

Os resultados deste estudo permitem concluir que há presença de interação genótipo x ambiente na característica ganho de peso pós desmame na raça Hereford. E se as estimativas dos componentes de (co)variância sofrem alteração nos diferentes gradientes ambientais os ganhos genéticos podem sofrer significativos acréscimos se os animais selecionados forem designados a ambientes de criação relativos a seu melhor ordenamento.

Quanto à comparação dos modelos estudados, o modelo que melhor ajustou os dados foi o modelo hierárquico normas de reação em um passo e com a pressuposição de variâncias residuais homogêneas, demonstrando a necessidade da consideração da interação GxE e que o modelo menos complexo foi o mais parcimonioso.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

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

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

ASBIA. **Relatório estatístico de produção, importação e comercialização de sêmen 2007**. Disponível em: <<http://www.asbia.org.br>>. Acesso em: 10 jan. 2008.

BELS, V. **Feeding in Domestic Vertebrates. From Structure to Behaviour**. Cambridge, UK : CABI, 2006.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, Nova Iorque, v.13, p.115-155, 1965.

BRITO, F.V.; CARDOSO, V.; CARVALHEIRO, R.; FRIES, L.A.; PEÑA, C.D.O.; PICCOLI, M.L.; ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.; SEVERO, J.L.P. **Interação genótipo-ambiente em bovinos de corte: aspectos técnicos e aplicabilidade**. Disponível em: <<http://www.beefpoint.com.br>>. Acesso em: 30 abr. 2007.

CALUS, M.P.L.; VEERKAMP; R.F. Estimation of Environmental Sensitivity of Genetic Merit for Milk Production Traits Using a Random Regression Model. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 86, p. 3756–3764, 2003.

CALUS, M.P.L; BIJMA, P.; VEERKAMP, R.F.; Effects of data structure on the estimation of covariance functions to describe genotype by environment interactions in a reaction norm model. **Genetic Selection Evolution**, Paris, v.36, p. 489–507, 2004.

- CALUS, M.P.L.; CARRICK; M.J.; VEERKAMP, R.F.; GODDARD, M.E. Estimation of genetic parameters for milk fat depression in dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 88 p. 1166–1177, 2005
- CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A. ; FRIES, L.A. Predições de gerações avançadas da formação do Braford 1/2 a partir de estimativas de efeitos genotípicos e de suas interações com latitude sobre características pré e pós-desmama. In: SIMPÓSIO NACIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga,SP. **Anais...** Pirassununga, 2004.
- CARDOSO, F.F.; CAMPOS; L.T.; CARDELLINO, R.A. Caracterização de interação genótipo-ambiente no ganho pósdesmama de bovinos Angus via normas de reação. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 42., 2005, Goiânia. **Anais...** Goiânia, 2005. (CD-ROM Melhoramento).
- CARDOSO, F.F.; OLIVEIRA, M.M; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos para estudo de interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao ganho pós-desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44., 2007, Jaboticabal. **Anais...** Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2007. (CD-ROM Melhoramento).
- COBUCI, J.A. ; EUCLYDES, R.Fr.; LOPES, P.S.; COSTA, C.N.; TORRES, R.A.; PEREIRA, C.S. Estimation of genetic parameters for test-day milk yield in Holstein cows using a random regression models. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto v. 28, p. 75-83, 2005.
- CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F. F. Efeito da interação genótipo-ambiente na avaliação genética de Bovinos de corte. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v.13, n.2, p.153-159, abr-jun, 2007.
- CORRÊA, M.B.B. **Caracterização da interação genótipo-ambiente no desempenho de bovinos Devon no Rio Grande do Sul via normas de reação obtidas por regressão aleatória**. 2007. 69f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2007.
- CUBAS, A.C.; PEREIRA, C.S.; PENNA, V.M. Interação touro x sexo para os pesos à desmama e aos 12 meses de bezerros da raça Nelore. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 17., 1980, Fortaleza, CE. **Anais...** Fortaleza, 1980. p..163.
- DE JONG, G. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. **American Naturalist**, Chicago, v. 145, n.4, p.493-512. 1995.

- DE JONG, G; BIJMA, P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.78, p.195–214, 2002.
- DE MATTOS, D.; BERTRAND, J. K.; MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 78, n.8, p.2121-2126, 2000.
- DIONELLO, N.J. L. ; CORREA, G.S.S. ; SILVA, M.A. ; CORREA, A.B. ; SANTOS, G.G. . Estimativas da trajetória do crescimento de codornas de corte utilizando modelos de regressão aleatória. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 60, p. 454-460, 2008.
- ELER, J.P.; LÔBO, R.B.; ROSA, A.N. Influência de fatores genéticos e de meio em pesos de bovinos da raça Nelore criados no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.18. n.2, p.103-111, 1989.
- FALCONER, D.S. **Introdução a genética quantitativa**. 3 ed. Harlow : Longman, 1987. 279p
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: Longman, 1996. 464p.
- FERREIRA, V.C.P.; PENNA, V.M.; BERGMANN, J.A.G.; TORRES, R.A. Interação genótipo ambiente em algumas características produtivas de gado de corte no Brasil. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v.53, n.3, p.385-392. 2001.
- FIKSE, W.F.; REKAYA, R.; WEIGEL, K.A. Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 82 p. 223–231. 2003.
- FRISCH, J.E. Changes occurring in cattle as a consequence of selection for growth rate in a stressful environment. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 96, p.23–38. 1981.
- FUZETO, A.P.; LOMÔNACO, C. Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em área de cerrado e vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, Uberlândia, v.23, p.169-176, 2000.
- GIANNONI, M.A.; GIANNONI, M.L. **Genética e melhoramento de rebanhos nos trópicos**. 2ed. São Paulo : Nobel, 1987.

- GOMULKIEWICZ, R.; KIRKPATRICK, M. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. **Evolution**, Tempe, v.46, n.2, p.390-411. 1992.
- HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. **Biological Reviews**, Cambridge, v.22, n.2, p.195-213. 1947.
- HENDERSON, C.R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. **Biometrics**, Washington, v.31, p.423-447. 1975.
- HENDERSON JUNIOR, C.R. Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous and random regression. **Biometrics**, Washington, v.38, p.633-40, 1982.
- INTERNATIONAL BULL EVALUATION SERVICE- INTERBULL. Disponível em: <http://www-interbull.slu.se/>. Acesso em: 21 nov. 2008.
- JAMROZIK, J.; SCHAEFFER, L.R.; DEKKERS, J.C.M. Genetic evaluation of dairy cattle using test day yields and random regression model. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v.80, p.1217-26, 1997.
- KEELING, L.J. ; GONYOU, H.W. **Social behaviour in farm animals**. Nova lorque : CABI, 2001.
- KING, R.; STANSFIELD W.D; MULLIGAN, P.K. **A Dictionary of Genetics**. 7. ed. Nova lorque: Oxford Univesity, 2006.
- KIRKPATRICK, M.; HILL, W. G.; THOMPSON, R. Estimating the covariance structure of traits during growth and ageing, illustrated with lactations in dairy cattle. **Genetics Research**, Pittsburgh, v.64, p.57-69, 1994.
- KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. **Genetics**, Austin, v.124, p.979-93, 1990.
- KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculturae Scandinavica Section A-Animal Science**, Stocolmo, v.52, n.1, p.11-24, 2002.
- KOLMODIN, R. **Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding**. 2003. 35f. Tese (Doutorado) - Department of Animal Breeding and Genetics, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 2003.

- LEE, D.H.; BERTRAND, J.K. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 80, p.330-337, 2002.
- LONGFORD, N.T. **Random coefficients models**. Oxford: Clarendon Press, 1993. 390p. (Oxford Statistical Science Series)
- LUSH, J.L. **Animal Breeding Plans**. Ames : Iowa State College Press, 1945.
- MASCIOLI, A.S.; EL FARO, L.; ALENCAR, M.M.; FRIES, L.A.; BARBOSA, P. F. Estimativas de Parâmetros Genéticos e Fenotípicos e Análise de Componentes Principais para Características de Crescimento na Raça Canchim. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 29, n.6, p.1654-1660, 2000.
- MASCIOLI, A.S.; ALENCAR, M.M.; FREITAS, A.R.; MARTINS, E.N. Estudo da interação genótipo x ambiente sobre características de crescimento de bovinos de corte utilizando-se inferência bayesiana. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.35, n.6, p.2275-2284, 2006.
- MATTAR, M.; ALENCAR, M.M.; CARDOSO, F.F.; FERRAUDO, A.S.; SILVA, L.O.C.; ESPASANDIN, A.C. Utilização de técnicas estatísticas multivariadas para definição de ambiente de produção do peso ao sobreano para o estudo da interação genótipo-ambiente em bovinos Canchim In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 45., 2008, Lavras. **Anais...** Lavras, 2008. (CD-ROM Melhoramento).
- MEYER, K.M.; HILL, W.G. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or 'repeated' records by restricted maximum likelihood. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.47, p.185-200, 1997.
- MEYER, K. "DxMRR" – a program to estimate covariance functions for longitudinal data by restricted maximum likelihood. In: WORLD CONGRESS WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 6., 1998, Armidale, Australia. **Proceedings...** Armidale, [1998]. CD-ROM.
- MEYER, K. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. **Journal of Animal Breeding and Genetic**, Berlin v.116, p.181-205, 1999.
- MEYER, K. Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.65, p.19-38, 2000.

- MULDER, H.A.; BIJMA, P. Effects of genotype x environment interaction on genetic gain in breeding programs. **Journal of Animal Science**, Champaign, v.83, p.49-61, 2005.
- MULDER, H.A.; BIJMA, P.; HILL, W.G. Prediction of Breeding Values and Selection Responses With Genetic Heterogeneity of Environmental Variance. **Genetics**, Austin, v.175 p. 1895–1910, 2007.
- NOBRE, P.C.R.; ROSA, A.N.; EUCLIDES FILHO, K. Interação reprodutor x estação de nascimento e reprodutor x fazenda sobre o crescimento de bezerros Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, n.2, p.120-131, 1988.
- NOBRE, P.R.C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S. Analyses of growth curves of Nelore cattle by multiple trait and random regression models. **Journal of Animal Science**, Champaign, v.81, p. 918 – 926, 2003.
- OLORI, V.E.; HILL, W.G.; MCGUIRK, B.J. Estimating variance components for test day milk records by restricted maximum likelihood with a random regression animal model. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.61, p.53-63, 1999.
- PIMENTEL, E.C.G. ; QUEIROZ, S.A. ; CARVALHEIRO, R. ; CARDOSO, V. ; FRIES, L.A. Heterose, epistasia e interação genótipo-ambiente em gerações avançadas de animais cruzados. In: SIMPÓSIO NACIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga - SP. **Anais...** Pirassununga, 2004.
- POLLOTT, G.E.; GREEFF, J.C. Genotype x environment interactions and genetic parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 82 p. 2840–2851, 2004.
- REIS, J.C.; LOBO, R.B. **Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos**. Ribeirão Preto: F.C.A. (FEI), 1991.
- REKAYA, R.; CARABAÑO, M.; TORO, M. Use of test-day yields for the genetic evaluation of production traits in Holstein-Friesian cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v.34, p.23-34, 1999.
- RESENDE, M.D.V.; REZENDE, G.D.S.P.; FERNANDES, J.S.C. Regressão aleatória e funções de covariância na análise de medidas repetidas. **Revista Matemática e Estatística**, São Paulo, v.19, p. 21-40, 2001.
- RIBEIRO, S. **Estudo da interação genótipos x ambientes em algumas características produtivas na raça Nelore**. 2006. 73f. Dissertação (Mestrado) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2006.

- ROBERTSON, A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. **Biometrics**, Washington, v.15, p. 469–485, 1959.
- RORATO, P.R.N.; VERNEQUE, R.S.; MARTINEZ, M.L.; FERREIRA, G.B.; VALENTE, J. Interação genótipo-ambiente para a produção de leite em rebanhos da raça Holandesa no Brasil. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v. 29, n.4, p. 717-720,1998.
- SCHAEFFER, L.R., DEKKERS, J.C.M. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. In: WORLD CONGRESS OF GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 5., 1994, Edinburgo. **Proceedings ...** [Edinburgo], 1994. v.18, p.443.
- SCHEINER, S.M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecologic Systems**, Palo Alto, v.24, p. 35-68, 1993.
- SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S. et al. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, Champaign, v.84, p.1651- 1657, 2006.
- TEIXEIRA, R.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; ALENCAR, M.M.; DIAS, L.T. Interação genótipo-ambiente em cruzamentos de bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.35, n.4, p.1677-1683, 2006 (supl.)
- THOMPSON, J.D. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v.6, p.246-249, 1991.
- TORAL, F. L. B.; SILVA, L.O.C.; MARTINS, E.N.; GONDO, A.; SIMONELLI, S.M. Interação Genótipo x Ambiente em Características de Crescimento de Bovinos da Raça Nelore no Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.33, n.6, p.1445-1455, 2004.
- VEERKAMP, R.F.; GODDARD, M.E. Covariance functions across herd production levels for test day records on milk, fat, and protein yields. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v.81, p. 1690-1701, 1998.
- VIA, S.; LANDE, R. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution**, Tempe, v.39, p.505-522, 1985.
- VIA, S. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. **Annual Reviews in Entomology**, Stanford, v.35, p. 421-446, 1990.
- VIA, S.; GOMULKIEWICS, R.; DE JONG, G.; SCHEINER, S.M.; van TIENDEREN, P.H.. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v.10, p.212-217, 1995.

WOLTERECK, R.. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien. **Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft**, Stuttgart, v19. p. 110–173. 1909.