

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE MEDICINA DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA

**Interação genótipo-ambiente e sensibilidade  
ambiental em bovinos de corte**

Newton Tamassia Pegolo

Ribeirão Preto  
-2009-

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Newton Tamassia Pegolo

**Interação genótipo-ambiente e sensibilidade  
ambiental em bovinos de corte**

**Genotype by environment interaction and  
environmental sensitivity in beef cattle**

Tese apresentada à Faculdade de Medicina  
de Ribeirão Preto da Universidade de São  
Paulo, como parte dos requisitos para  
obtenção do grau de Doutor, pelo curso de  
pós-graduação em Genética

Orientador: Prof. Dr. Henrique Nunes de  
Oliveira

Ribeirão Preto

-2009-

## FICHA CATALOGRÁFICA

PEGOLO, Newton Tamassia.

Interação genótipo-ambiente e sensibilidade ambiental em bovinos de corte. Ribeirão Preto, 2009.

115 p.: il.; 30 cm

Tese apresentada à Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, para obtenção do grau de Doutor em Ciências, área de concentração: Genética.

Orientador: de Oliveira, Henrique Nunes.

1.sensibilidade ambiental, 2. interação genótipo-ambiente,  
3.normas de reação, 4.conflito sexual, 5.peso

# FOLHA DE APROVAÇÃO

Pegolo, Newton Tamassia.

## Interação genótipo-ambiente e sensibilidade ambiental em bovinos de corte

Tese apresentada à Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor, pelo curso de pós-graduação em Genética

Data da Defesa: \_\_/\_\_/\_\_\_\_

### BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Julgamento \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

## DEDICATÓRIA

“The Book of Love is long and boring,  
No one can lift the damn thing.  
It's full of charts, and facts, and figures,  
And instructions for dancing.

But I,  
I love it when you read to me.  
And you,  
You can read me anything.”

Stephin Merrit

Eu sigo tentando explicar o Livro do Amor,  
Mas ele vale a pena de fato,  
Quando vocês o lêem para mim.

Aos meus pais, Newton e Nilda  
E à minha esposa, Jacheline

## AGRADECIMENTOS

A Deus.

Ao meu orientador, Professor Henrique Nunes de Oliveira.

À ANCP – Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores, e ao Professor Raysildo Barbosa Lôbo.

À CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior.

Aos meus professores, e em especial, Klaus Hartmann Hartfelder, Vera Lúcia Cardoso, Cláudia Cristina Paro de Paz, David de Jong, Victor Evangelista de Faria Ferraz, Ademilson Espencer Egea Soares, Fábio de Melo Sene, Silvana Giuliatti e César Gonçalves de Lima.

A todos os amigos do SGQA, no INRA e no Institut de l'Élevage, e especialmente a Marie-Noëlle Fouilloux e a Denis Lalöe.

A Frederic Hospital, Florence Jaffrozic e Mark Kirkpatrick.

A todos os colegas em Jouy-en-Josas, em especial Zichuan Liu e Istvan Nagy.

A todos os funcionários do Departamento de Genética, em especial à Susie, à Maria Aparecida e ao Gustavo.

A todos os colegas da pós-graduação.

Às religiosas e aos colegas do Vita et Pax.

À minha avó Alzira.

Ao meu irmão Paulo.

Ao Adauto, à Fátima, à Giovanna e ao Matheus.

À Verônica e à Conceição.

À D. Terezinha, ao s. José e à Kelly.

Aos colegas da CATI, e em especial, ao Diretor do EDR de Avaré, Eng. Agr. Antônio Rangel

Ao amigo Alessandro Antonangelo.

E a todos que de alguma forma se fizeram presentes durante a execução deste trabalho.

## RESUMO

PEGOLO, N.T. Interação genótipo ambiente e sensibilidade ambiental em bovinos de corte. 2009. 115 p. Tese de doutorado – Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto – Departamento de Genética, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

O interesse pelos efeitos da interação genótipo-ambiente (IGA) tem sido crescente, visto que os programas de melhoramento genético animal tiveram uma ampliação de sua abrangência geográfica. Também as mudanças climáticas esperadas para as próximas décadas desafiam os objetivos de seleção atuais, direcionando o interesse para a sensibilidade ambiental. Este trabalho teve como objetivo analisar o efeito da IGA na característica peso de bovinos Nelore por meio da sensibilidade ambiental definida por modelos de norma de reação com uso de regressão aleatória, ampliando as dimensões de estudo ao considerar os efeitos de sexo e idade. Foram estimados os parâmetros genéticos da população por meio dos pesos ajustados em diferentes idades (120, 210, 365 e 450 dias), utilizando diferentes descritores ambientais e também comparando modelos com polinômios lineares e cúbicos nas regressões aleatórias. Análises considerando o sexo como efeito fixo foram comparadas com análises de sexos separados. Foram estimados os componentes de (co)variância e avaliados os valores genéticos preditos, por meio das diferenças esperadas na progênie (DEPs). Os resultados mostraram que a forma de cálculo dos descritores ambientais interferiu nos parâmetros genéticos estimados da população analisada, sendo que os modelos com polinômios cúbicos foram capazes de identificar detalhes de heterogeneidade nos ambientes, principalmente nos desfavoráveis, levando a uma hipótese evolutiva e de desenvolvimento, onde o componente genético do peso adulto está relacionado à disponibilidade de forragem. O estudo confirmou a presença de uma interação genótipo-ambiente-sexo-idade importante na característica peso de bovinos Nelore.

## ABSTRACT

PEGOLO, N.T. Genotype by environment interaction and environmental sensitivity in beef cattle. 2009. 115 p. Thesis (Doctoral) – Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto – Departamento de Genética, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brazil.

Genotype by environment interaction (GEI) effect interest is increasing, since animal breeding programs have become geographically ampler. Climatic changes are also expected in the next decades and they challenge the present breeding goals and point out the environmental sensitivity importance. The aim of this work was to analyze GEI effect on Nelore cattle weight using the environmental sensitivity predicted by reaction norm random regression models, including sexual and age effects as additional dimensions in the study. Population genetic parameters were estimated for adjusted weights in different ages (120, 210, 365 and 450 days), using different environmental descriptors and comparing linear and cubic polynomials in the random regressions. Analyses with sex as a fixed effect were compared to those with sex-separated progenies. (Co)variance components were estimated and expected breeding values were evaluated by using expected progeny differences (EPDs). Results showed that changes in environmental descriptor calculation altered population genetic parameter estimates. Cubic polynomial random regression results were able to identify detailed environmental heterogeneity, mainly in unfavorable part of the gradient. It was proposed an evolutionary hypothesis about a relationship between the weight genetic component and food availability. This study confirmed the presence of an important genotype by environment by sex by age interaction for Nelore cattle weight.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b>	Número de dados em análise em cada grupo ambiental (GA) para MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e na última iteração de MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).....	37
<b>Figura 2.</b>	Número de dados em análise em cada grupo ambiental (GA) nas na última iteração das análises de progênies machos (MRAITp-mM, MRAIT3p-mM, MRAIT3g-m) e nas análises de progênies fêmeas (MRAITp-mF, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mF).....	40
<b>Figura 3.</b>	Distribuições dos dados dentro dos grupos ambientais (GA) na última iteração das análises de dados totais (MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365, MRAIT450) e de sexos separados em progênies de machos (MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M, MRAIT450M) e de fêmeas (MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F, MRAIT450F).....	45
<b>Figura 4.</b>	Estimativas de herdabilidade ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) para MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b) .....	50
<b>Figura 5.</b>	Estimativas de variância fenotípica (em kg <sup>2</sup> ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).....	50
<b>Figura 6.</b>	Estimativas de variância genética aditiva (em kg <sup>2</sup> ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em em MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).....	51
<b>Figura 7.</b>	Estimativas de variância residual sem o componente genético (em kg <sup>2</sup> ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em em MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b) .....	51
<b>Figura 8.</b>	Superfícies de correlações genéticas estimadas entre grupos ambientais (GA1 x GA2) para diferentes MRAs (MRAg, MRAp, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m).....	54
<b>Figura 9.</b>	Normas de reação adaptativas (NRAs) de 20 touros (10 maiores DEPs e 10 menores DEPs na análise MU), expressas pela DEP (em kg) e plotadas ao longo do gradiente ambiental (GA) nos diferentes MRAs (MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m).....	55
<b>Figura 10.</b>	Regressões entre as inclinações (S) das NRAs preditas por diferentes modelos lineares (MRAp x MRAg, MRAp-m x MRAp, MRAg-m x MRAg, MRAg-m x MRAp-m, MRAITp-m x MRAp-m e MRAITg-m x MRAp-m), com suas respectivas equações de regressão e coeficientes de determinação R <sup>2</sup> (todas as regressões com p<0,0001).....	57

<b>Figura 11.</b>	Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=0, 1, 2$ e $3$ ) da FC estimados em MRAIT3p-m e MRAIT3g-m, com os respectivos autovalores (AV) .....	59
<b>Figura 12.</b>	Valores de AIC, BIC e Log L dos modelos de estimação utilizados em MU, MRAp-m, MRAITp-m e MRAIT3p-m .....	59
<b>Figura 13.</b>	Estimativas de herdabilidade ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) para MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .....	62
<b>Figura 14.</b>	Estimativas de variância fenotípica (em $kg^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .....	63
<b>Figura 15.</b>	Estimativas de variância genética aditiva (em $kg^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .....	63
<b>Figura 16.</b>	Estimativas de variância residual sem o componente genético (em $kg^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .....	64
<b>Figura 17.</b>	Superfícies de correlações genéticas estimadas entre grupos ambientais (GA1 x GA2) para diferentes MRAs (MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF). A parte em azul das superfícies mostram $r_g$ acima de 0,8, a parte em amarelo $r_g$ entre 0,6 e 0,8 e em vermelho, $r_g$ abaixo de 0,6 .....	65
<b>Figura 18.</b>	Normas de reação adaptativas (NRAs) de 20 touros (10 maiores DEPs e 10 menores DEPs na análise MU), expressas pela DEP (em kg), plotadas ao longo do gradiente ambiental (GA) nos diferentes MRAs (MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF) .....	68
<b>Figura 19.</b>	Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=0, 1, 2$ e $3$ ) da CF estimada em MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF, com o respectivo autovalor (AV) .....	70
<b>Figura 20.</b>	Gráficos tridimensionais das estimativas de variância fenotípica, genética aditiva e residual, e também de herdabilidade ao longo dos eixos de gradiente ambiental (GA) e de idade (em dias) a partir das estimações das análises de regressão aleatória com polinômios lineares totais (AT) e de sexo separado (progênies Machos e Fêmeas – APM e APF) .....	76
<b>Figura 21.</b>	Gráficos tridimensionais das estimativas de variância fenotípica, genética aditiva e residual, e também de herdabilidade ao longo dos eixos de gradiente ambiental (GA) e de idade (em dias) a partir das estimações das análises de regressão aleatória com polinômios cúbicos de sexo separado (progênies Machos e Fêmeas – APM e APF) .....	78

- Figura 22.** Correlações genéticas entre grupos ambientais GA (Grupo Ambiental 1 x Grupo Ambiental 2) em análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênie machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênie fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F). Áreas vermelhas correspondem a valores de correlação abaixo de 0,6, áreas amarelas a valores entre 0,6 e 0,8 e azuis a valores acima de 0,8..... 79
- Figura 23.** Correlações genéticas entre grupos ambientais GA (Grupo Ambiental 1 x Grupo Ambiental 2) em análises cúbicas de progênie machos (APM3: MRAIT120M3, MRAIT210M3, MRAIT365M3 e MRAIT450M3) e análises cúbicas de progênie fêmeas (APF3: MRAIT120F3, MRAIT210F3, MRAIT365F3 e MRAIT450F3). Áreas vermelhas correspondem a valores de correlação abaixo de 0,6, áreas amarelas a valores entre 0,6 e 0,8 e azuis a valores acima de 0,8 ..... 80
- Figure 24.** Tendência genética da inclinação predita da norma de reação (IPRN) em análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênie machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênie fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), considerando as médias ponderadas pelo número de progênie do touro no ano do nascimento destas ..... 85
- Figura 25.** Evolução do autovalor dos coeficientes de intercepto ( $m=0$ ) e de inclinação ( $m=1$ ) da CF estimada pelos modelos em diferentes idades (120, 210, 365 e 450 dias) com progênie machos e fêmeas ..... 86
- Figura 26.** Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=1, 2, 3$  e  $4$ ) da CF estimada em análises de progênie machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênie fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), com o respectivo autovalor (AV) ..... 87

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b>	Descrição da distribuição dos dados de P450: média, em kg, desvio-padrão, em kg <sup>2</sup> , valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados entre parênteses), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m .....	36
<b>Tabela 2.</b>	Descrição da distribuição dos dados de P450: média, em kg, desvio-padrão, em kg <sup>2</sup> , valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados entre parênteses), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM, MRAIT3g-mF .....	40
<b>Tabela 3.</b>	Descrição da distribuição dos dados de peso: média, em kg, desvio-padrão, em kg <sup>2</sup> , valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados entre parênteses – pd*), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAIT120T, MRAIT120M, MRAIT120F, MRAIT210T, MRAIT210M, MRAIT210F, MRAIT365T, MRAIT365M, MRAIT365F, MRAIT450T, MRAIT450M e MRAIT450F. As análises com polinômios cúbicos usaram as bases de dados correspondentes .....	44
<b>Tabela 4.</b>	Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (UM, MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro .....	48
<b>Tabela 5.</b>	Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e outros modelos em pontos específicos do gradiente ambiental (GA = -15, 0 e +15 para MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m e EG = -20, 0 e +20 para MRAITp-m e MRAITg-m) e respectivas inclinações preditas das NRs (IPNR). Somente touros com pesos de progênie utilizados na análise foram considerados. (p<0,0001 para todas as regressões).....	56
<b>Tabela 6.</b>	Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAIT3p-m e MRAIT3g-m em pontos específicos do gradiente ambiental (GA=-20, -10, 0, +10 e +20). Somente touros com pesos de progênies utilizados na análise foram considerados. (p<0.0001 para todas as regressões) .....	56
<b>Tabela 7.</b>	Autovalores considerando os coeficientes (quando m=0, 1, 2 e 3) da funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT3p-m e MRAIT3g-m e coeficientes das eigenfunções correspondentes .....	58

<b>Tabela 8.</b>	Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (MU, MUM, MUF, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF. Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro.....	61
<b>Tabela 9.</b>	Coefficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAITp-mM e MRAITp-mF em pontos específicos do gradiente ambiental (GA = -20, 0 e +20) e respectivas inclinações preditas da NRA (IPNR). Somente touros com pesos de progênie utilizados na análise foram considerados. (p<0,0001 para todas as correlações).....	67
<b>Tabela 10.</b>	Coefficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF em pontos específicos do gradiente ambiental (GA=-20, -10, 0, +10 e +20). Somente touros com pesos de progênie utilizados na análise foram considerados. (p<0.0001 para todas as correlações).....	67
<b>Tabela 11.</b>	Coefficientes de correlação entre DEPs estimadas em GA=-20, GA=0 e GA=+20, nas análises de MRAITp-mM e MRAITp-mF. Em negrito foram destacados os valores de correlação abaixo de 0,50 .....	67
<b>Tabela 12.</b>	Coefficientes de correlação entre DEPs estimadas em GA=-20, GA=0 e GA=+20, nas análises de MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF. Em negrito foram destacados os valores de correlação abaixo de 0,50 .....	69
<b>Tabela 13.</b>	Autovalores considerando os coeficientes (quando m=0, 1, 2 e 3) das funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF, com os coeficientes das autofunções correspondentes .....	70
<b>Tabela 14.</b>	Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N) e inclinação (S) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, com as correlações entre parênteses) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T, MRAIT450T, MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M, MRAIT450M, MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F, MRAIT450F). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro .....	72
<b>Tabela 15.</b>	Estimativas dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises com polinômios cúbicos (MRAIT120M3, MRAIT120F3, MRAIT210M3, MRAIT210F3, MRAIT365M3, MRAIT365F3, MRAIT450M3 e MRAIT450F3). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro .....	73

- Tabela 16.** Coeficientes de correlação ( $r_{DEP}$ ) entre DEPs nas análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênes machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênes fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), no ambiente extremo negativo (GA = -20), intermediário (GA = 0) e extremo positivo (GA = +20) ( $p < 0.001$ )..... 81
- Tabela 17.** Coeficientes de correlação ( $r_{EPD}$ ) entre DEPs em diferentes idades nas análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênes machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênes fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), no ambiente extremo negativo (GA = -20) e positivo (GA = +20). ( $p < 0.001$ ) ..... 82
- Tabela 18.** Coeficientes de correlação entre inclinações preditas das normas de reação ( $r_{IPNR}$ ) nas análises em diferentes idades, considerando dados totais (T), dados de progênes machos (M) e de progênes fêmeas (F) ( $p < 0,001$ ) ..... 83
- Tabela 19.** Coeficientes de correlação ( $r_{IPNR \times DEP}$ ) entre inclinações preditas das normas de reação (IPNR) e as diferenças esperadas na progênie (DEP) em diferentes ambientes (GA = -20, GA = 0 e GA = +20) nas análises totais (AT), de progênes de machos (APM) e de progênes de fêmeas (APF) nas respectivas idades (120, 210, 365 e 450 dias). ( $p < 0.01$ , exceto em \*) ..... 84
- Tabela 20.** Autovalores considerando os coeficientes (quando  $m=0$  e  $m=1$ ) das funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT120, MRAIT210, MRAIT365 e MRAIT450 em AT, APM e APF, com os coeficientes das autofunções correspondentes ..... 86

# SUMÁRIO

<b>I. Introdução .....</b>	<b>16</b>
a. Interação genótipo-ambiente.....	17
b. Modelos de norma de reação .....	20
c. Efeito do fator sexo nas avaliações genéticas .....	25
d. Efeito do fator idade na sensibilidade ambiental .....	29
<b>II. OBJETIVOS .....</b>	<b>32</b>
<b>III. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>34</b>
a. Estudo dos descritores ambientais e da ordem dos polinômios .....	34
b. Estudo do efeito de sexo .....	39
c. Estudo do efeito da idade .....	42
<b>IV. RESULTADOS.....</b>	<b>47</b>
a. Análise dos descritores ambientais e da ordem dos polinômios .....	47
b. Estudo do efeito de sexo .....	60
c. Estudo do efeito de idade .....	71
<b>V. DISCUSSÃO .....</b>	<b>89</b>
a. Dos descritores ambientais e da ordem dos modelos.....	89
b. Do conflito sexual .....	91
c. Do desenvolvimento .....	93
<b>VI. CONCLUSÕES .....</b>	<b>98</b>
<b>VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>100</b>
<b>ANEXO.....</b>	<b>109</b>

## ***I. INTRODUÇÃO***

---

## I. Introdução

A interação genótipo-ambiente (IGA) ocorre quando genótipos respondem diferentemente às mudanças no ambiente. O interesse pelos efeitos da IGA tem sido crescente, na medida em que os programas de melhoramento genético tendem a ter uma abrangência geograficamente mais ampla e mesmo internacional. Também são esperadas mudanças climáticas que alterarão os ambientes de produção num intervalo de tempo inferior ao que os objetivos de seleção podem ser alcançados, como mostrado pelo Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC, 2007), reforçando a importância da sensibilidade dos genótipos às variações do ambiente. Além disso, o desenvolvimento das técnicas de genética molecular tem revelado aspectos impressionantes da epigenética e interações não só entre diferentes loci gênicos, mas também entre esses genes e o ambiente, sendo necessária a revisão de vários conceitos genéticos. Tais descobertas sugerem que os modelos tradicionais da genética quantitativa podem estar subestimando a IGA e que novos modelos mais precisos são necessários para estas análises.

O progresso na metodologia estatística tem produzido diferentes modelos e a regressão aleatória tem se mostrado uma ferramenta eficaz nas análises de dados longitudinais. Esta abordagem permite estimar parâmetros genéticos de dados estocásticos repetidos acompanhando uma variável longitudinal. Mais recentemente, a regressão aleatória tem sido aplicada nas análises de variáveis ambientais, usando o conceito de norma de reação (NR), considerando o conjunto de fenótipos que podem ser produzidos por um genótipo exposto a diferentes condições ambientais. Trabalhos descrevendo o uso de normas de reação têm se tornado mais frequentes nos últimos anos. Nesses estudos, a variável ambiental é considerada contínua e pode ser definida pelo próprio conjunto dos dados, evitando assim definições artificiais como os limites geopolíticos. Os parâmetros genéticos estimados em função de um gradiente ambiental permitem que a IGA seja identificada mais precisamente, baseando-se nas correlações entre diferentes pontos do eixo ambiental ou pelo não-paralelismo nas predições das NRs adaptativas.

Um questionamento recorrente no melhoramento animal refere-se ao efeito do sexo dos animais na análise de características comuns. Alguns estudos mostram a possibilidade de ajuste num modelo univariado, enquanto outros trabalhos indicam a necessidade de tratar o peso de machos e fêmeas como duas características diferentes. Sabe-se que os objetivos de

seleção para as diferentes categorias animais dentro de uma fazenda são independentes, quando não antagônicos, visto as diferentes funções exercidas por essas categorias. Tal divergência nos objetivos de seleção pode ser maior ou menor dependendo do ambiente considerado, ressaltando a importância da IGA e sugerindo o estudo da sensibilidade ambiental como um fator importante a ser considerado na comparação das características de crescimento entre os sexos.

Nos estudos das normas de reação, as características de crescimento em bovinos de corte, geralmente expressas pelo peso, precisam ser definidas no vetor tempo, visto que diferentes idades podem apresentar expressão gênica diferenciada. A idade interfere na exposição do animal às variações ambientais. Espera-se que durante a fase de pré-desmama os animais sejam menos expostos às variações ambientais, visto o efeito dos cuidados maternos, principalmente da amamentação. Além disso, as mudanças genéticas associadas à variação na cronometragem da expressão de um caráter do fenótipo (heterocronia) podem ser afetadas pelo ambiente ou pela seleção.

Visando dar subsídios para os temas abordados, segue a revisão da literatura considerando os estudos sobre: **a.** interação genótipo-ambiente de uma forma geral ; **b.** modelos de norma de reação; **c.** efeitos do sexo associados à variação ambiental; **d.** efeito da idade na sensibilidade ambiental.

### **a. Interação genótipo-ambiente**

Um debate científico originou-se da tentativa de separar a variação em uma determinada característica como advinda da variabilidade genética ou da exposição ao ambiente de desenvolvimento, numa distinção entre fatores genéticos e ambientais. A expressão “nature versus nurture” (natureza versus criação) foi amplamente usada no debate estabelecido para identificar a influência da genética e do ambiente na determinação do fenótipo dos indivíduos. Atualmente, a idéia de uma interação entre esses fatores parece ser consenso entre os pesquisadores, mas a própria definição dessa interação no melhoramento genético sofreu influência do contexto histórico, sendo que a ênfase dada à IGA foi diferenciada nos diferentes períodos.

O trabalho de HAMMOND (1947) colocava a necessidade de se criar animais em ambientes ótimos visando maximizar o progresso por meio de seleção, o que mostrava uma

menor ênfase à questão da IGA. Essa posição determinística havia predominado nos estudos realizados durante a Segunda Guerra Mundial (LEWONTIN, 1998). Após a queda do nazismo, as idéias de determinismo genético adotadas por esse regime foram perdendo importância, sendo redirecionados os estudos, colocando o ambiente como fator preponderante. O trabalho de FALCONER (1952) mostrou que o conjunto de genes responsáveis pela expressão de determinada característica poderia variar dependendo do ambiente. Nesse estudo, as características selecionadas em ambientes diferentes foram definidas como características diferentes e estabeleceu-se que a correlação genética entre elas poderia ser uma medida da importância da IGA. ROBERTSON (1959) sugeriu que valores de correlação genética abaixo de 0,80 indicariam que o ranking dos animais teria sido alterado, apontando para a necessidade de cuidados na avaliação genética nessas condições. Sugeriu, assim, que as análises deveriam ser realizadas de forma separada nas regiões onde os efeitos da IGA fossem importantes.

As definições para a IGA evoluíram conforme a metodologia de estudo desse fator. No trabalho de BOWMAN (1981), definiu-se IGA como sendo a mudança de desempenho relativo de um caráter de dois ou mais genótipos medidos em dois ou mais ambientes. Para REIS e LÔBO (1991), a existência de interação genótipo-ambiente está relacionada à presença de variações nas diferenças fenotípicas entre genótipos de ambiente para ambiente, ou seja, quando alguns genótipos são superiores em alguns ambientes e outros genótipos são superiores em outros ambientes. Estas definições refletem a forma de estudo comparando ambientes considerados diferentes como dois conjuntos diferentes correlacionados, sendo a correlação entre elas a medida da importância da IGA.

Com o surgimento de novos modelos de estudo, a definição de IGA também foi remodelada. KOLMODIN et al. (2002) colocam que a IGA ocorre quando genótipos respondem diferentemente às mudanças no ambiente. Observa-se aqui a ausência da idéia de ambientes estanques pré-definidos, passando então a definição dos ambientes a uma função de fatores que se alteram num gradiente contínuo.

Finalmente, WEST-EBERHARDT (2003) descreve a IGA como sendo o resultado de uma análise quantitativa das causas da variação fenotípica em uma população, quando diferentes genótipos em diferentes ambientes contribuem com diferentes efeitos para a variação fenotípica. A autora reforça a idéia de que a interação é indireta, através dos efeitos de ambos os fatores num fenótipo pré-existente. Evita, assim, uma má interpretação do termo interação “genótipo-ambiente”, de que os genes interagem diretamente com o ambiente, levando a metáforas errôneas na explicação do desenvolvimento dos organismos.

Os estudos para a determinação da significância da IGA no melhoramento animal são numerosos, e sempre baseados na premissa colocada por BARRÍA (1978), de que se pode esperar retardamento da resposta à seleção quando as interações genótipo-ambiente são de tal magnitude que o posto dos genótipos muda segundo as modificações ambientais. A existência de condicionantes para a importância da IGA gerou diversas classificações, que foram compiladas por REIS e LÔBO (1991) segundo os respectivos autores: Haldane (1946), McBride (1958), Dunlop (1962) e Pani (1971). A principal divisão considerada e ainda bastante utilizada é a subdivisão da IGA de escala e de ranking. A primeira considera que a alteração do ambiente gerou uma alteração na grandeza da variação genética, sem alteração de ranking (refletindo heteroscedasticidade entre os ambientes) e a segunda, que ocorre alteração do ranking dos animais.

Considerando os estudos feitos em bovinos de corte, a literatura é bastante extensa. Uma revisão apresentada no trabalho de PEGOLO (2005) citou estudos com a definição de ambiente discreto tradicional, em análises multivariadas, dentre eles, Bertrand et al. (1985), Alencar (1985), Bolton et al. (1987), Nobre et al. (1988) e Nobre et al. (1992), Brown et al. (1993), Souza et al. (1997), Ferreira et al. (2000), Mascioli et al. (2000), De Mattos et al. (2000), Johnston et al. (2003) e Simonelli et al. (2004).

É interessante notar que os trabalhos mais recentes realizados com maior número de observações e mantendo o conceito de ambientes discretos apresentaram IGA pouco significativa, o que poderia ser uma indicação de que o acréscimo de dados às análises seria uma solução para a questão, mostrando uma menor significância da IGA quando em análises mais acuradas. Mas é preciso cuidado nesta consideração, visto que nestes os ambientes definidos são mais amplos, levando também a uma maior variação dentro do ambiente definido do que entre os ambientes, deixando a maior parte da IGA como variância residual. Ao se incrementar a acurácia da análise, pode haver a perda de precisão, gerando um viés extremamente importante.

A presença de IGA se torna provável quando se verificam variações na morfologia animal associadas à adaptação ao ambiente original (habitat) das espécies. Estudos sobre a ecologia de ungulados nas savanas tropicais mostraram uma relação entre a qualidade de forragem disponível e o tamanho à idade adulta das espécies estudadas (BELL, 1971; JARMAN, 1974; HOFFMAN, 1989). As variações sazonais na qualidade da pastagem interferiram no comportamento de migração, no tamanho e das relações sociais dos rebanhos, sendo a morfologia de cada espécie afetada pela combinação desses fatores. Verificou-se que o tamanho corporal adulto dos ruminantes está positivamente correlacionado com a adaptação

a forragens com maior teor de parede celular (gramíneas), sendo essa relação conhecida como princípio de Jarman-Bell. DEMMENT e VAN SOEST (1985) explicaram tal relação considerando a digestão da fibra em diferentes tipos de ruminantes. Observaram que o tamanho do rúmen (diretamente proporcional ao tamanho corporal) afeta a eficiência da digestão de alimentos fibrosos e assim, o balanço energético em diferentes condições das pastagens. Relação semelhante entre tamanho corporal e qualidade da forragem, verificada nas análises inter-específicas, é esperada em análises intra-específicas,. Porém, poucos trabalhos foram apresentados nessa condição, sendo um deles o de PEREZ-BARBERIA (2008), estudando a relação entre o peso de carneiros de Soey e a qualidade do alimento.

ZWALD et al. (2003) estudaram os fatores que podem gerar IGA entre rebanhos de bovinos leiteiros da raça Holandesa comparando vários países, e chegaram à conclusão que temperatura, tamanho de rebanho, valor genético médio dos touros utilizados, porcentagem de genética americana, produção de pico, razão gordura:proteína no leite e desvio-padrão da produção de leite são fatores geradores de IGA. Deve ser ressaltada a possibilidade de correlações entre esses fatores, sendo que os autores alertam sobre a importância da IGA dentro de cada país, visto que há heterogeneidade devido às diferenças de sistemas de produção.

As implicações da presença de IGA na seleção de características de interesse econômico foram analisadas por MULDER e BIJMA (2005) utilizando dados simulados e mostrando a grande importância da identificação de sua significância. A necessidade de determinar ambientes de forma discreta seria uma limitação aos estudos de IGA utilizando os modelos de termo de interação e de análise multivariada. Neste ponto, o surgimento dos modelos de regressão aleatória e de normas de reação abre um novo horizonte para a avaliação da importância da IGA (STRANDBERG, 2006).

## **b. Modelos de norma de reação**

O termo norma de reação foi citado pela primeira vez em 1909 por Richard Woltereck, estudando microorganismos em lagos da Alemanha (SARKAR, 1999). O termo foi novamente utilizado por SCHMALHAUSEN (1949), que definiu norma de reação (NR) como a gama de fenótipos produzidos por um genótipo nos diversos ambientes. Este trabalho se revelou como uma das obras importantes no estudo da evolução das populações, porém foi

praticamente ignorado pelos pesquisadores da área de melhoramento genético animal até 1990, visto ser um trabalho com base evolutiva e de adaptação, não diretamente colocado como literatura zootécnica. Mas as idéias aí presentes sobre a Teoria da Seleção Estabilizadora, a plasticidade e a canalização foram a base de uma revolução na biologia evolutiva no final do século 20. Entre esses estudos, encontram-se os trabalhos de VIA e LANDE (1984), VIA et al. (1995), PIGLIUCCI (1996), SCHLICHTING e PIGLIUCCI (1998) e KINGSOLVER et al. (2003), reavaliando a importância do conceito de norma de reação e da IGA na evolução.

Do ponto de vista da genética quantitativa, um primeiro esboço da importância das normas de reação foi apresentado por LEWONTIN (1974) que, instigado pela discussão racial em características humanas, mostrou como a ignorância em relação às NRs pode gerar uma imagem completamente errônea das relações causais entre genótipo, ambiente e fenótipo expressas pela herdabilidade. Ele destacou a importância da sensibilidade ambiental – a inclinação da NR –, e da conexão entre a gama de ambientes e a distribuição da população no entendimento dos componentes da análise de variância. A idéia foi ampliada pelo mesmo autor (LEWONTIN, 1998) generalizando a importância da IGA na expressão do fenótipo. FALCONER (1990) apresentou um estudo sobre a IGA considerada do ponto de vista das NRs. Modelos estatísticos de seleção utilizando normas de reação definidas com valores genéticos foram apresentados por DE JONG e BIJMA (2002), tendo sido já previstas e denominadas por SARKAR (1999) como adaptativas. Nestes modelos, a presença de IGA indica a possibilidade de se selecionar para a sensibilidade dos genótipos às diferenças ambientais. Estes autores discutem a metodologia para quantificar a plasticidade fenotípica (também denominada de sensibilidade ambiental), como uma característica quantitativa para a formulação de objetivos de seleção.

Para se descrever os modelos de norma de reação atualmente tem sido utilizada a metodologia denominada regressão aleatória. Uma revisão bastante completa sobre a metodologia de regressão aleatória foi realizada por MEYER e KIRKPATRICK (2005), denominando-a de estudo de características com formato de curvas.

O uso de modelos de RA baseados numa variável de controle definida por um fator ambiental foi citado por KIRKPATRICK e HECKMAN (1989), sendo relacionado por DE JONG E BIJMA (2002) como um dos modelos de análise de IGA. Mas os primeiros trabalhos com dados de campo surgiram a partir do trabalho de KOLMODIN et al. (2002), com características de produção e de fertilidade em bovinos leiteiros de raças Nórdicas. Foram preditas as NRs lineares em modelos de RA de touro com dados de produção de proteína e

período de serviço na primeira lactação. Foi identificada pequena IGA, com alguma mudança de ranking entre ambientes extremos, havendo alguma diferenciação nas inclinações das normas de reação.

CALUS et al. (2002) estudou a presença de IGA na produção proteínica do leite em gado holandês em três diferentes modelos (termo de interação, análise multivariada em grupo de ambientes e normas de reação), sendo que a IGA apresentou-se mais intensa no modelo multivariado, e a inclinação das normas de reação mostrou variância não significativa quando corrigida para a heteroscedasticidade. CALUS e VEERKAMP (2003) analisaram a combinação de diferentes características em rebanho de leite (produção de leite, proteína e de gordura e a porcentagem de proteína e gordura) e 12 diferentes descritores ambientais, sendo que os resultados mostraram correlações entre ambientes sempre maiores que 0,99, embora havendo heterogeneidade de variância genética considerável, porém gerando variação limitada na herdabilidade. O efeito de escala foi significativo no índice econômico considerado, mas a sensibilidade ambiental nas produções de leite, de proteína e de gordura foi de mesma magnitude, não havendo grande mudança na ordem de classificação dos touros.

KOLMODIN et al. (2003) analisou o efeito da seleção na sensibilidade ambiental utilizando modelos de norma de reação, encontrando resultados que indicam que a seleção e a melhora dos ambientes de criação aumentam a sensibilidade ambiental dos rebanhos. FIKSE et al. (2003a), trabalhando com dados de gado leiteiro Guernsey nos Estados Unidos, África do Sul, Austrália e Canadá, avaliaram diferentes modelos para identificação da IGA na produção. Foram utilizados cinco modelos de caráter simples entre países com variância heterogênea, um modelo multivariado entre países, um modelo multivariado com clusters entre países e um modelo de norma de reação. O trabalho observou grande heterogeneidade de variância entre países, sendo que os modelos de melhor ajuste foram os de caráter simples entre países com variância heterogênea e de múltiplo caráter, lembrando que o modelo de norma de reação não considerou variâncias heterogêneas, o que o próprio autor considerou interferir no ajuste do modelo. Outro estudo dos mesmos autores (FIKSE et al., 2003b), considerando os mesmos rebanhos, analisou 15 descritores ambientais em modelos de norma de reação para a produção de leite. Os descritores que mostraram IGA significativa foram: tamanho de rebanho, desvio-padrão da produção de leite dentro do rebanho, produção de pico, persistência, dias para o pico de produção, padrão de parição, idade à primeira cria, razão de maturidade e pluviosidade anual. Correlações entre ambientes extremos foram menores que 0,91 quando os descritores ambientais foram produção de pico, desvio-padrão da produção e pluviosidade anual, sendo consideradas pelo autor suficientemente baixas para indicar

mudanças na ordem de classificação dos touros. KOLMODIN et al.(2004) também analisaram diferentes descritores ambientais como variáveis de controle em modelos de norma de reação. Foram utilizados dados de localização geográfica, tamanho do rebanho, níveis de produção de proteína de dias de serviço pelos rebanhos, pluviosidade, temperatura média no verão, temperatura média em janeiro e radiação média no verão. Resultados com correlações altas entre ambientes extremos foram encontrados ( $>0,94$ ), com uma maior indicação de IGA de escala considerando-se variáveis correlacionadas (médias de rebanhos das características analisadas).

CALUS et al. (2004) estudaram, por meio de simulação, os efeitos da estrutura dos dados na estimação de FC para descrever IGA com modelos de norma de reação. Eles concluíram que composições genéticas fora da média (grupos ambientais compostos por animais de valores genéticos cuja média foi tendenciosa) e baixa conectividade genética tiveram um grande impacto na estimação dos componentes de variância na FC, resultando em correlações pobres entre efeitos de touro simulados e preditos e entre efeitos de rebanho simulados e o descritor ambiental calculado. As maiores divergências ocorreram nas correlações genéticas entre diferentes ambientes, que apresentaram valores estimados acima do valor real pré-definido na simulação. A melhor solução encontrada foi o uso da FC combinada a um grande número de animais por rebanho. Um método de estimação iterativa procurou diminuir a correlação entre as variáveis, mas não excluiu a necessidade de grande número de dados.

POLLOTT e GREEFF (2004) estudaram IGA para a característica de contagem de ovos nas fezes e características produtivas importantes em carneiros Merino na Austrália por meio de normas de reação lineares e quadráticas ao longo de um gradiente ambiental definido pela média dos rebanhos. Os resultados mostraram que a herdabilidade variou pouco ao longo do gradiente ambiental, com exceções para a contagem de ovos fecais, peso corpóreo e peso do velo sujo e limpo, que tiveram uma herdabilidade maior no final inferior do gradiente ambiental.

Uma nova metodologia de estimação dos valores ambientais no modelo de normas de reação foi apresentado por SU et al. (2006), inferindo-os simultaneamente com outros parâmetros dos modelos através da implementação de técnicas Bayesianas com cadeias de Markov (Monte Carlo). As propriedades do método foram testadas num estudo de simulação, onde os resultados mostraram que os parâmetros de interesse estimados foram coerentes com os valores verdadeiros. De outra forma, o uso de médias fenotípicas simples como indicadoras dos valores ambientais resultou em inferências mais pobres (correlações genéticas com

valores superestimados para os coeficientes de nível e subestimados para o coeficiente de inclinação). Com as médias fenotípicas, a correlação entre as médias de rebanho-ano e os efeitos verdadeiros de rebanho-ano foi de 0,901, enquanto que pelo método proposto foi de 0,970. SHARIATI et al. (2007) estudaram a produção de leite, de proteína e de gordura na primeira lactação de bovinos da raça Holandesa na Dinamarca, utilizando o mesmo modelo de estimação de parâmetros concomitante ao dos valores ambientais. A distribuição posterior da variância genética do coeficiente de inclinação foi marcadamente diferenciado de zero para todas as características estudadas, indicando presença de IGA, correlação genética menor que 0,93 entre ambientes afastados de -1 e 1 desvios-padrão da média. Porém, não foi encontrada mudança de ranking importante nos valores genéticos preditos, indicando uma IGA de escala.

Uma nova linha de pesquisa foi apresentada por WU et al. (2007) e LILLEHAMMER et al. (2007), associando locos de características quantitativas (QTLs) e modelos de norma de reação. Tais trabalhos procuraram apresentar metodologias que permitam testar como uma QTL afeta as normas de reação ou, inversamente, como as variações nas normas de reação são explicadas por diferentes QTLs.

Observou-se na revisão bibliográfica que trabalhos direcionados a características de bovinos de corte são menos comuns, sendo que o Brasil apresenta as primeiras publicações.

Estudos com as primeiras normas de reação para peso aos 450 dias (P450) de bovinos Nelore foram apresentados por PEGOLO (2005) e PEGOLO et al. (2006), encontrando resultados indicando IGA bastante importante entre ambientes extremos. A análise foi ampliada e diferentes métodos de cálculo de descritores ambientais foram comparados para a mesma característica por PEGOLO et al. (2009), indicando importante IGA de escala e de ranking para P450 entre os rebanhos de bovinos Nelore brasileiros em todos os casos analisados. Os modelos utilizaram gradientes ambientais calculados com base nas médias de rebanho-ano, em médias de grupos contemporâneos e também modelos iterativos para variáveis ambientais de peso aos 450 dias e de ganho de peso entre 365 e 450 dias. Uma dissertação de mestrado foi apresentada por MARICLE (2008) estudando os pesos ao nascimento, à desmama e ao ano de bovinos Angus nos Estados Unidos. O estudo comparou o modelo de normas de reação com os modelos anteriores e foi observado mudança no ranking de touros, com covariâncias negativas entre o coeficiente de nível (intercepto) e de inclinação. Tais covariâncias negativas divergem dos resultados de estudos anteriores (KOLMODIN et al., 2003) e indicam que a seleção para aumento no peso médio pode trazer como consequência uma diminuição no valor da inclinação das normas de reação do rebanho

analisado (dados da Associação Americana de Angus). É importante notar que foi considerada variância residual homogênea na análise.

No Brasil, os trabalhos apresentados no VII Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal por CARDOSO et al. (2008) e CARDOSO e OLIVEIRA (2008) mostraram resultados com modelos de normas de reação em ganho pós-desmama nas raças Hereford e Brangus-Ibagé, respectivamente, utilizando modelos hierárquicos bayesianos. Os resultados de ambos os trabalhos mostraram uma elevação da herdabilidade ao longo do gradiente ambiental.

CORRÊA et al. (2009) estudaram a interação genótipo-ambiente no ganho pós-desmama em dados de bovinos de corte da raça Devon via modelos de norma de reação. Encontraram correlações genéticas negativas entre ambientes opostos extremos, com variância genética e herdabilidade crescentes e correlação positiva entre a variância do intercepto e da inclinação. O modelo com variância residual homogênea apresentou o melhor ajuste.

### **c. Efeito do fator sexo nas avaliações genéticas**

O sexo é normalmente considerado como um fator fixo nas avaliações genéticas tradicionais. VAN VLECK e CUNDIFF (1998) concluíram em seu trabalho que não seria necessário considerar os pesos de machos e fêmeas como características separadas no cálculo dos fatores de ajuste entre raças nos modelos por eles avaliados (sem considerar NRs).

Porém, vários trabalhos têm mostrado que o sexo, considerado como efeito fixo, pode ser uma fonte de viés. Seguem estudos que apresentaram tais resultados.

RODRIGUEZ-ALMEIDA et al. (1995) estudaram a característica peso aos 200 e aos 300 dias de idade de bovinos de corte e seus resultados indicaram que a pressuposição de variância fenotípica igual nos diferentes sexos não é apropriada nas análises genéticas.

Em estudos realizados com carneiros, a questão da heterogeneidade de variância entre os sexos também foi apontada por OLESEN et al. (1995) e também por YAZDI et al. (1998).

Outros trabalhos sugerem ainda que machos e fêmeas devem ser avaliados em análises separadas. LEE e POLLAK (1997) estudaram dados de bovinos Simental com análises realizadas com dados separados de machos e fêmeas. A heterogeneidade de variância entre os sexos foi explicitada, mas os autores concluíram que a análise dos dados em um dos sexos não

considera a seleção feita no outro sexo, sendo necessário, além do uso de modelos com variâncias heterogêneas, o que já é realizado, também o uso de análises multivariadas para os sexos.

No estudo de STALHAMMAR e PHILIPSSON (1997), as correlações genéticas entre efeitos diretos em machos e fêmeas encontradas para características peso à desmama e peso pós desmama em bovinos de corte de raças suecas variaram entre 0,4 e 1,0. Os autores sugeriram que se aplique um sistema de avaliação multivariada uniforme, com parâmetros específicos para diferentes raças e sexos.

No trabalho de NASHOLM (2003), concluiu-se que a heterogeneidade observada na variância devida ao sexo poderia ser contabilizada nas avaliações genéticas tratando-se o peso aos 4 meses como diferentes caracteres se em machos ou em fêmeas.

Quando o vetor ambiental é incluído em modelos de avaliação genética, um novo fator emerge com provável significância, visto que os sistemas hormonais que regulam a expressão de características sexuais são altamente sensíveis às variações genéticas e ambientais (WEST-EBERHARDT, 2003). Em ambientes heterogêneos, vieses podem ser acentuados por uma seleção sexualmente antagônica. FOERSTER et al. (2007) encontraram variação sexualmente antagônica para aptidão (será usado este termo para a tradução de “fitness”, conforme foi traduzido para o português do trabalho de LEWONTIN (1998), por José Viegas Filho e Charbel Niño El-Hani.). O estudo trabalhou com dados de veado vermelho de uma ilha na Escócia. Os autores partem do princípio de que a teoria evolutiva prediz a diminuição da variação genética em populações naturais como resultado dos efeitos da seleção. Entretanto, a variação genética é abundante em muitas características que estão sob seleção direcional ou estabilizante. A razão deste paradoxo é ainda desconhecida. O balanço entre mutação e seleção é uma explicação normalmente insuficiente. Assim, uma possível explicação pode estar associada à seleção sexualmente antagônica. Porém tal fator tem sido pouco estudado. Os autores mostraram que os machos com alta aptidão produzem, em média, fêmeas com baixa aptidão. Isto, devido à correlação genética negativa entre as estimativas de aptidão em machos e fêmeas. Em particular, mostraram que a seleção favoreceu machos que possuem baixos valores genéticos para aptidão de fêmeas.

Segundo BROMMER et al. (2007), estudos sobre a correlação genética entre sexos são ainda escassos, mas os resultados obtidos para uma espécie de ave (*Ficedula albicollis*) mostraram valores negativos entre sexos. Os autores afirmam que o potencial de seleção sexual indireta é anulado pelos efeitos da aptidão antagônica nesta população natural. Sugere-

se que tal conflito simultaneamente restrinja e mantenha a seleção sexual, dependendo da variância genética aditiva sexualmente específica da aptidão ao longo do período de vida.

Voltando aos trabalhos evolutivos, uma primeira explicação coerente para o dimorfismo sexual foi elaborada por DARWIN (1871) no seu trabalho “Descent of Man”, a teoria da seleção sexual, associando o aparecimento de características sexuais secundárias a uma competição intra-sexo por oportunidades de acasalamento ou por atrair o parceiro do sexo oposto. Os fatores mais comumente citados como relacionados ao dimorfismo sexual são 1) o sistema de definição sexual (espécies com machos homo ou heterogaméticos, como as aves e os mamíferos, respectivamente); 2) o investimento na reprodução, ou seja, na produção de gametas e no cuidado à prole; 3) a conseqüente razão entre machos e fêmeas (populações políginas ou poliândricas, isto é, se machos ou fêmeas polígamo(a)s, respectivamente); 4) a geração de um possível conflito sexual com objetivos de seleção diferenciados. As referências na literatura são diversas (CHAPMAN, 2006; CHAPMAN et al. 2003; CHIPPINDALE e RICE, 2001; CHIPPINDALE et al.,2001; CLUTTON-BROCK, 2007; GIBSON et al. 2002; HOLLAND e RICE, 1996;.KIRKPATRICK, 1985; KIRKPATRICK e BARTON, 1997; EBERHARD e CORDERO, 2003; MARTIN e HOSKEN, 2004, dentre outros). Considerando alguns desses trabalhos de forma mais específica, observa-se que CHIPPINDALE et al. (2001) afirmam que devido às diferentes pressões seletivas, machos e fêmeas podem ser selecionados para diferentes fenótipos ótimos. Segundo estes autores, os conflitos entre os sexos surgem quando características homólogas são selecionadas em diferentes direções. A evolução do dimorfismo sexual pela expressão limitada ao sexo alivia esse problema, mas como a grande maioria dos genes não são limitados dessa forma, o potencial para um conflito substancial continua. O estudo, feito em *Drosophila melanogaster* mostrou que houve variação sexualmente antagônica para características aptidão (“fitness”), sendo que a seleção gênero-específica num loco expresso em ambos os sexos pode ser um fator importante para a manutenção de altos níveis de variação genética na espécie. É importante notar que tal conflito só foi efetivo depois da maturação sexual, sendo que as correlações intersexuais encontradas para a característica foram respectivamente de +0,49 e -0,30, em juvenis e na fase adulta. A idéia de que “bons genes” podem ser “sexualmente específicos” indica que fêmeas acasaladas pelos melhores machos produzirão uma progênie na melhor hipótese somente intermediária. Os resultados mostraram que o conflito intersexual ao longo do desenvolvimento pode ter ampla aplicação no fenômeno mais geral do conflito intragenômico. Num trabalho seguinte, CHIPPINDALE e RICE(2001) estudaram o efeito do cromossomo Y na característica adaptação de *Drosophila* e concluíram que, ao contrário do

que se tinha como hipótese nula, esse cromossomo tem efeito importante sobre a característica, sendo que é o responsável por grande porção da variação. A grande variação epistática observada em Y reduziu substancialmente a variação herdável entre os machos. Do ponto de vista da escala macroevolucionária, o Y produz forte seleção para rearranjos genômicos que movem os genes em interação para a região não-recombinante do mesmo.

É importante notar que os fatores que definem o dimorfismo sexual em populações naturais também aparecem nas populações de animais domésticos. STONAKER (1963), estudando bovinos, galinhas e perus, apresentou resultados que indicavam uma maior heterose dos sexos homogaméticos em cruzamentos. Tais resultados levaram a hipótese de uma contribuição desproporcional dos cromossomos sexuais, chamada no trabalho de heterose homogamética. Machos foram mais pesados que fêmeas nas três espécies, mas a diferença entre machos e fêmeas foi menor nos cruzamentos entre bovinos. Enquanto isso, tais diferenças foram grandes em galinhas e perus. A masculinidade, per se, combinada com a heterose homogamética pode ser uma explicação para os resultados.

Um quinto fator, menos enfatizado como causa de dimorfismo sexual, é a heterogeneidade ambiental. Num trabalho usando dados oriundos de estudos com ungulados, MYSTERUD (2000) afirma que a segregação ecológica (diferenças sexuais na dieta ou no uso do habitat) em grandes herbívoros pode ser intimamente ligada ao dimorfismo sexual para tamanho do corpo, e pode afetar tanto a performance quanto a sobrevivência dos animais de cada sexo. Ele observou em trabalhos com 40 espécies de grandes herbívoros que a frequência de segregação ecológica (separação dos machos e fêmeas da mesma espécie em ambientes diferentes fora da época de reprodução) foi maior em herbívoros com maior dimorfismo sexual; entretanto, isto só foi significativo entre herbívoros coletadores (“browsers”). Outras questões são também discutidas, como o tipo de alimentação e os indicadores de eficiência digestiva. O autor afirma que a segregação ecológica é mais comum em espécies mais sexualmente dimórficas. Um trabalho de PÉREZ-BARBERÍA et al. (2008) propõe que o princípio de Jarman-Bell, onde os mamíferos herbívoros maiores conseguem subsistir em dietas de mais baixa qualidade devido à menor razão de exigências metabólicas/capacidade do rúmen, pode explicar a segregação ecológica e de certa forma o dimorfismo sexual. Os autores fizeram uma ampla revisão bibliográfica e testaram a hipótese de maior digestibilidade de fibras nos machos que nas fêmeas na espécie de carneiro de Soey. Os machos (ao menos 20% maiores) foram mais eficientes em digerir volumosos (avaliação do volume fecal corrigido para ingestão), não havendo diferenças na seleção do alimento, no tempo de retenção do alimento, nem no tamanho das partículas, apesar de os machos

apresentarem distribuição mais ampla dos tamanhos das partículas. Os resultados não permitiram diferenciar se o dimorfismo é causado pela adequação aos locais de pastagem diferenciada, ou pelo comportamento diferenciado pelas características de digestão.

Um trabalho mais antigo, apresentando a chamada teoria evolutiva do sexo (GEODAKIAN, 1974), não é uma referência freqüentemente utilizada pela literatura científica atual. Mas a afirmação de que as diferenças entre os sexos foram desenvolvidas para resolver os desafios da adaptação ambiental faz um especial sentido, principalmente com o desenvolvimento de modelos capazes de testar essa hipótese. A teoria prediz que as NRs de machos e fêmeas devem ser diferentes para permitir uma evolução assíncrona: machos testando o ambiente e fêmeas mantendo a informação genética. Essa afirmação é um pouco limitada, pois desconsidera os outros fatores da seleção sexual, como a própria seleção divergente. Porém, apresenta uma hipótese palpável: de que os sexos são diferenciados pelo conflito existente na própria evolução das espécies, onde se espera, concomitantemente, a manutenção da informação genética ao longo das gerações, mantendo o padrão da espécie, e a ocorrência de modificações, visando a adaptação aos novos ambientes.

Em bovinos, a predição de normas de reação específicas para cada sexo não foram encontradas na literatura.

#### **d. Efeito do fator idade na sensibilidade ambiental**

Considera-se que a idade é um ponto no vetor de desenvolvimento de um indivíduo. SCHLICHTING e PIGLIUCCI (1998) afirmaram que o elemento tempo tem sido largamente negligenciado nos estudos das NRs. Sugeriram que as NRs devem ser posicionadas num vetor temporal, onde as mudanças na expressão gênica podem ser analisadas numa norma de reação “desenvolvimental” (NRD). Aqui cabe ressaltar a necessidade de um neologismo, que já está sendo utilizado em alguns trabalhos de psicologia e medicina. O termo mais próximo existente, “desenvolvente”, reflete mais um caráter “que desenvolve” e não “ao longo do desenvolvimento”, como queremos de fato indicar.

Voltando aos trabalhos de produção animal, especialmente em bovinos, alguns autores revisaram as diversas estimativas dos parâmetros genéticos para a característica peso em diferentes idades (KOOTIS et al., 1994a, 1994b; MERCADANTE et al., 1995, LÔBO et al., 2000 e GIANOTTI et al. 2005). Os atuais modelos de regressão aleatória, gerando curvas de

crescimento nos trabalhos já citados no item **b.** também apresentam uma superfície de correlações dos pesos nas diferentes idades, mas a IGA e a sensibilidade ambiental não foram consideradas. Um único trabalho em bovinos foi encontrado na literatura, onde as NRs dos pesos em diferentes idades foram preditas por MARICLE (2008), porém o fator sexo foi considerado como efeito fixo. Neste ponto, considerando o efeito do sexo, novamente devemos citar CHIPPINDALE et al. (2001), que ressaltam a questão do conflito sexual ser dependente do vetor tempo, ou seja, da fase de desenvolvimento. No trabalho com *Drosophilas*, tal conflito só foi efetivo depois da maturação sexual, sendo que as correlações intersexuais encontradas para a característica foram de +0,49 e -0,30, em juvenis e na fase adulta, respectivamente.

Observa-se pela ausência de estudos completos na literatura, que a complexidade que envolve a expressão genética considerando as dimensões espacial (ambiente), temporal (ontogênese), e ainda sexual careceu, até o momento, de modelos que permitam uma análise simplificada do estudo da interação existente entre esses fatores, de forma a revelar uma estrutura lógica subjacente. Segundo WEST-EBERHARD (2003), a peça que está faltando para uma síntese entre desenvolvimento e o Neo-Darwinismo é uma teoria adequada de organização do fenótipo que incorpore a influência do ambiente.

## ***II. OBJETIVOS***

---

## II. OBJETIVOS

O objetivo do presente trabalho foi analisar a interação genótipo-ambiente-sexo-idade para o peso de bovinos Nelore por meio da sensibilidade ambiental definida por modelos de norma de reação. Para isso, foram estabelecidos os seguintes objetivos específicos:

- a. Estimar os parâmetros genéticos da característica peso aos 450 dias em bovinos Nelore usando modelos de regressão aleatória na abordagem de norma de reação, avaliando-se diferentes metodologias de cálculo dos descritores ambientais e diferentes ordens dos polinômios utilizados nas regressões.
- b. Comparar os parâmetros genéticos estimados por modelos de regressão aleatória de norma de reação onde o efeito do sexo foi ajustado como efeito fixo e modelos onde as análises foram separadas por sexo da progênie.
- c. Estimar e comparar os parâmetros genéticos do peso em diferentes idades (aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade), utilizando modelos de regressão aleatória de normas de reação lineares e cúbicas, em análises separadas por sexo da progênie.

### ***III. MATERIAL E MÉTODOS***

---

### III. MATERIAL E MÉTODOS

#### a. Estudo dos descritores ambientais e da ordem dos polinômios

Foram utilizados dados coletados pela ANCP (Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores) de 366 rebanhos brasileiros com participação no programa de melhoramento genético da raça Nelore (Nelore Brasil). O banco de dados original consistia de pesos ajustados aos 365 e 450 dias (P365 e P450) e os respectivos ganhos de peso entre 365 e 450 dias (G450), e informações cadastrais de 234.963 de bovinos da raça Nelore, nascidos entre 1974 e 2006. A matriz de parentesco foi modificada para adequar-se a um modelo de touro, considerando a impossibilidade de expor o mesmo animal a diferentes ambientes durante a mesma fase de desenvolvimento. Grupos contemporâneos (GCs) foram definidos usando informações de sexo, ano, fazenda, manejo e estação de nascimento. GCs com menos de seis indivíduos foram excluídos.

O P450 foi estudado em nove diferentes modelos: uma análise com modelo univariado com ambiente único (MU) e oito análises com modelo de regressão aleatória (MRAs). Os MRAs diferiram na ordem dos polinômios de Legendre considerados e em seu descritor ambiental.

Inicialmente, foram escolhidos polinômios lineares (segunda ordem ou primeiro grau), visto a maioria dos trabalhos fazer uso destes polinômios na avaliação da sensibilidade ambiental, relacionando a variação do coeficiente de inclinação da norma como indicador da importância do IGA (KOLMODIN, 2002; FIKSE et al., 2003a; CARDOSO et al., 2008, CORRÊA et al., 2009, dentre outros). Contudo, foram considerados também modelos com polinômios cúbicos (quarta ordem ou terceiro grau), visando dar maior flexibilidade ao formato das normas de reação preditas. Foram avaliadas, desta forma, as variações dos coeficientes do termo quadrático e do termo cúbico concomitantemente. Ordens ainda mais elevadas não foram consideradas, visto problemas de convergência nas estimações.

O descritor ambiental foi calculado padronizando-se as médias dos grupos de contemporâneos de P450 e G450 para uma distribuição com média zero e desvio-padrão de um. O valor padronizado de cada grupo de contemporâneos foi então multiplicado por dez e os grupos ambientais (GA) foram formados considerando a parte inteira desses valores. O

formato inteiro é uma condição necessária ao software usado nas análises posteriores. Nas primeiras seis MRAs, foram utilizados polinômios de segunda ordem (primeiro grau) na regressão. Na primeira e segunda MRAs, os GAs foram baseados, respectivamente na média de P450 (MRAp) e na média de G450 (MRAg) dos grupos de fazenda-ano. Na terceira e quarta MRAs, os GAs foram baseados, respectivamente, na média de P450 (MRAp-m) e na média de G450 (MRAg-m) dos grupos de fazenda-ano-estação-manejo. Como o manejo tem um fator implícito de sexo, os dados foram separados de acordo com o sexo antes da definição dos grupos ambientais como médias padronizadas de P450. Depois de definidos os grupos, os dados foram fundidos pelos GAs. Valores de GA abaixo de -15 foram considerados no GA=-15 (limite inferior) e aqueles acima de +15, no GA=+15 (limite superior) (como mostrado na Figura 1a). O quinto modelo de regressão aleatória (MRAITp-m) usou um algoritmo iterativo para definir os GAs, seguindo metodologia proposta por CALUS et al. (2004). Na primeira iteração, os dados foram analisados usando MRAp-m e as soluções dos efeitos fixos (GC) foram usadas para posicionar os dados nos respectivos GAs para a análise subsequente. Visto que a primeira iteração resultou numa distribuição mais ampla dos dados ao longo do gradiente ambiental, os limites dos GAs foram mudados para -20 (limite inferior) e +20 (limite superior) a partir da segunda iteração (Figura 1b). O processo parou quando a correlação entre as posições dos GAs nas análises prévias e presentes foram  $>0,999$ . Esta convergência foi atingida após três iterações. Este processo tenta evitar o viés resultante do uso não-aleatório dos touros ou o pequeno número de animais em alguns rebanhos. O sexto modelo de regressão (MRAITg-m) usou os GAs baseados em G450 na primeira iteração e repetiu o processo iterativo de MRAITp-m. A sétima e oitava MRAs utilizaram polinômios de Legendre de quarta ordem (terceiro grau) na regressão, considerando o descritor ambiental baseado na média de P450 (MRAIT3p-m) e de G450 (MRAIT3g-m), respectivamente, também utilizando o processo iterativo.

A Tabela 1 descreve a distribuição dos dados em cada análise e a Figura 1 apresenta o número de dados em cada GA. Os GAs foram definidos usando todo o banco de dados, mas restrições foram incluídas na estimação dos parâmetros. Neste caso, touros foram excluídos se (1) tinham menos que 100 mensurações de peso da progênie e (2) a distribuição dos pesos das progênies ao longo do gradiente ambiental abrangia menos que 20 unidades (antes da primeira iteração nos MRAITs). Depois da aplicação desses dois critérios, os GCs com menos de cinco dados foram removidos. Tais restrições afetaram os dados diferentemente em cada modelo e resultaram nos diferentes números apresentados para os modelos na Tabela 1 para cada análise. As distribuições dos pesos dos animais ao longo do gradiente ambiental no MRAg e

MRAg-m (baseados em G450) se mostraram ligeiramente deslocadas para a direita (coeficiente de assimetria de 0,15 e 0,16, respectivamente). Em MRAp e MRAp-m a assimetria foi mais acentuada ( 0,67 e 0,70 respectivamente), resultando em acúmulo de dados em +15 (Figura 1a). Quando os GAs foram definidos baseados em grupos de fazenda-ano os dados ficaram concentrados numa região central do gradiente ambiental e levaram a exclusão de um maior número de touros comparando-se com as análises com grupos de fazenda-ano-estação-manejo, que identificaram maior dispersão ambiental (192 e 177 touros com 85.529 e 79.250 dados totais em MRAp e MRAg, e 220 e 242 touros com 89.784 e 90.735 dados totais em MRAp-m e MRAg-m e seus modelos iterativos, respectivamente).

Tabela 1. Descrição da distribuição dos dados de P450: média, em kg, desvio-padrão, em kg<sup>2</sup>, valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados - pd\* - entre parênteses), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m.

	<b>Média ( kg)</b>	<b>Desvio- padrão (kg<sup>2</sup>)</b>	<b>Mínimo ( kg) (valor pd*)</b>	<b>Máximo (kg) (valor pd*)</b>	<b>Número de dados</b>	<b>Número de GC</b>	<b>Matriz de Parentesco</b>
<b>MRAp</b>	274,1	47,9	110 (-3,4)	594 (6,7)	85259	3678	12337
<b>MRAg</b>	274,7	48,0	121 (-3,2)	594 (6,7)	79250	3373	12025
<b>MRAp-m</b>	273,7	48,3	127 (-3,0)	603 (6,8)	89784	3862	12348
<b>MRAg-m</b>	273,7	47,7	127 (-3,1)	603 (6,9)	90735	3713	12031
<b>MRAITp-m</b>	273,7	48,3	127 (-3,0)	603 (6,8)	89784	3862	12348
<b>MRAITg-m</b>	273,7	48,7	127 (-3,1)	603 (6,9)	90735	3713	12031
<b>MRAIT3p-m</b>	273,7	41,3	127 (-3,0)	603 (6,8)	89784	3862	12348
<b>MRAIT3g-m</b>	273,7	48,7	127 (-3,1)	536 (6,9)	90735	3713	12031

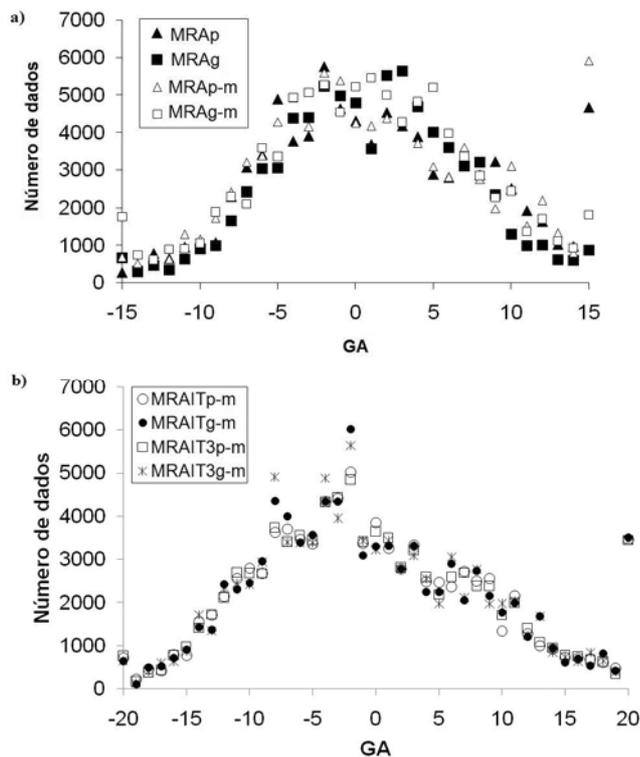


Figura 1. Número de dados em análise em cada grupo ambiental (GA) para MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e na última iteração de MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).

(Co)variâncias dos coeficientes de regressão aleatórios foram estimados pelo REML utilizando a versão 3.0β do pacote DFREML (MEYER, 1988). A subrotina DXMRR (MEYER, 1998) do programa permitiu a estimação da variância residual heterogênea em cinco classes. As estimativas foram obtidas usando algoritmos Powell, Simplex e AI-REML, portanto evitando problemas com estimativas de máximas locais possíveis nos processos de estimação por máxima verossimilhança “sem derivadas”. O modelo geral pode ser representado como segue:

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{m=0}^{k_a-1} \beta_m \phi_m(GA_{ij}) + \sum_{m=0}^{k_a-1} \alpha_{im} \phi_m(GA_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

Onde  $y_{ij}$  é a  $j$ -ésimo W450 da progênie do  $i$ -ésimo animal e  $GA_{ij}$  é o grupo ambiental da  $j$ -ésima progênie do  $i$ -ésimo touro (de -15 a +15 nos modelos não-iterativos e -20 a +20 nos modelos iterativos),  $\phi_m(GA_{ij})$  é o  $m$ -ésimo polinômio de Legendre em função do grupo ambiental,  $F_{ij}$  é o efeito fixo de CG,  $\beta_m$  é o coeficiente de regressão fixa para modelar a média da população (definida somente em modelos não-iterativos),  $\alpha_{im}$  é o coeficiente de regressão aleatória do efeito genético direto,  $k_a$  corresponde à ordem do polinômio (um para MU, dois

para MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m e quatro para MRAIT3p-m e MRAIT3g-m) e  $\varepsilon_{ij}$  é o erro associado com as p classes pré-definidas com variâncias homogêneas.

Na notação matricial:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{s} + \boldsymbol{\varepsilon}$$

onde

$$\mathbf{E} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{s} \\ \boldsymbol{\varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{e} \quad \mathbf{V} \begin{bmatrix} \mathbf{s} \\ \boldsymbol{\varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{K}_s \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

Com  $\mathbf{y}$  sendo o vetor de observações,  $\boldsymbol{\beta}$  o vetor de efeitos fixos dos grupos de contemporâneos (incluindo  $F_{ij}$  e  $\beta_m$ ),  $\mathbf{s}$  o vetor de coeficientes aleatórios de touro,  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$  as matrizes de incidência correspondentes, e  $\boldsymbol{\varepsilon}$  o vetor de resíduos.  $\mathbf{K}_s$  é a matriz de coeficientes da função de covariância para o efeito de touro,  $\mathbf{A}$  é a matriz de parentesco e  $\mathbf{R}$  é a matriz diagonal de variâncias residuais estimadas em cinco níveis. Os níveis de variância do erro  $\sigma_{(e|p)}^2$ , com  $p=1,2,3,4,5$  foram agrupados nos GAs de -15 a -9, -8 a -3, -2 a +2, +3 a +8, e +9 a +15, respectivamente, para os modelos não-iterativos, e -20 a -12, -11 a -4, -3 a +3, +4 a +11 e +12 a +20, respectivamente, para os modelos iterativos. Estes grupos foram acomodados pelas matrizes identidades de ordem apropriada para cada nível.

As estimativas de variância aditiva direta foram obtidas a partir do modelo de touro na regressão aleatória pela multiplicação das variâncias de touro por quatro ( $\sigma_A^2 = 4\sigma_s^2$ ). As estimativas de variância residual sem o componente genético foram obtidas pela diferença entre as estimativas de variância fenotípica ( $\sigma_P^2 = \sigma_s^2 + \sigma_{(e|p)}^2$ ) e variância aditiva:  $\sigma_E^2 = \sigma_P^2 - \sigma_A^2$ . Valores genéticos esperados (VGE) são definidos como o dobro das diferenças esperadas na progênie (DEP), estas últimas obtidas do modelo de touro diretamente pela equação:

$$DEP_{(i|GA)} = \sum_{m=0}^{k_a-1} \alpha_{im} \phi_m(GA)$$

As inclinações das normas de reação (IPNR) foram definidas pelo coeficiente angular da reta definida pelas DEPs do animal em função da variável ambiental.

Os diferentes modelos que utilizaram a mesma base de dados (após exclusões) tiveram seus ajustes comparados utilizando a função log de verossimilhança (Log L) e os critérios de

informação para formas de máxima verossimilhança restrita (WOLFINGER, 1993), como o Critério de Informação de Akaike (AIC) e o Critério de Informação Bayesiano de Schwarz (BIC). Estes últimos impõem penalidades de acordo com o número de parâmetros a serem estimados, evitando a tendência de Log L em favorecer modelos com maior número de parâmetros.

Visando analisar a importância dos coeficientes nas análises, foram obtidos os valores da decomposição canônica da matriz de coeficientes da FC (equivalente à análise de componentes principais, conforme KIRKPATRICK e HECKMAN, 1989 e KIRKPATRICK et al. ,1990) para os modelos de regressão cúbica, ou seja, os valores de autovalores e autofunções para os modelos com maior número de coeficientes

## **b. Estudo do efeito de sexo**

Foram utilizados neste estudo os mesmos dados de peso aos 450 dias (P450) apresentados no item **a.** Foram comparados seis modelos de regressão aleatória (MRAs), que diferiram por analisar separadamente os dados de progênes machos dos de progênes fêmeas, considerando regressões lineares ( $k=1$ ) ou cúbicas ( $k=3$ ), e descritores ambientais baseados na média de peso dos grupos contemporâneos (p-m) e na média de ganho de peso dos grupos contemporâneos (g-m), sendo escolhidos a partir dos resultados do estudo anterior. Tal escolha baseou-se na maior identificação de IGA e no ajuste dos modelos, comparando-se também polinômios de diferentes ordens. Assim, utilizou-se, em todas estas análises, o processo iterativo descrito para a definição dos GAs. Foram definidas as análises de progênes machos (APM): MUM, MRAITp-mM, MRAIT3p-mM e MRAIT3g-mM, e as análises de progênes fêmeas (APF): MUF, MRAITp-mF, MRAIT3p-mF e MRAIT3g-mF, à semelhança do estudo anterior. A Tabela 2 descreve a distribuição dos dados em cada análise e a Figura 2 apresenta o número de dados em cada GA.

Tabela 2. Descrição da distribuição dos dados de P450: média, em kg, desvio-padrão, em kg<sup>2</sup>, valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados entre parênteses – valor pd\*), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM, MRAIT3g-mF.

	Média (kg)	Desvio-padrão (kg <sup>2</sup> )	Mínimo (kg) (valor pd*)	Máximo (kg) (valor pd*)	Número de dados	Número de GC	Matriz de Parentesco
MRAITp-mM	291,8	48,3	137 (-3,2)	603 (6,4)	41344	1850	11070
MRAITp-mF	256,4	40,5	127 (-3,2)	577 (7,9)	40224	1745	10966
MRAIT3p-mM	291,8	48,3	137 (-3,2)	603 (6,4)	41344	1850	11070
MRAIT3p-mF	256,4	40,5	127 (-3,2)	577 (6,9)	40224	1745	10966
MRAIT3g-mM	291,9	47,8	137 (-3,2)	603 (6,5)	40003	1725	10817
MRAIT3g-mF	256,4	40,3	127 (-3,2)	577 (8,0)	40373	1680	10679

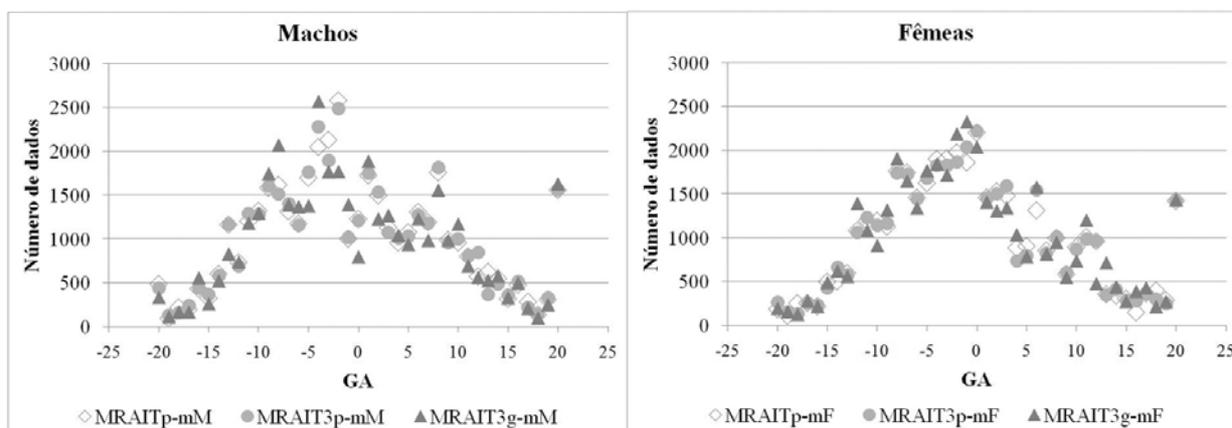


Figura 2: Número de dados em análise em cada grupo ambiental (GA) nas na última iteração das análises de progênies machos (MRAITp-mM, MRAIT3p-mM, MRAIT3g-m) e nas análises de progênies fêmeas (MRAITp-mF, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mF).

Os GAs foram definidos usando todo o banco de dados, mas restrições foram incluídas na estimação dos parâmetros. Neste estudo, como houve a separação dos dados de machos e fêmeas, os critérios de exclusão foram relaxados: touros foram excluídos se (1) tinham menos que 70 mensurações de peso das progênies e (2) a distribuição dos pesos das progênies ao longo do gradiente ambiental abrangia menos que 20 unidades (antes da primeira iteração).

Depois da aplicação desses dois critérios, os GCs com menos de cinco dados foram removidos.

As (co)variância dos coeficientes de regressão aleatória foram estimadas por REML usando a versão 3.0β do pacote DFREML (MEYER, 1988). Na subrotina DXMRR (MEYER, 1998) do programa, classificou-se a variância residual em cinco classes. As estimativas foram obtidas usando também os algoritmos Powell e AI-REML. O modelo geral utilizado foi:

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{m=0}^{k_a-1} \alpha_{im} \phi_m(GA_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

Onde  $y_{ij}$  é o W450 da j-ésima progênie do i-ésimo animal e  $GA_{ij}$  é o grupo ambiental da j-ésima progênie do i-ésimo touro (de -15 a +15 em modelos na primeira iteração e -20 to +20 nas iterações posteriores),  $\phi_m(GA_{ij})$  é o m-ésimo polinômio de Legendre em função do grupo ambiental  $GA_{ij}$ ,  $F_{ij}$  é o efeito fixo de GC,  $\alpha_{im}$  é o coeficiente de regressão aleatória para o efeito genético direto,  $k_a$  corresponde à ordem do ajuste (definida em todas as análise como dois ou quatro, quando com polinômios de primeiro grau (regressão linear) ou com polinômios de terceiro grau (regressão cúbica), respectivamente) e  $\varepsilon_{ij}$  é o efeito do erro associado, com p classes pré-definidas de variância homogêneas. Na notação matricial:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

onde

$$\mathbf{E} \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{s} \\ \boldsymbol{\varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{e} \quad \mathbf{V} \begin{bmatrix} \mathbf{s} \\ \boldsymbol{\varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{K}_s \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix}$$

Com  $\mathbf{y}$  sendo o vetor de observações (P450 das progênies machos e fêmeas, analisadas separadamente),  $\boldsymbol{\beta}$  o vetor de efeitos fixos atribuídos aos grupos contemporâneos,  $\mathbf{s}$  o vetor dos coeficientes aleatórios do efeito de touro,  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$  as matrizes de incidência correspondentes, e  $\boldsymbol{\varepsilon}$  o vetor de resíduos.  $\mathbf{K}_s$  é a matriz de coeficientes da função de covariância para o efeito de touro,  $\mathbf{A}$  é a matriz de parentesco e  $\mathbf{R}$  é a matriz diagonal das variâncias residuais estimadas em cinco classes. Os níveis de  $\sigma^2_{(e|p)}$  com p=1,2,3,4,5 foram agrupados nos GAs de -15 a -9, -8 a -3, -2 a +2, +3 a +8, e +9 to +15, respectivamente, na primeira iteração, e -20 a -

12, -11 a -4, -3 a +3, +4 a +11, e +12 a +20, respectivamente, nas iterações subsequentes. Estes grupos foram acomodados no modelo de análise pelas matrizes identidade de ordem apropriada para cada nível.

Da mesma forma que no estudo anterior, as estimativas de variância aditiva direta foram obtidas a partir do modelo de touro na regressão aleatória pela multiplicação das variâncias de touro por quatro ( $\sigma_A^2 = 4\sigma_T^2$ ). As estimativas de variância residual ( $\sigma_E^2$ ) sem o componente genético foram obtidas pela diferença entre as estimativas de variância fenotípica ( $\sigma_P^2 = \sigma_T^2 + \sigma_{(e|p)}^2$ ) e variância aditiva:  $\sigma_E^2 = \sigma_P^2 - \sigma_A^2$ . Valores genéticos esperados (VGE) foram descritos como o dobro das diferenças esperadas na progênie (DEP), estas últimas obtidas diretamente do modelo de touro apresentado no estudo anterior pela equação:

$$DEP_{(i|GA)} = \sum_{m=0}^{k_a-1} \alpha_{im} \phi_m(GA)$$

A comparação pelos critérios Log L, AIC e BIC foram realizados entre modelos de diferentes ordens, visto que os bancos de dados nas análises nos diferentes sexos eram diferentes, bem como as exclusões realizadas em p-m e g-m.

Também foi realizada a decomposição canônica da matriz de coeficientes da FC (KIRKPATRICK e HECKMAN, 1989 e KIRKPATRICK et al., 1990) para os modelos de regressão cúbica, neste caso para cada sexo e em para os descritores ambientais de peso e ganho.

### c. Estudo do efeito da idade

O conjunto inicial de dados contou com 1.110.662 pesos ajustados de 408.416 animais coletados entre 1974 e 2006, em 366 rebanhos brasileiros pela ANCP (Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores) para o programa brasileiro de melhoramento genético do gado Nelore (Nelore Brasil). A matriz de parentesco foi adaptada ao modelo de touro. Os grupos contemporâneos (GCs) foram definidos usando as informações de sexo, ano, fazenda, manejo e estação de parição; GCs com menos de seis indivíduos foram excluídos.

Foram estudados os pesos ajustados para 120, 210, 365 e 450 dias (P120, P210, P365 e P450, respectivamente) usando um modelo de regressão aleatória. O descritor ambiental foi calculado usando o mesmo método considerado no item a.: as médias dos pesos dos grupos de

fazenda-ano-estação-manejo padronizadas para uma média zero e um desvio-padrão um para cada idade; então, os valores padronizados foram multiplicados por dez e os grupos ambientais (GAs) foram obtidos considerando somente a parte inteira desses valores. O formato em números inteiros foi uma condição exigida pelo software a ser usado nas análises. Como o manejo tem o fator sexo implícito, os dados foram separados de acordo com o sexo. Neste momento, as análises foram diferidas: uma análise total (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T, lineares), onde depois da definição dos grupos ambientais como médias padronizadas de peso, os dados de ambos os sexos foram fundidos pela variável GA. Para as análises com sexo separado, os dados de ambos os sexos foram mantidos separados e estudados em análises separadas: análises com pesos da progênie de machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M, lineares; e APM3: MRAIT120M3, MRAIT210M3, MRAIT365M3 e MRAIT450M3, cúbicas) e análises com pesos da progênie de fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F, lineares; e APF3: MRAIT120F3, MRAIT210F3, MRAIT365F3, MRAIT450F3, cúbicas). Nestes casos, após a definição dos grupos ambientais como médias padronizadas dos pesos, a separação foi mantida. Foi utilizado, em todas as análises, o mesmo algoritmo iterativo dos estudos anteriores.

A Tabela 3 descreve a distribuição dos dados em cada análise e a Figura 3 apresenta o número de dados em cada GA. As análises totais (AT) apresentaram aproximadamente o dobro de dados, com médias intermediárias às análises de progênie de machos (APM) e de fêmeas (APF). O número de dados em cada GA atingiu de 225 a 6851, 94 a 3374, e 59 a 3178 em AT, APM e APF. O GA extremo negativo acumulou mais dados nas análises de peso aos 120 e 210 dias, refletindo uma assimetria a direita mais alta nas distribuições dos pesos de pós-desmama. Não se pode excluir a possibilidade de seleção à desmama, com a reformulação de grupos contemporâneos e menor quantidade de animais com pesos extremamente inferiores nas idades correspondentes à fase pós-desmama.

Tabela 3. Descrição da distribuição dos dados de peso: média, em kg, desvio-padrão, em kg<sup>2</sup>, valores mínimos e máximos, em kg (e padronizados entre parênteses – pd\*), número de dados, número de grupos contemporâneos e número de indivíduos na matriz de parentesco, utilizados nas análises MRAIT120T, MRAIT120M, MRAIT120F, MRAIT210T, MRAIT210M, MRAIT210F, MRAIT365T, MRAIT365M, MRAIT365F, MRAIT450T, MRAIT450M e MRAIT450F. As análises com polinômios cúbicos usaram as bases de dados correspondentes.

	<b>Média ( kg)</b>	<b>Desvio- padrão (kg<sup>2</sup>)</b>	<b>Mínimo ( kg) (valor pd*)</b>	<b>Máximo (kg) (valor pd*)</b>	<b>Número de dados</b>	<b>Número de GC</b>	<b>Matriz de Parentesco</b>
<b>MRAIT120T</b>	125,3	19,5	46 (-4,1)	239 (5,8)	150990	6220	13977
<b>MRAIT120M</b>	129,3	19,7	46 (-4,2)	239 (5,6)	69517	2897	12915
<b>MRAIT120F</b>	121,1	18,2	50 (-3,9)	222 (5,6)	68439	2998	13007
<b>MRAIT210T</b>	183,4	28,8	74 (-3,8)	344 (5,6)	118808	5373	12887
<b>MRAIT210M</b>	190,5	28,9	75 (-4,0)	343 (5,3)	55790	2499	11857
<b>MRAIT210F</b>	176,6	26,6	78 (-3,7)	328 (5,7)	53597	2580	11923
<b>MRAIT365T</b>	236,2	41,3	107 (-3,1)	536 (7,3)	102977	4239	12870
<b>MRAIT365M</b>	249,6	41,1	117 (-3,2)	536 (7,0)	48054	2016	11736
<b>MRAIT365F</b>	223,5	37,0	107 (-3,2)	508 (7,7)	46290	1960	11509
<b>MRAIT450T</b>	273,7	48,3	127 (-3,0)	603 (6,8)	89784	3862	12348
<b>MRAIT450M</b>	291,8	48,3	137 (-3,2)	603 (6,4)	41344	1850	11070
<b>MRAIT450F</b>	256,4	40,5	127 (-3,2)	577 (7,9)	40224	1745	10966

Os GAs foram definidos usando o banco de dados completo, mas foram consideradas as mesmas restrições adicionais para a estimação dos parâmetros genéticos do estudo anterior, mais ou menos relaxadas em análises separadas ou conjuntas, respectivamente.

Utilizou-se a mesma metodologia para a estimação das (co)variâncias dos coeficientes de regressão aleatória, baseando-se num modelo idêntico utilizado no item **b.**, realizando-se análises separadas para cada sexo e idade.

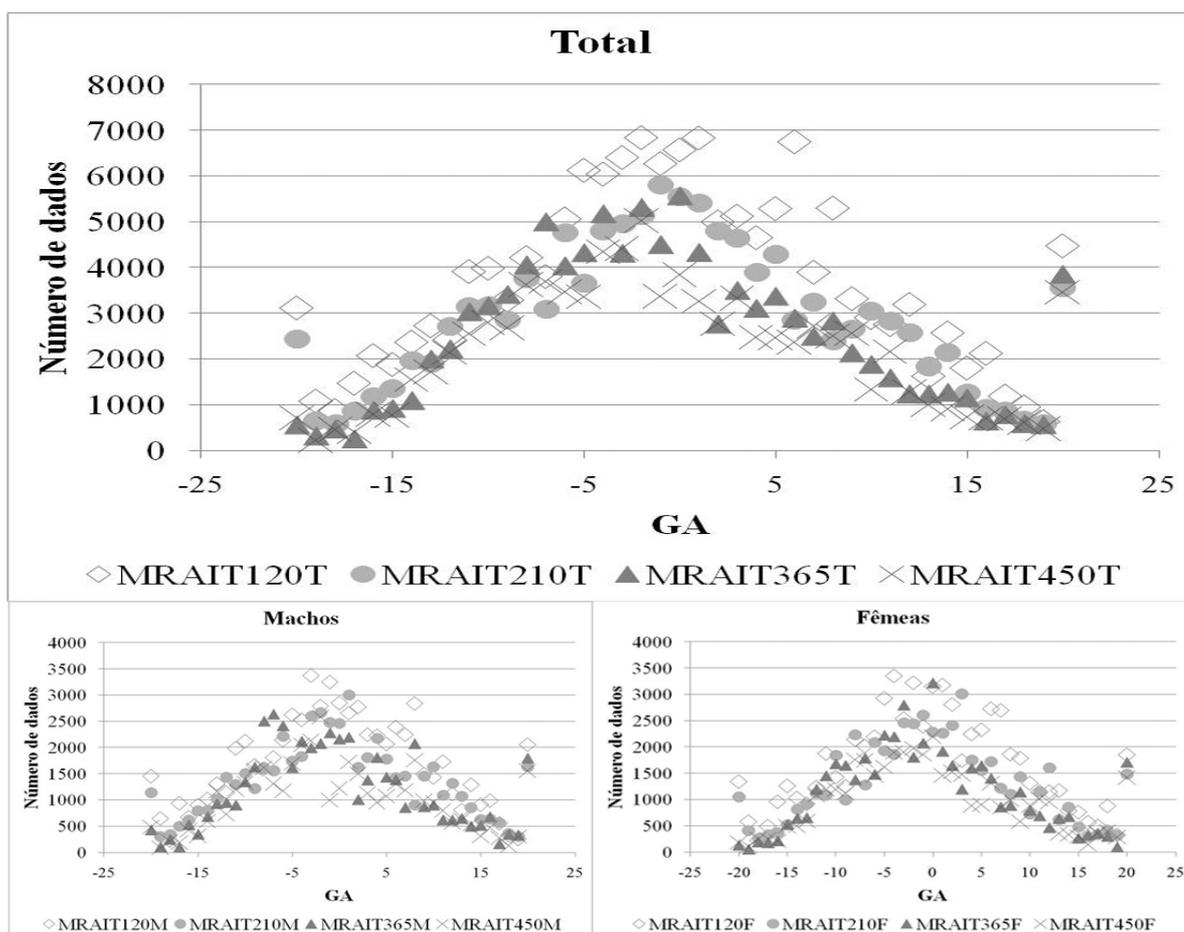


Figura 3. Distribuições dos dados dentro dos grupos ambientais (GA) na última iteração das análises de dados totais (MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365, MRAIT450) e de sexos separados em progênes de machos (MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M, MRAIT450M) e de fêmeas (MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F, MRAIT450F).

No estudo da sensibilidade ambiental, restringiu-se à comparação entre as idades em modelos lineares, sendo que foram feitas análises de correlação para comparar: 1) DEPs em diferentes ambientes e em diferentes análises; 2) as inclinações preditas das normas de reação (IPNRs) em diferentes análises; 3) ganho genético considerando as médias ponderadas pelo número de progênes do touro no ano do nascimento destas. As IPNRs foram definidas pelo coeficiente angular da reta definida pelas DEPs do animal nas análises com polinômios de primeiro grau em função da variável ambiental ( $IPNR = \Delta DEP / \Delta GA$ ).

Para simplificar a descrição dos resultados, separamos as idades em dois grupos maiores: a fase pré-desmama (FPreD), incluindo os pesos aos 120 e aos 210 dias, e a fase pós-desmama (FPosD), incluindo os pesos aos 365 e aos 450 dias, considerando que a idade comum de desmama no Nelore brasileiro é de 240 dias.

## ***IV. RESULTADOS***

---

## IV. RESULTADOS

### a. Análise dos descritores ambientais e da ordem dos polinômios

A Tabela 4 mostra as estimativas dos parâmetros de cada modelo (com os erros-padrão aproximados para os coeficientes dos polinômios de Legendre e as variâncias residuais) nas diferentes análises. Em MU, pela definição do modelo, houve uma estimativa única para a variância genética (equivalente à variância do coeficiente de nível, com  $k=1$ ) e para a variância residual. Assim, a partir da Figura 4, as herdabilidades e as variâncias estão mostradas como linhas pontilhadas para permitir uma melhor comparação visual com as estimativas de MRAs.

As estimativas de herdabilidade ( $h^2$ ) foram mais altas nos extremos ambientais favoráveis e desfavoráveis (Figura 4). Os pontos de herdabilidade mínima estiveram sempre na parte média da região negativa do gradiente ambiental (GAs entre -8 e -5 nos modelos não-iterativos e -11 a -3 nos modelos iterativos). Isto contrariou resultados obtidos em outras características na literatura com modelos de regressão usando polinômios de primeiro grau (KOLMODIN et al., 2002; FIKSE et al., 2003a): esperava-se que a herdabilidade aumentasse de acordo com o gradiente ambiental (seguindo a tendência de maiores variâncias genéticas nos ambientes positivos), com o ponto da mínima herdabilidade localizado anteriormente ao valor mínimo considerado no gradiente ambiental. Quando utilizados polinômios de terceiro grau (modelos de regressão cúbica), as estimativas de herdabilidade tiveram uma elevação abrupta em ambos os extremos ( $GA=-20$  e  $GA=+20$ ).

Tabela 4. Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como das covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (MU, MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro.

	Nível	Inclinação	Curvatura			Inflexão			$\hat{\sigma}_{e p=1}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=2}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=3}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=4}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=5}^2$
	(N)	(S)	NxS	NxC	SxC	NxI	SxI	CxI					
	(m=0)	(m=1)	(m=2)	(m=3)									
<b>MU</b>	80,6												
	$\pm 5,6$												
<b>MRAp</b>	66,9	19,3	14,4										
	$\pm 6,2$	$\pm 4,7$	$\pm 3,8$										
<b>MRAg</b>	72,0	18,3	16,6										
	$\pm 6,8$	$\pm 5,3$	$\pm 4,1$										
<b>MRAp-m</b>	71,9	14,5	12,8										
	$\pm 6,1$	$\pm 3,9$	$\pm 3,5$										
<b>MRAg-m</b>	81,9	11,2	9,6										
	$\pm 6,6$	$\pm 3,3$	$\pm 3,0$										
<b>MRAITp-m</b>	77,2	16,6	16,6										
	$\pm 6,9$	$\pm 4,4$	$\pm 4,6$										
<b>MRAITg-m</b>	81,3	20,8	12,5										
	$\pm 6,5$	$\pm 4,1$	$\pm 4,7$										
<b>MRAIT3p-m</b>	81,9	13,0	17,0	3,5	5,7	5,2	1,9	-2,2	-1,6	-0,6			
	$\pm 8,7$	$\pm 7,05$	$\pm 6,4$	$\pm 4,2$	$\pm 4,2$	$\pm 4,7$	$\pm 1,7$	$\pm 2,9$	$\pm 3,0$	$\pm 2,4$			
<b>MRAIT3g-m</b>	82,7	16,2	14,4	4,0	4,1	5,6	3,1	-2,1	-3,3	-1,3			
	$\pm 7,7$	$\pm 6,2$	$\pm 5,4$	$\pm 3,7$	$\pm 3,8$	$\pm 4,2$	$\pm 1,8$	$\pm 2,9$	$\pm 2,8$	$\pm 2,1$			

Entre os modelos com polinômios de primeiro grau, houve alteração na trajetória da curva de herdabilidade, com variação no formato da concavidade e na amplitude das estimativas. Em MRAp, por exemplo, a  $h^2$  atingiu valores de 0,19 (em GA=-6) a 0,29 (em GA=-15) e 0,42 (em GA=+15); em MRAg-m, a  $h^2$  variou de 0,23 (em GA=-7) a 0,29 (em GA=-15) e 0,36 (em GA=+15). MRAg mostrou a mais baixa estimativa de  $h^2$  em ambientes desfavoráveis, mas a situação foi invertida no extremo favorável, onde a estimativa foi a mais alta. A herdabilidade estimada em MU ( $h^2=0,24$ ) esteve mais baixa do que as estimativas em MRA em grande parte do gradiente ambiental, com maiores diferenças nos extremo favorável. Diferentes mudanças ocorreram quando modelos iterativos foram aplicados nas variáveis ambientais baseadas em P450 e G450. MRAITp-m e MRAp-m tiveram uma curva com formato similar, mas MRAITg-m e MRAg-m mostraram importantes diferenças nos ambientes extremos, com maiores estimativas da herdabilidade após as iterações.

As análises com polinômios de terceiro grau, por permitirem uma maior flexibilidade no formato das normas de reação, mostraram a elevação da herdabilidade no extremo ambiental negativo ocorre de forma mais abrupta. As estimativas de herdabilidade no extremo ambiental positivo tiveram valor mais elevado do que nas regressões lineares, mantendo, porém, uma ascendência suave. O agrupamento dos gradientes ambientais em cinco classes para a estimação da variância residual confirmou a existência de diferenças nesta variância de acordo com os GAs. As mudanças abruptas de uma classe para a classe seguinte indicaram que o gradiente poderia ter sido dividido em um número maior de classes, o que, entretanto, poderia causar dificuldades no ajustamento dos modelos. Como consequência desta forma descontínua de estimação da variância residual no modelo, a variância fenotípica (Figura 5), a variância residual sem o componente genético (figura 7) e as herdabilidades (Figura 4) apresentaram também mudanças abruptas entre as classes. As estimativas de variância fenotípica ( $\sigma_P^2$ ) tiveram uma tendência de aumento ao longo do gradiente ambiental como um todo e mostrou valores estáveis dentro das classes de estimativas do resíduo, com pequenas diferenças de trajetória entre os modelos iterativos. As estimativas de variância genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) foram maiores nos extremos do gradiente ambiental em todos os modelos (Figura 6). As estimativas de variância residual sem o componente genético ( $\sigma_E^2$ ) aumentaram levemente ao longo do GA, sendo variáveis dentro das classes (aumentando quando  $p=1$ , estabilizando em  $p=2$ , e diminuindo quando  $p=3$  a 5, mais abruptamente nos modelos de regressão cúbica).

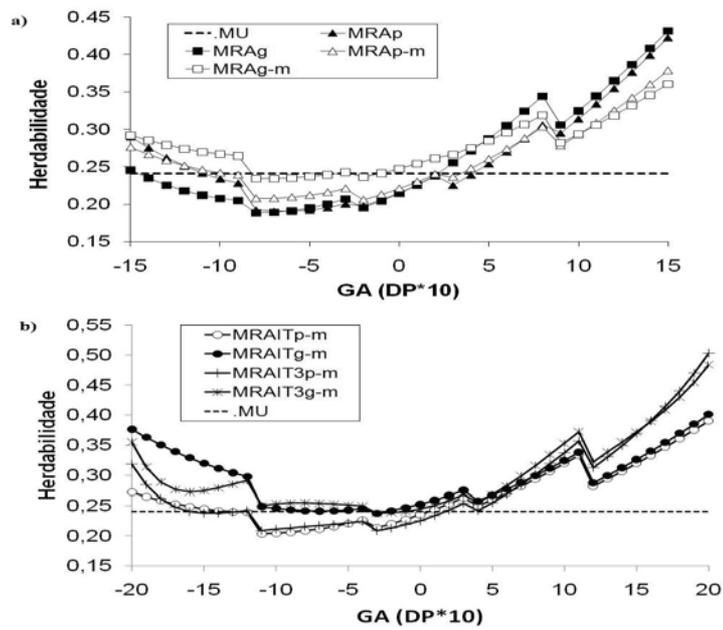


Figura 4. Estimativas de herdabilidade ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) para MU, MRAp, MRAG, MRAp-m e MRAG-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).

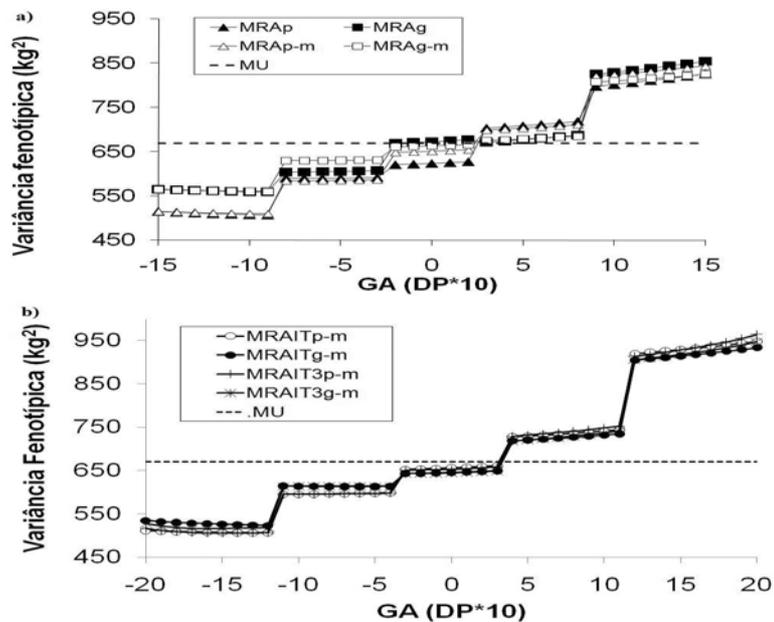


Figura 5. Estimativas de variância fenotípica (em  $kg^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAp, MRAG, MRAp-m e MRAG-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).

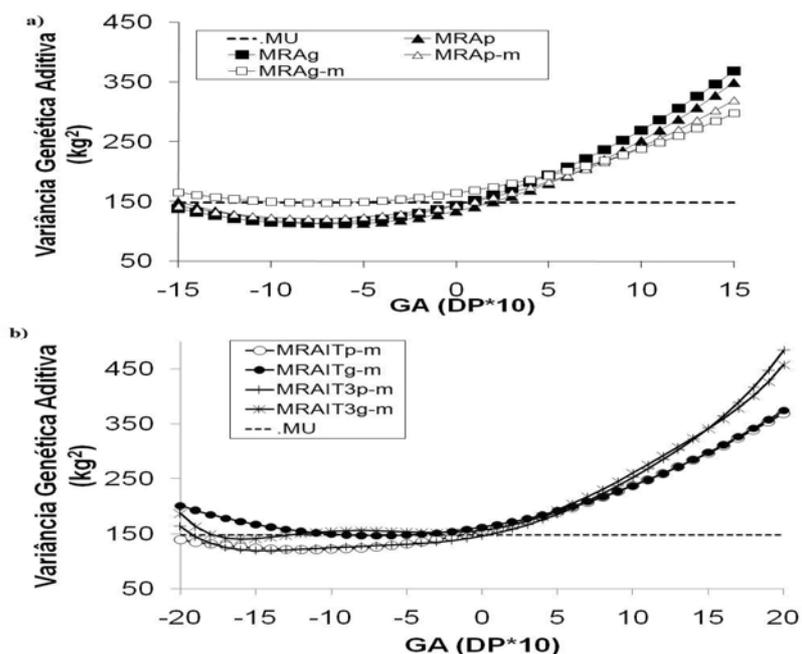


Figura 6. Estimativas de variância genética aditiva (em kg<sup>2</sup>) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em em MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).

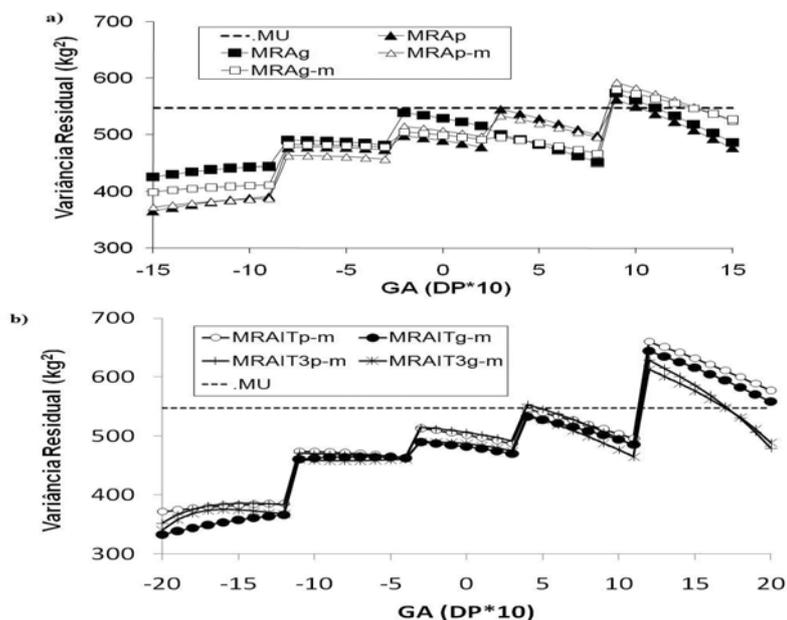


Figura 7. Estimativas de variância residual sem o componente genético (em kg<sup>2</sup>) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em em MU, MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m (a), e MU, MRAITp-m, MRAITg-m, MRAIT3p-m e MRAIT3g-m (b).

Os MRAs estimaram as funções de covariância (FC), permitindo mostrar as estimativas de correlação genética ( $r_g$ ) entre ambientes como gráficos de superfície tridimensionais (Figura 8). As  $r_g$  foram plotadas no eixo z baseando-se nos valores de GA nos eixos x e y. Isto resultou em figuras com formato de “selas”, onde as  $r_g$  foram mínimas entre ambientes extremos opostos (com valores entre 0,08 em MRAp a 0,57 em MRAIT3p-m) e próximos ou iguais a um entre ambientes similares favoráveis ou desfavoráveis. Todos os modelos revelaram uma IGA importante entre ambientes extremos opostos. O valor da correlação genética de 0,8, sugerida por ROBERTSON (1959) como um valor limite para IGA significativa, separou nas superfícies a parte com menor importância de IGA (em azul,  $r_g > 0,8$ ) da parte com IGA importante (em amarelo ou vermelho,  $r_g < 0,8$ ). MRAg, NRAp e MRAITg-m apresentaram menores correlações entre extremos opostos e tiveram áreas maiores em amarelo e vermelho nas superfícies. MRAg-m teve maiores  $r_g$  e uma maior área em azul. MRAp-m e MRAITp-m foram intermediários na capacidade de identificar IGA. O formato da superfície de correlação nos modelos de regressão cúbica também indicou forte presença de IGA entre ambientes negativos e positivos (com correlações mínimas ligeiramente maiores: 0,57 em MRAIT3p-m e 0,47 em MRAIT3g-m), mas com maiores correlações genéticas entre os ambientes desfavoráveis (área em azul expandida no quadrante relativo às correlações entre ambientes negativos).

Ao se comparar os formatos das curvas dos componentes de variância obtidas no presente trabalho com os resultados da literatura, observa-se uma divergência em relação aos trabalhos com normas de reação para características de produção de leite, proteína e gordura do leite (KOLMODIN et al., 2002 e CALUS et al., 2002, SHARIATI et al. 2007), onde se observa trajetórias sempre crescentes da curva de herdabilidade. CALUS E VEERKAMP (2003) não encontraram heterogeneidade na herdabilidade para as características de produção de leite, apesar de terem sido detectadas variâncias genéticas heterogêneas. Para a produção de proteína do leite, KOLMODIN et al.(2002) encontraram correlações genéticas entre o ambiente médio e o ambiente favorável (+2,5 desvios-padrão) de 0,93, e entre o ambiente médio e o ambiente desfavorável (-2,5 desvios-padrão) de 0,67. SHARIATI et al., 2007 encontraram correlações entre ambientes de um desvio-padrão positivo e negativo de 0,93, 0,91 e 0,89 para produção de leite, proteína e gordura, respectivamente.

Poucos trabalhos utilizando normas de reação para a característica peso foram publicados até o momento. Os resultados de MARICLE (2008) em rebanhos Angus mostraram IGA importante, com uma correlação entre os coeficientes de nível e inclinação negativa. Os resultados do trabalho de CARDOSO e OLIVEIRA (2008) com ganho de peso

em bovinos com diferentes proporções de genética Angus tiveram herdabilidades estimadas com trajetória crescente ou com ponto de mínimo, variando de aproximadamente 0,1 em ambientes negativos a 0,8 em ambientes positivos. CARDOSO et al. (2008) mostrou trajetórias de herdabilidade estimada crescentes, variando de 0,08 em ambientes negativos a 0,23 em ambientes positivos utilizando variâncias residuais heterogêneas e um processo iterativo de estimação. A correlação genética entre ambientes opostos extremos foi de 0,98, demonstrando um maior efeito de IGA de escala. CORRÊA et al. (2009) também encontrou herdabilidades crescentes (modelo homocedástico) ou com ponto mínimo próximo do ambiente negativo (modelo heterocedástico), partindo de um valor de 0,29 e chegando a 0,70 para ganho pós-desmama em rebanho Devon. Nesse trabalho, as correlações genéticas entre extremos opostos chegaram a valores negativos.

Normas de reação adaptativas (NRA) foram definidas usando os valores genéticos preditos expressos em diferenças esperadas na progênie (DEPs) ao longo do gradiente ambiental. Amostras de NRAs são apresentadas na Figura 9. É interessante notar que a expressão da interação nos modelos de regressão cúbica parece estar mais acentuada em ambientes negativos não extremos (entre GAs de -15 a -5), havendo aproximação e cruzamento das normas nestes pontos.

As inclinações preditas das NRAs (IPRN) foram calculadas como o coeficiente angular dos polinômios ordinários de cada touro. Estes valores foram usados em análises de regressão visando identificar tendências nas respostas correlacionadas nos critérios utilizados em programas de seleção atuais. A análise de regressão das DEPs em MU (constantes e independentes do gradiente ambiental) nas IPRNs e nas DEPs estimadas nos MRAs para os GAs extremos (-15 e +15 ou -20 e +20) e médio (GA zero), mostraram resultados significativos ( $p < 0.0001$ ). A correlação entre DEPs do MU e as DEPs em ambiente favorável, nos MRAs (GA = +15 ou +20) foram positivas e também maiores (Tabela 5). As correlações entre DEPs em UM e as IPRNs variaram entre 0,64 e 0,72. Resultados da análise em modelos de regressão cúbica compararam os valores das DEPs em MU com as DEPs em GA -20, -10, 0, +10 e +20 (Tabela 6), mostrando resultados menos conclusivos, visto que as correlações apresentarem valores que se alternaram quando tomados na direção dos extremos ambientais opostos, somente confirmando a maior correlação com o valor de GA=0.

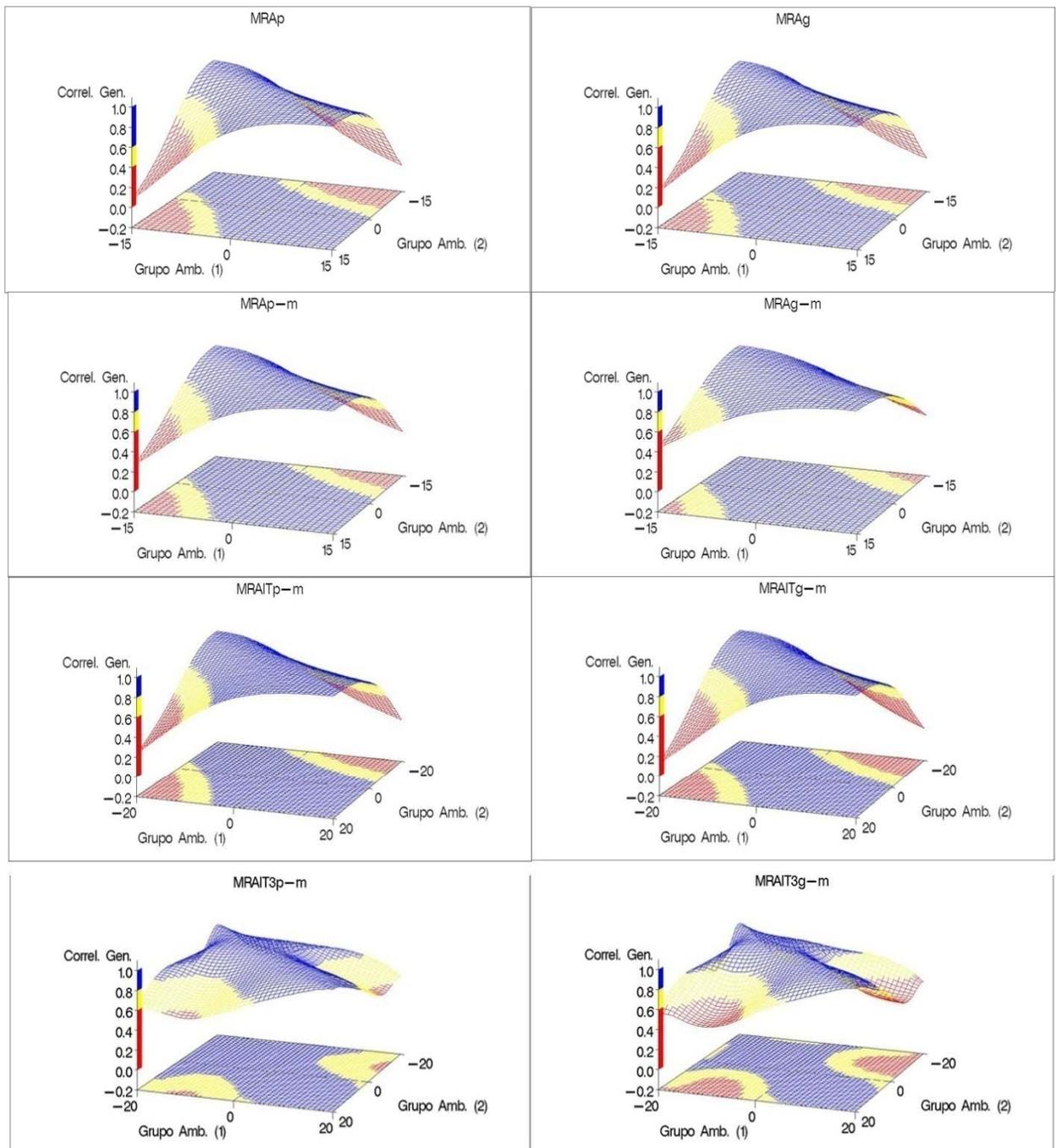


Figura 8. Superfícies de correlações genéticas estimadas entre grupos ambientais (GA1 x GA2) para diferentes MRAs (MRAg, MRAp, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m).

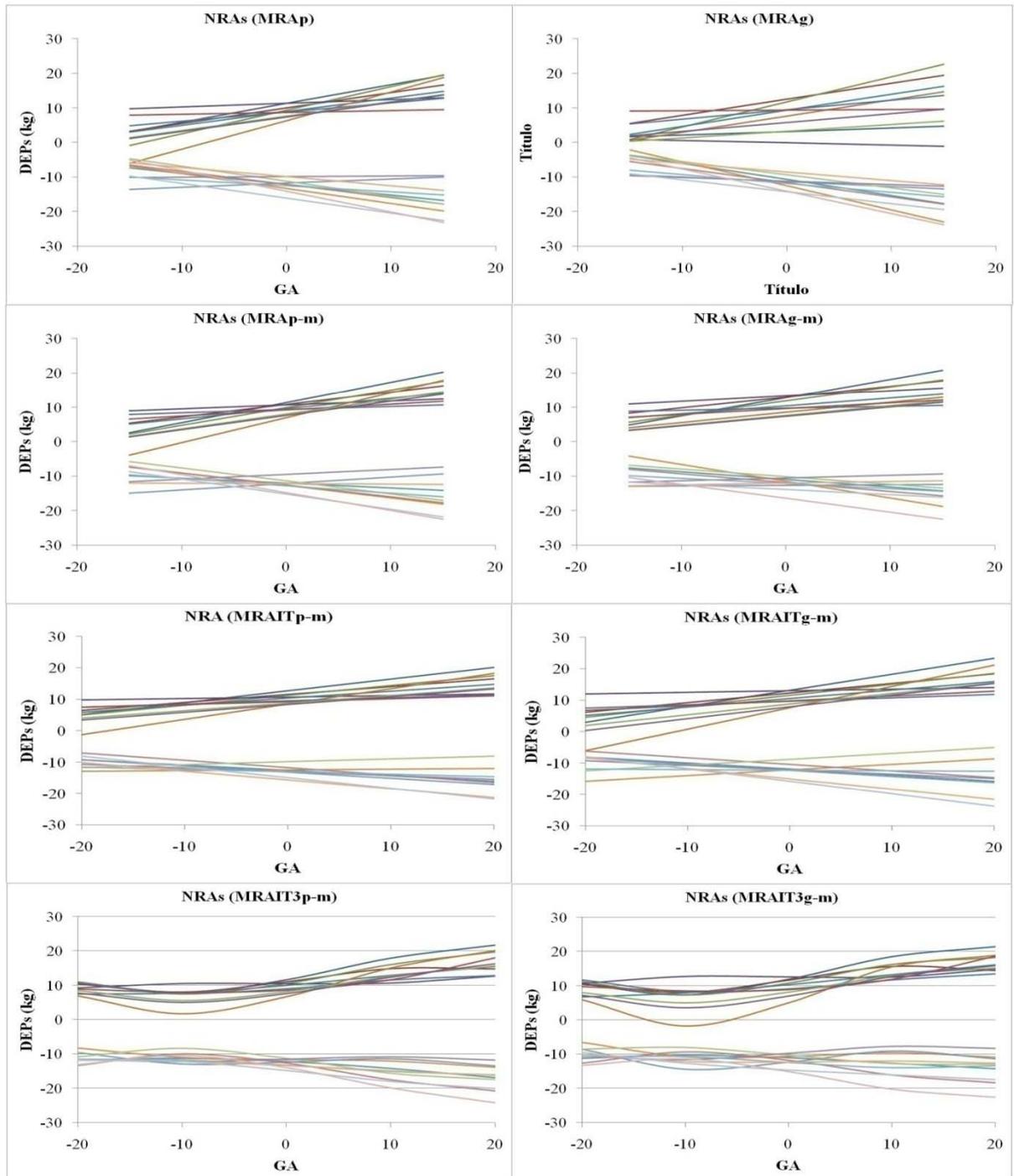


Figura 9. Normas de reação adaptativas (NRAs) de 20 touros (10 maiores DEPs e 10 menores DEPs na análise MU), expressas pela DEP (em kg) e plotadas ao longo do gradiente ambiental (GA) nos diferentes MRAs (MRAp, MRAg, MRAp-m, MRAg-m, MRAITp-m, MRAITg-m).

Tabela 5. Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e outros modelos em pontos específicos do gradiente ambiental (GA = -15, 0 e +15 para MRAp, MRAg, MRAp-m e MRAg-m e EG = -20, zero e +20 para MRAITp-m e MRAITg-m) e respectivas inclinações preditas das NRs (IPNR). Somente touros com pesos de progênie utilizadas na análise foram considerados. ( $p < 0,0001$  para todas as correlações).

	MRAp				MRAg			
	GA(-15)	GA(0)	GA(+15)	IPNR	GA(-15)	GA(0)	GA(+15)	IPNR
MU	0,77	0,99	0,96	0,76	0,66	0,97	0,92	0,64
	MRAp-m				MRAg-m			
	GA(-15)	GA(0)	GA(+15)	IPNR	GA(-15)	GA(0)	GA(+15)	IPNR
MU	0,85	0,99	0,97	0,75	0,88	0,97	0,96	0,72
	MRAITp-m				MRAITg-m			
	GA(-20)	GA(0)	GA(+20)	IPNR	GA(-20)	GA(0)	GA(+20)	IPNR
MU	0,86	1,00	0,97	0,76	0,78	0,97	0,94	0,69

Tabela 6. Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAIT3p-m e MRAIT3g-m em pontos específicos do gradiente ambiental (GA=-20, -10, 0, +10 e +20). Somente touros com pesos de progênie utilizadas na análise foram considerados. ( $p < 0,0001$  para todas as correlações).

	MRAIT3p-m					MRAIT3g-m				
	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)
MU	0,97	0,94	0,99	0,96	0,90	0,92	0,86	0,95	0,93	0,87

A variação das IPNRs está diretamente relacionada à importância da IGA e reflete a sensibilidade ambiental (FALCONER, 1990), referente à uma maior plasticidade (valores absolutos maiores de inclinação) ou robustez (valores absolutos menores de inclinação). As análises de regressão para as IPNRs de diferentes MRAs lineares foram consistentes ( $p < 0,0001$ ) e tiveram coeficientes de determinação entre 0,70 (MRAg X MRAg-m) e 0,98 (MRAg-m X MRAITp-m). A Figura 10 mostra as regressões e suas equações e coeficientes de determinação. Nos modelos de regressão cúbica, a inclinação das NRAs também se refere ao coeficiente linear, mas está correlacionada aos outros coeficientes (de curvatura e de inflexão), dificultando a direta conexão com o a sensibilidade ambiental.

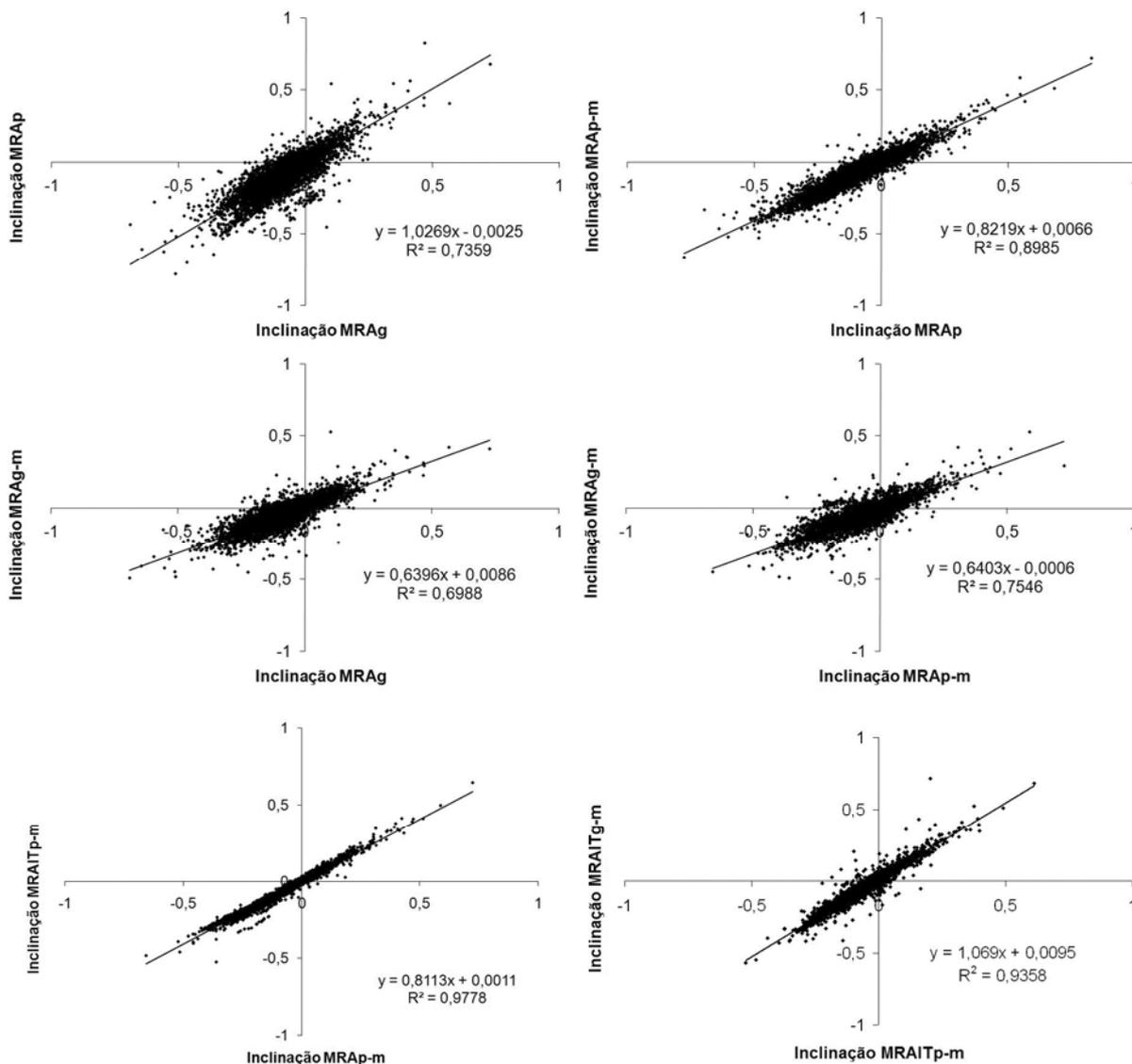


Figura 10. Regressões entre as inclinações (S) das NRAs previstas por diferentes modelos lineares (MRAP x MRAg, MRAP-m x MRAP, MRAg-m x MRAg, MRAg-m x MRAP-m, MRAITp-m x MRAP-m e MRAITg-m x MRAP-m), com suas respectivas equações de regressão e coeficientes de determinação  $R^2$  (todas as regressões com  $p < 0,0001$ ).

Nos resultados da análise de componentes principais da FC para os modelos com maior número de coeficientes (MRAIT3p-m e MRAIT3g-m, na Tabela 7), observa-se uma maior importância dos primeiros dois coeficientes ( $m=0$  e  $m=1$ ), visto que seus autovalores somam mais de 96% do total, representando a maior porcentagem da variação na característica. Os gráficos das autofunções são apresentados na Figura 11, sendo que para o primeiro coeficiente ( $m=0$ ), a autofunção é sempre positiva, o que significa que este

componente genético atua de forma semelhante em todo o gradiente ambiental. Para os outros coeficientes ( $m=1, 2$  e  $3$ ) ela é positiva ou negativa, dependendo do valor de GA, o que mostra que tais componentes genéticos têm efeitos antagônicos na característica peso, dependendo do ponto no gradiente ambiental. (VAN DER WERF, 1998).

Tabela 7. Autovalores considerando os coeficientes (quando  $m=0, 1, 2$  e  $3$ ) da funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT3p-m e MRAIT3g-m e coeficientes das autofunções correspondentes.

	<u>Autovalores</u>				<u>Coef. das Autofunções</u>			
	<b>m=0</b>	<b>m=1</b>	<b>m=2</b>	<b>m=3</b>	<b>m=0</b>	<b>m=1</b>	<b>m=2</b>	<b>m=3</b>
<b>MRAIT3p-m</b>	86,5	10,9	1,1	1,7	0,62	-0,51	-0,68	-0,16
					0,37	1,40	-0,09	-2,70
					0,19	1,00	2,09	0,48
					-0,14	-0,57	-0,76	4,58
<b>MRAIT3g-m</b>	86,2	15,9	1,8	2,3	0,64	-0,44	-0,70	-0,16
					0,35	1,72	-0,20	-2,50
					0,15	0,86	2,16	0,44
					-0,16	-1,08	-0,48	4,52

A variação do número de dados usados nas diferentes análises impediu a comparação do ajuste entre todos os modelos. Foram comparados os valores de AIC, BIC e Log L, obtidos pelo DFREML na estimação dos parâmetros genéticos entre modelos com o gradiente ambiental definido pela média de pesos nos grupos contemporâneos, cuja estrutura de dados foi utilizada também no modelo univariado (MU). Os três critérios classificaram os modelos na mesma ordem, sendo que o MU apresentou o pior ajuste (maior AIC e BIC e menor Log L), seguido pelo MRAp-m, MRAITp-m e pelo MRAIT3p-m, que apresentou o melhor ajuste (Figura 12).

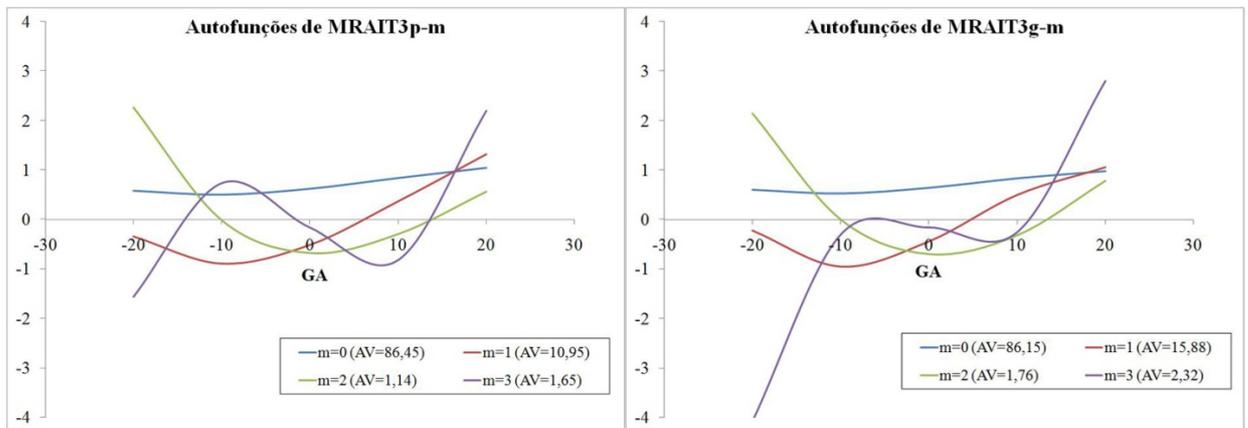


Figura 11. Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=0, 1, 2$  e  $3$ ) da FC estimados em MRAIT3p-m e MRAIT3g-m, com os respectivos autovalores (AV).

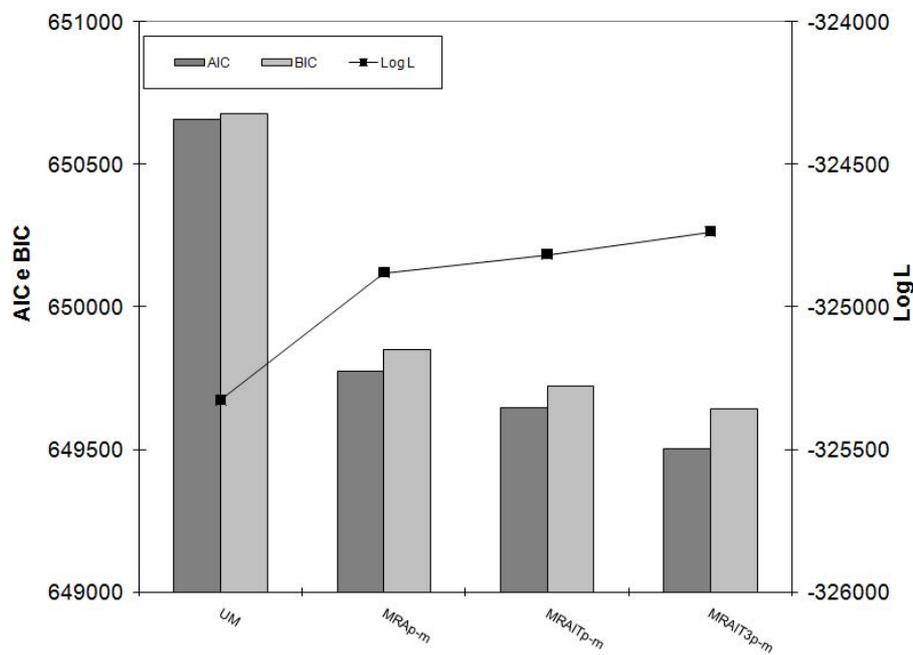


Figura 12. Valores de AIC, BIC e Log L dos modelos de estimação utilizados em MU, MRAp-m, MRAITp-m e MRAIT3p-m.

**b. Estudo do efeito de sexo**

A Tabela 8 mostra as estimativas dos parâmetros de cada modelo (com os erros-padrão aproximados para os coeficientes dos polinômios de Legendre e as variâncias residuais) nas diferentes análises. Foram repetidos os dados de MU como referência para a comparação gráfica com os modelos do estudo anterior. MUM e MUF tiveram coeficientes de nível (N) mais baixos que MU, mas muito pouco diferentes entre si. Observa-se que os coeficientes de nível ou intercepto (N) foram maiores em APM que em APF em MRAITp-m e MRAIT3p-m, e ligeiramente maiores em APF que em APM em MRAIT3g-m. Em compensação, os coeficientes de inclinação (S) foram muito maiores em APF que em APM, chegando a 76% a mais em MRAIT3g-m, sugerindo uma maior IGA nas análises com progênes de fêmeas. As correlações entre os coeficientes de nível e inclinação (N x I) foram de 0,67, 0,67 e 0,50 para MRAITp-mM, MRAIT3p-mM e MRAIT3g-mM, e de 0,34, 0,39 e 0,37 em MRAITp-mF, MRAIT3p-mF e MRAIT3g-mF, respectivamente, sugerindo que a IGA em APF estão relacionadas a mudanças de ranking enquanto que em APM há IGA de escala, devido à heteroscedasticidade.

Os valores dos coeficientes quadráticos (C) foram muito maiores em APF que em APM, enquanto que os coeficientes cúbicos (I) foram muito maiores em APM que em APF. Quanto à avaliação dos ajustes, os modelos cúbicos tiveram valores de AIC ligeiramente menores em MRAIT3p-mM e em MRAIT3p-mF (305000 e 283036, respectivamente), quando comparado com os modelos lineares MRAITp-mM e MRAITp-mF (305011 e 283056, respectivamente) . Já os valores de BIC tiveram comportamento inverso, sendo menores para os modelos lineares (305080 e 283125, em MRAITp-mM e MRAITp-mF, respectivamente) que os modelos cúbicos (305130 e 283165, em MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, respectivamente).

Comparando-se as estimativas de herdabilidade em APM e APF (Figura 13), observa-se que as análises de machos apresentaram valores quase sempre inferiores aos de fêmeas, exceto no extremo ambiental desfavorável, no modelo MRAIT3p-mM. Em MUM e MUF, os valores de  $h^2$  foram 0,20 e 0,27, respectivamente, não constando dos gráficos. Os modelos de regressão cúbica permitiram uma maior elevação da herdabilidade, atingindo valores de 0,68 e 0,72 nos modelos MRAIT3p-mF e MRAIT3g-mF. Em, MRAITp-mM, a herdabilidade foi crescente, mostrando que o modelo com polinômio linear não permitiu identificar alterações abruptas no extremo ambiental desfavorável. MRAIT3g-mM apresentou valores de  $h^2$  em ambientes intermediários mais elevados que em MRAITp-mM e MRAIT3p-mM.

Tabela 8. Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como das covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (MU, MUM, MUF, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro.

	Nível	Inclinação		Curvatura			Inflexão			$\hat{\sigma}_{el p=1}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=2}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=3}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=4}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=5}^2$	
	(N)	(S)	NxS	NxC	SxC	NxI	SxI	CxI							
	(k=1)	(k=2)	(k=3)	(k=4)			(k=4)								
<b>MU</b>	80,6									629,2					
	$\pm 5,6$									$\pm 6,9$					
<b>MUM</b>	77,0									735,8					
	$\pm 8,2$									$\pm 9,3$					
<b>MUF</b>	74,4									512,0					
	$\pm 7,5$									$\pm 8,1$					
<b>MRAITp-mM</b>	76,6	11,3	19,6							564,0	654,4	749,5	765,9	989,1	
	$\pm 9,4$	$\pm 5,3$	$\pm 5,4$							$\pm 14,2$	$\pm 13,0$	$\pm 19,4$	$\pm 29,5$	$\pm 71,4$	
<b>MRAITp-mF</b>	69,9	14,0	10,6							391,8	454,1	506,8	540,4	712,2	
	$\pm 8,5$	$\pm 5,9$	$\pm 5,5$							$\pm 11,4$	$\pm 11,2$	$\pm 18,6$	$\pm 33,1$	$\pm 77,2$	
<b>MRAIT3p-mM</b>	83,1	8,6	17,8	1,7	6,3	2,8	4,5	-6,8	-1,2	-0,5	563,1	652,8	752,6	763,6	984,0
	$\pm 11,3$	$\pm 7,0$	$\pm 6,6$	$\pm 4,1$	$\pm 4,9$	$\pm 4,7$	$\pm 2,6$	$\pm 3,7$	$\pm 3,01$	$\pm 2,2$	$\pm 14,3$	$\pm 12,9$	$\pm 19,6$	$\pm 29,5$	$\pm 71,3$
<b>MRAIT3p-mF</b>	75,2	13,0	12,3	5,6	6,7	6,0	0,6	-0,8	0,9	1,5	391,6	453,8	505,9	541,5	703,6
	$\pm 9,7$	$\pm 8,9$	$\pm 7,5$	$\pm 5,6$	$\pm 5,2$	$\pm 6,1$	$\pm 2,2$	$\pm 3,7$	$\pm 3,7$	$\pm 3,13$	$\pm 11,5$	$\pm 11,3$	$\pm 18,7$	$\pm 34,1$	$\pm 77,6$
<b>MRAIT3g-mM</b>	82,9	9,2	13,9	1,4	3,8	3,2	5,1	-3,4	-2,1	-1,1	565,3	647,2	757,5	764,8	986,4
	$\pm 11,5$	$\pm 7,4$	$\pm 6,7$	$\pm 4,3$	$\pm 4,9$	$\pm 4,9$	$\pm 3,1$	$\pm 4,2$	$\pm 3,4$	$\pm 2,5$	$\pm 15,2$	$\pm 13,1$	$\pm 21,0$	$\pm 32,0$	$\pm 74,3$
<b>MRAIT3g-mF</b>	84,4	16,2	13,6	6,0	3,9	5,3	0,6	0,3	1,1	1,9	394,0	463,5	509,5	533,9	701,1
	$\pm 10,1$	$\pm 7,2$	$\pm 6,8$	$\pm 3,8$	$\pm 4,5$	$\pm 4,3$	$\pm 2,1$	$\pm 3,3$	$\pm 2,9$	$\pm 2,3$	$\pm 10,6$	$\pm 8,6$	$\pm 12,2$	$\pm 17,9$	$\pm 30,3$

As estimativas de variância fenotípica ( $\sigma_F^2$ ) foram muito maiores nas análises de machos (Figura 14), sendo um fator importante para explicar a menor herdabilidade, visto que as estimativas de variância genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) foram semelhantes entre os sexos (Figura 15). Já as maiores elevações deste componente ocorreram no extremo ambiental negativo em MRAIT3p-mM e MRAIT3g-mM, e no extremo ambiental positivo em MRAIT3p-mF e MRAIT3g-mF. A partição das estimativas de variância residual em cinco classes, com a variância genética aditiva definida como contínua, causou saltos abruptos nas curvas de estimativas de variância residual e, conseqüentemente nas de variância fenotípica, confirmando a heteroscedasticidade ao longo dos níveis de GA (Figura 16). As estimativas de variância residual sem o componente genético ( $\sigma_E^2$ ) aumentaram levemente ao longo do gradiente ambiental, mas foram variáveis dentro das classes (aumentando quando  $p = 1$ , estabilizando em  $p = 2$ , e diminuindo quando  $p = 3$  a 5, muito mais acentuadamente nos modelos de regressão cúbica). Os modelos de machos apresentaram variância residual muito maior do que os modelos de fêmeas, sendo que nos modelos de regressão cúbica de fêmeas, houve maior variação dentro da classe  $p=5$ , enquanto que em modelos de machos houve maior variação dentro da classe  $p=1$ .

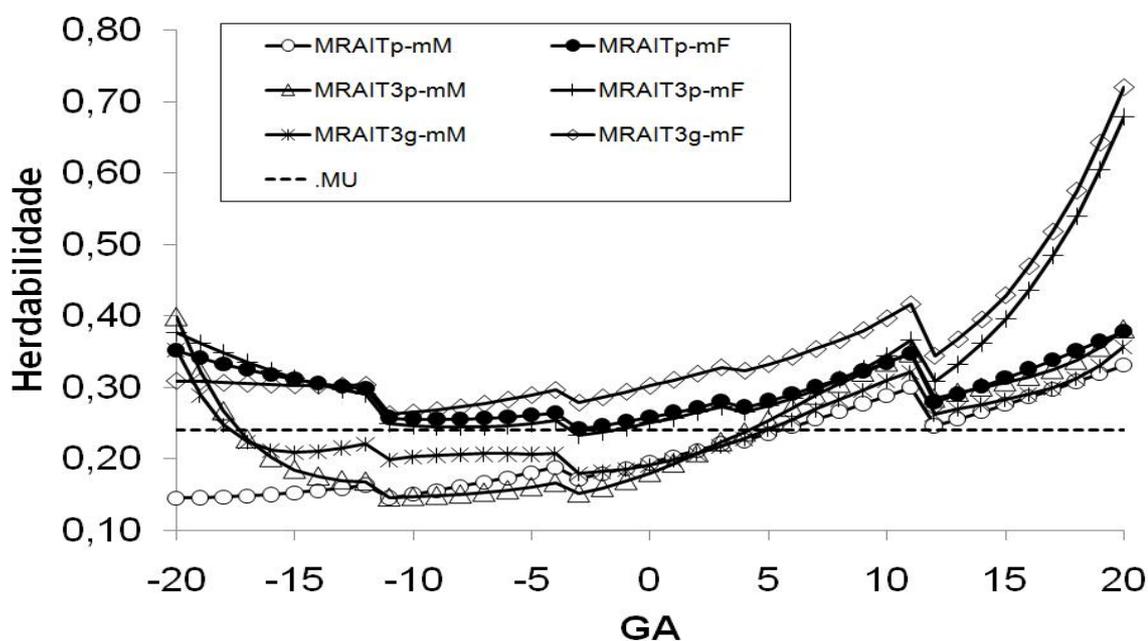


Figura 13. Estimativas de herdabilidade ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) para MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF.

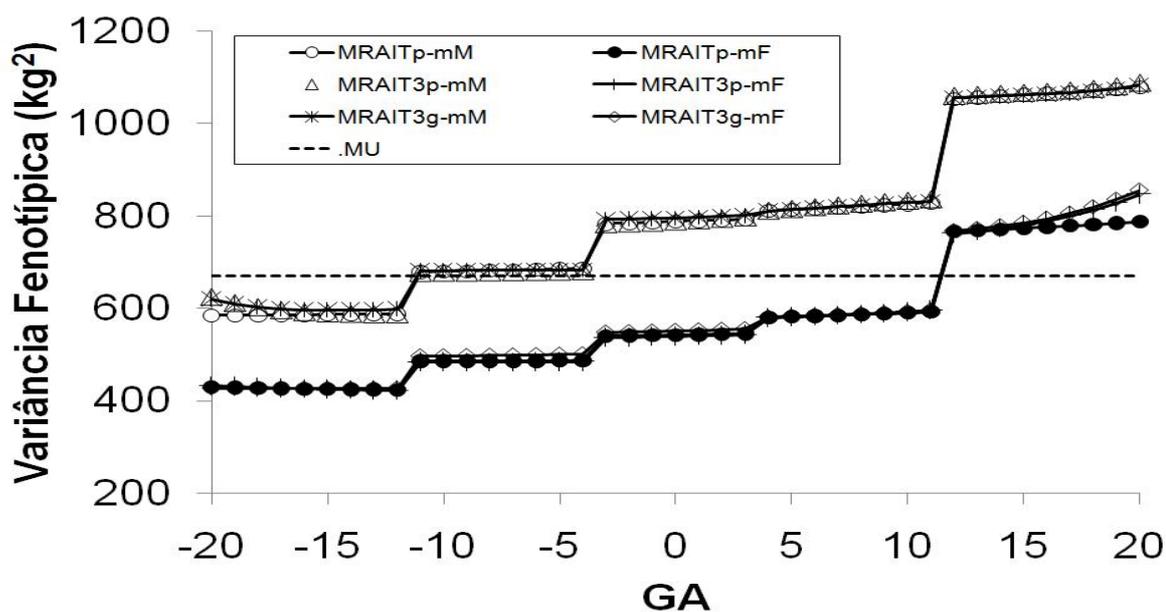


Figura 14. Estimativas de variância fenotípica (em  $\text{kg}^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .

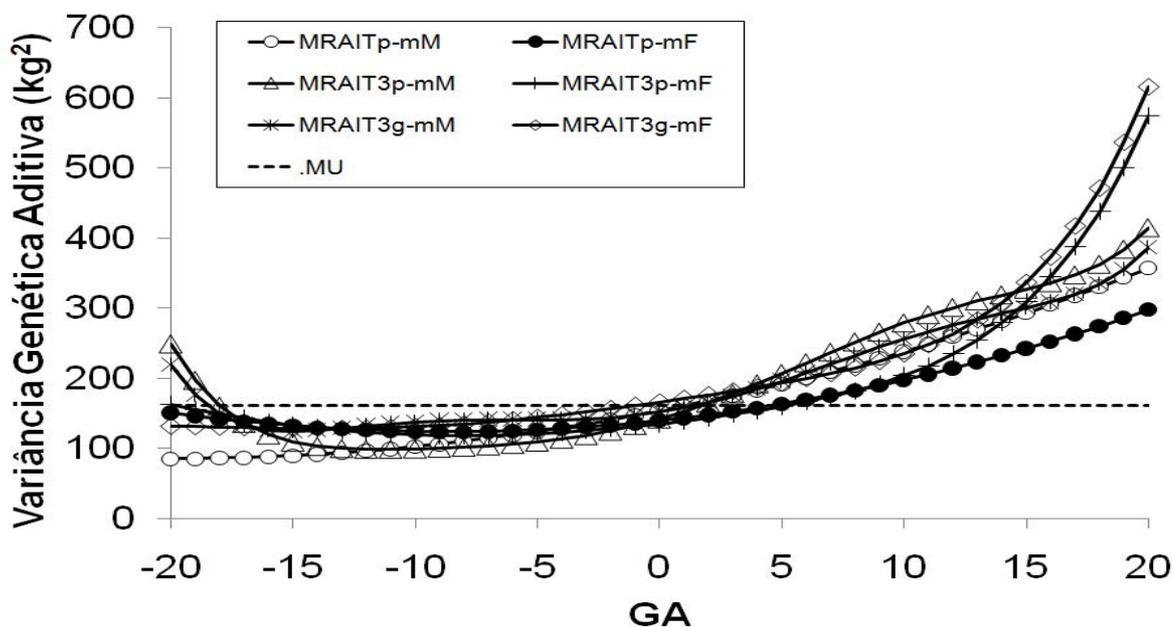


Figura 15. Estimativas de variância genética aditiva (em  $\text{kg}^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF .

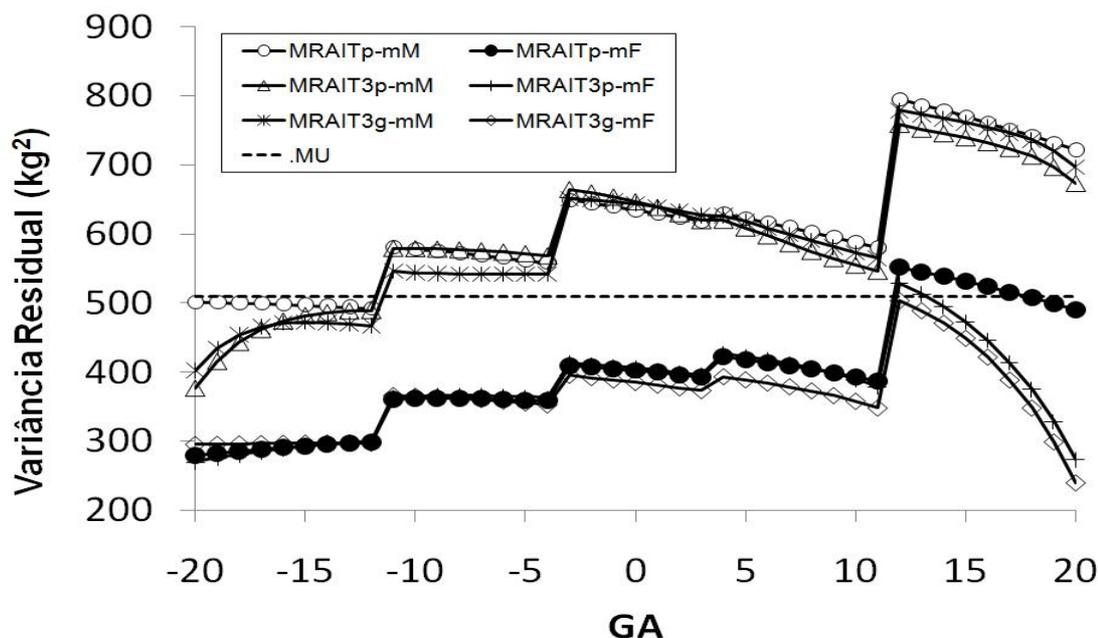


Figura 16. Estimativas de variância residual (em  $\text{kg}^2$ ) ao longo do gradiente ambiental definido pela variável de grupos ambientais (GA) em MU, MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF.

Os MRAs estimaram as funções de covariância (FC) e a partir delas foram estimadas as correlações genéticas ( $r_g$ ) entre ambientes nos gráficos de superfície tridimensionais da Figura 17. As superfícies apresentaram diferenças marcantes na comparação entre os sexos. As superfícies de correlação dos modelos de fêmeas mostraram correlações baixas entre os ambientes positivos e negativos, com áreas em amarelo e vermelho mais extensas, indicando uma maior importância da IGA ( $r_g$  mínima de 0,26, 0,47 e 0,54 em MRAITp-mF, MRAIT3p-mF e MRAIT3g-mF, respectivamente). As superfícies de correlação dos modelos de machos mostraram em geral valores maiores, com uma área maior em azul, indicando uma importância menor da IGA, apesar de apresentar correlações genéticas mínimas ainda relativamente baixas entre extremos nos modelos cúbicos, visto que estes permitem maior liberdade na alteração nos extremos das normas de reação ( $r_g$  mínima de 0,50, 0,46 e 0,43 em MRAITp-mM, MRAIT3p-mM e MRAIT3g-mM, respectivamente). A importância do coeficiente cúbico para as análises de machos se refletiu no formato da superfície, com o surgimento de áreas de baixa correlação entre ambientes negativos. A alteração abrupta nas estimativas dos extremos ambientais negativos exigiu modificações só permitidas aos modelos com polinômios de mais altos graus. Nos modelos de fêmeas, ocorreu uma tendência de diminuição das correlações de forma linear, a partir de ambientes intermediários, restringindo

a importância dos coeficientes de mais alto grau. O acréscimo do coeficiente quadrático intensificou a diminuição das correlações genéticas entre ambientes negativos e positivos, exatamente nos quadrantes opostos.

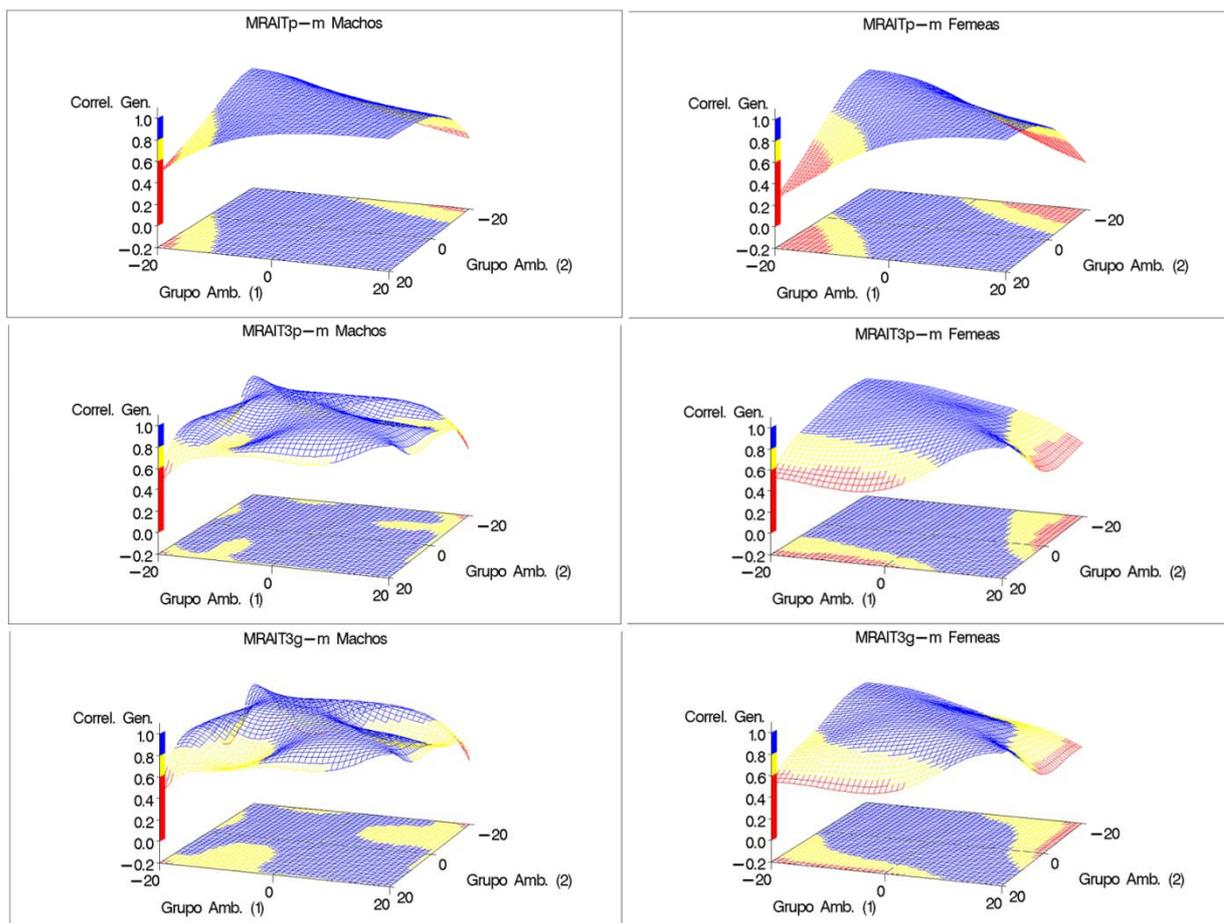


Figura 17. Superfícies de correlações genéticas estimadas entre grupos ambientais (GA1 x GA2) para diferentes MRAs (MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF). A parte em azul das superfícies mostram  $r_g$  acima de 0,8, a parte em amarelo  $r_g$  entre 0,6 e 0,8 e em vermelho,  $r_g$  abaixo de 0,6.

As normas de reação adaptativas (NRAs) foram definidas usando os valores genéticos preditos expressos em diferenças esperadas na progênie (DEPs) ao longo do gradiente ambiental. As NRAs dos dez animais com mais altos e mais baixos DEPs em MU são apresentadas na Figura 18. É interessante notar que a expressão da interação nos modelos de regressão cúbica parece se acentuar em ambientes negativos não extremos (entre GAs de -15 a -5), havendo aproximação e cruzamento das normas nesses pontos. O estudo da

sensibilidade ambiental foi realizada por meio das inclinações preditas das normas de reação (IPNRs), calculadas somente nos modelos lineares, visto que nos modelos cúbicos, o coeficiente de inclinação (linear - S) está correlacionado aos coeficientes de curvatura (quadrático - C) e inflexão (cúbico - I). A análise de correlação das DEPs em MU (constante e independente do gradiente ambiental) em função das DEPs em MRAs nos GAs -20, zero e +20 e IPNRs nos modelos de polinômios de primeiro grau, e nos GAs -20, -10, zero, +10 e +20 nos modelos com polinômios de terceiro grau, para animais com dados de P450 da progênie na análise, mostraram resultados significantes ( $p < 0,0001$ ). Considerando-se o estudo anterior com os dados totais, observou-se que a separação dos sexos nas análises gerou efeitos divergentes. Nos modelos lineares, a correlação das DEPs em MU foi sempre maior com as DEPs em GA=0. DEPs em MU foram mais correlacionadas com DEPs em GA=+20 do que em GA=-20. As correlações foram maiores nos modelos de progênie de machos do que de fêmeas. Observou-se que a correlação das DEPs em MU e as IPNRs foram muito maiores com os valores do modelo MRAITp-mM (0,70) do que com valores do modelo MRAITp-mF (0,35) (Tabela 9). Os resultados da análise em modelos de regressão cúbica (Tabela 10) explicaram algumas situações apresentadas nos modelos de dados totais do estudo anterior (vide Tabela 7): quando considerados os dados totais, a correlação intermediária encontrada não exprime as divergências entre machos e fêmeas. Nas análises de machos, as DEPs em ambientes extremos de maior correlação com as DEPs em MU foram de GAs positivos, enquanto que nas análises de fêmeas, foram de GAs negativos.

No estudo de correlação entre DEPs de APMs e DEPs de APFs, os resultados foram também significativos ( $P < 0,0001$ ) (Tabelas 11 e 12). Em todos os modelos, as correlações estiveram abaixo ou iguais a 0,70, indicando uma interação genótipo-ambiente-sexo (IGAS), sendo que os menores valores se mantiveram entre ambientes opostos, ou na correlação com ambientes positivos dos modelos de fêmeas. A correlação entre as IPNRs de MRAITp-mM e de MRAITp-mF foi de 0,41, baixa apesar de positiva, considerando-se que são os mesmos touros com acurácias elevadas (todos os animais comparados com mais de 50 progênies na análise).

Tabela 9. Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAITp-mM e MRAITp-mF em pontos específicos do gradiente ambiental (GA = -20, 0 e +20) e respectivas inclinações preditas da NRA (IPNR). Somente touros com pesos de progênie utilizadas na análise foram considerados. ( $p < 0,0001$  para todas as regressões).

	MRAITp-mM				MRAITp-mF			
	GA(-20)	GA(0)	GA(+20)	IPNR	GA(-20)	GA(0)	GA(+20)	IPNR
<b>MU</b>	0,74	0,83	0,82	0,70	0,64	0,81	0,75	0,35

Tabela 10. Coeficientes de correlação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) para MU e MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF em pontos específicos do gradiente ambiental (GA=-20, -10, 0, +10 e +20). Somente touros com pesos de progênie utilizadas na análise foram considerados. ( $p < 0,0001$  para todas as regressões).

	MRAIT3p-mM					MRAIT3p-mF				
	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)
<b>MU</b>	0,77	0,80	0,83	0,82	0,79	0,78	0,78	0,79	0,80	0,67

	MRAIT3g-mM					MRAIT3g-mF				
	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)	GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)
<b>MU</b>	0,71	0,70	0,76	0,76	0,75	0,77	0,81	0,82	0,82	0,69

Tabela 11. Coeficientes de correlação entre DEPs estimadas em GA=-20, GA=0 e GA=+20, nas análises de MRAITp-mM e MRAITp-mF. Em negrito foram destacados os valores de correlação abaixo de 0,50.

		MRAITp-mF		
		GA(-20)	GA(0)	GA(+20)
<b>MRAITp-mM</b>	<b>GA(-20)</b>	0,67	0,65	<b>0,50</b>
	<b>GA(0)</b>	<b>0,56</b>	0,66	<b>0,59</b>
	<b>GA(+20)</b>	<b>0,47</b>	0,62	<b>0,59</b>

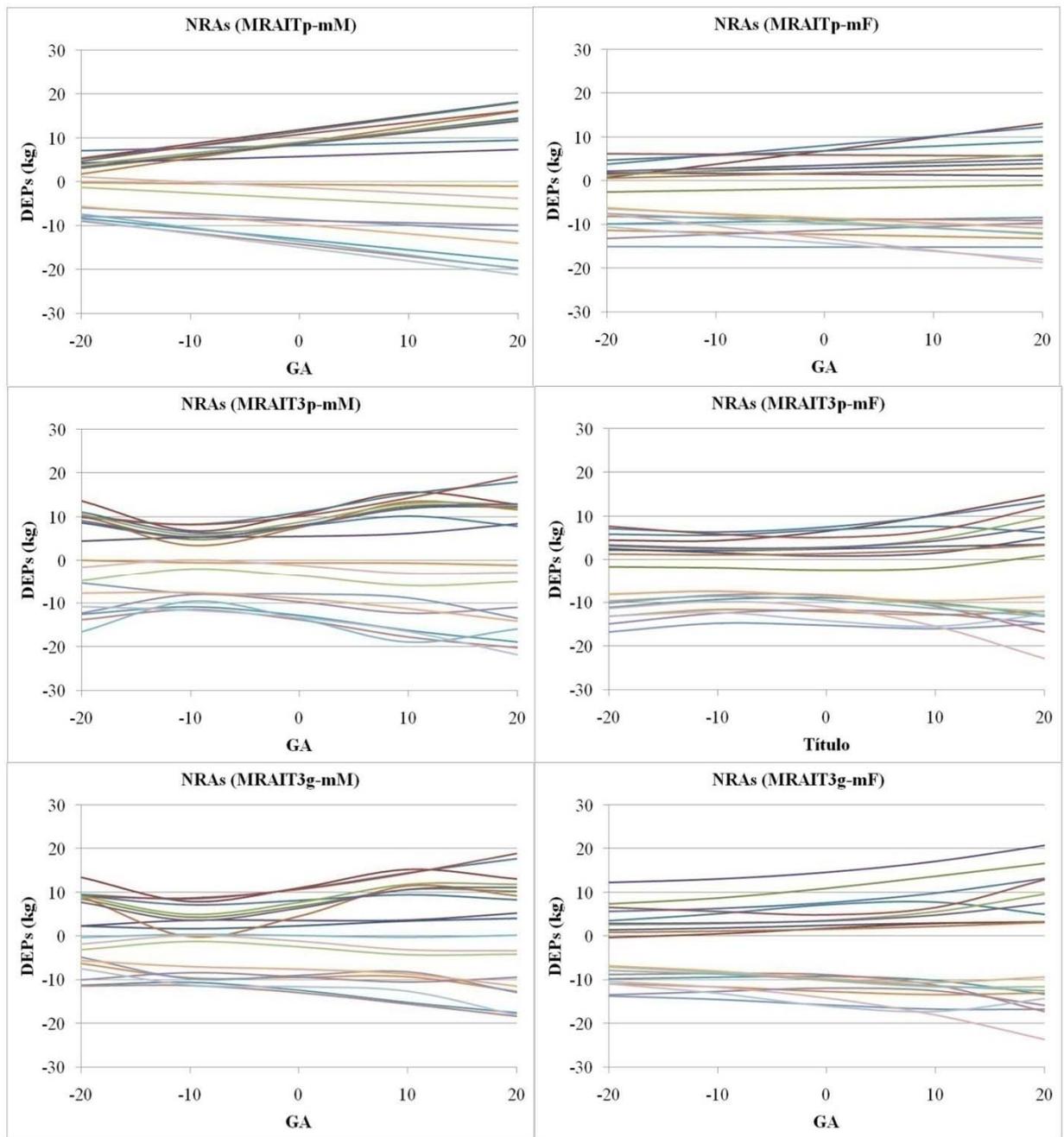


Figura 18. Normas de reação adaptativas (NRAs) de 20 touros (10 maiores DEPs e 10 menores DEPs na análise MU), expressas pela DEP (em kg), plotadas ao longo do gradiente ambiental (GA) nos diferentes MRAs (MRAITp-mM, MRAITp-mF, MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF).

Foram definidos os valores de autovalores e autofunções para os modelos com maior número de coeficientes (MRAIT3p-mM, MRAIT3p-mF, MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF, na Tabela 13). Neste caso, com as análises de sexos separados, observou-se também uma maior importância dos primeiros dois coeficientes, de intercepto ( $m=0$ ) e de inclinação ( $m=1$ ), visto que seus autovalores somaram mais de 95% do total, explicando a maior porção da variação na característica. Os autovalores dos coeficientes quadráticos ( $m=2$ ) foram próximos de zero em APMs. Em APFs, os autovalores dos coeficientes cúbicos ( $m=3$ ) foram aproximados a zero. As plotagens das autofunções são apresentadas na Figura 19. Novamente, para o primeiro coeficiente ( $m=0$ ), a autofunção foi sempre positiva em ambos os sexos. Para os outros coeficientes ( $m=1, 2$  e  $3$ ) ela é positiva ou negativa, dependendo do valor. Estes resultados indicam que a seleção nos coeficientes de intercepto e de inclinação pode alterar o formato da norma de reação, mas de forma diferente entre eles, dependendo da faixa considerada no gradiente ambiental.

Tabela 12. Coeficientes de correlação entre DEPs estimadas em  $GA=-20$ ,  $GA=0$  e  $GA=+20$ , nas análises de MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF. Em negrito foram destacados os valores de correlação abaixo de 0,50.

		MRAIT3p-mF				
		GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)
MRAIT3p-mM	GA(-20)	<b>0,58</b>	<b>0,58</b>	0,60	0,62	<b>0,54</b>
	GA(-10)	0,70	0,70	0,67	0,62	<b>0,48</b>
	GA(0)	0,66	0,66	0,66	0,65	<b>0,52</b>
	GA(+10)	0,60	0,60	0,62	0,64	<b>0,55</b>
	GA(+20)	0,62	0,62	0,61	0,60	<b>0,51</b>
		MRAIT3g-mF				
		GA(-20)	GA(-10)	GA(0)	GA(+10)	GA(+20)
MRAIT3g-mM	GA(-20)	<b>0,53</b>	<b>0,56</b>	<b>0,58</b>	0,61	<b>0,54</b>
	GA(-10)	0,66	0,66	0,63	<b>0,58</b>	<b>0,45</b>
	GA(0)	0,65	0,66	0,66	0,64	<b>0,53</b>
	GA(+10)	<b>0,58</b>	0,60	0,62	0,65	<b>0,58</b>
	GA(+20)	0,61	0,62	0,62	0,63	<b>0,55</b>

Tabela 13. Autovalores considerando os coeficientes (quando  $m=0, 1, 2$  e  $3$ ) das funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF, com os coeficientes das autofunções correspondentes.

	Autovalores				Coef. das Autofunções			
	m=0	m=1	m=2	m=3	m=0	m=1	m=2	m=3
MRAIT3p-mM	88,2	5,1	0,7	3,8	0,62	-0,39	-0,74	0,17
					0,50	0,37	-0,47	-2,96
					0,19	0,74	2,23	-0,23
					-0,39	1,20	0,10	4,50
MRAIT3p-mF	78,4	13,4	2,5	0,0	0,60	-0,54	-0,61	0,31
					0,25	0,66	-1,62	-2,50
					0,25	1,15	1,86	-0,88
					-0,03	0,61	1,67	4,32
MRAIT3g-mM	85,8	8,4	0,2	4,2	0,65	-0,40	-0,73	-0,10
					0,35	2,20	-0,63	-2,00
					0,12	0,80	2,22	0,20
					-0,22	-2,00	0,35	4,20
MRAIT3g-mF	88,2	13,0	3,4	0,0	0,64	-0,57	-0,56	0,27
					0,24	0,59	-1,57	-2,55
					0,14	1,26	1,83	-0,82
					-0,03	0,67	1,50	4,38

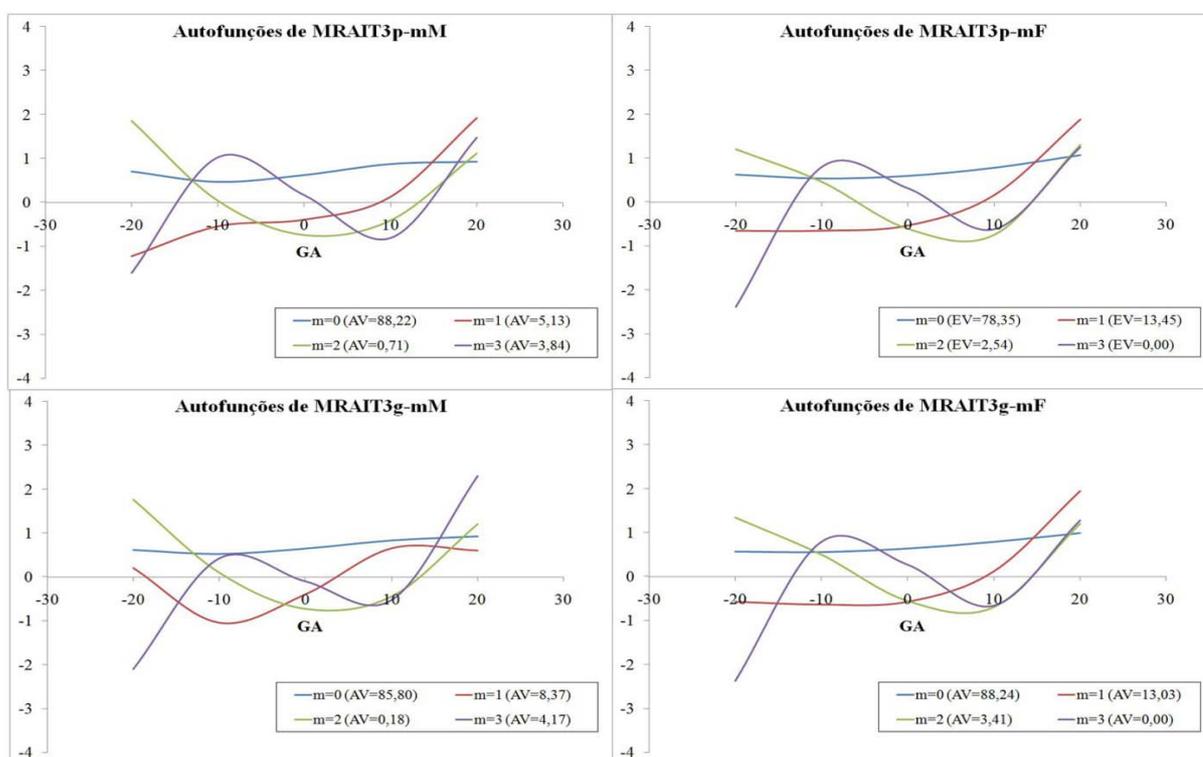


Figura 19. Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=0, 1, 2$  e  $3$ ) da CF estimada em MRAIT3p-mM e MRAIT3p-mF, e MRAIT3g-mM e MRAIT3g-mF, com os respectivos autovalores (AV).

### c. Estudo do efeito de idade

As estimativas dos parâmetros de regressão aleatória para as análises com polinômios de primeiro grau, em AT, APM e APF nas diferentes idades são mostradas na Tabela 14. Nota-se que todas as estimativas de coeficientes dos polinômios de Legendre tiveram uma tendência de aumento com o aumento da idade. Na FPreD, as APF tiveram estimativas de interceptos maiores que em APM, com as estimativas de AT permanecendo num nível intermediário.

Na FPosD, as estimativas dos interceptos foram maiores em APF que em APM. Estimativas de inclinação foram maiores em AT em todas as idades. APM apresentaram os menores valores, exceto em MRAIT210F, onde foi praticamente o mesmo que em APF. As covariâncias e correlações entre os coeficientes de intercepto e a inclinação (NxS) mostraram uma tendência de diminuição com a idade em APF (passando de 0,83 em MRAIT120F para 0,34 em MRAIT450F). Em APM, ocorreu a tendência oposta, com correlações NxS crescentes em função da idade (de 0,34 em MRAIT120M para 0,67 em MRAIT450M).

Associando as correlações aos coeficientes, conclui-se que ocorreu uma IGA de ranking na FPreD em APM, que passou a uma IGA de escala até os 450 dias, devido à intensificação da heteroscedasticidade. Em APF, a IGA de escala na FPreD passou a uma IGA de ranking bastante intensa na FPosD.

Considerando as análises com polinômios cúbicos em sexos separados (Tabela 15), foram obtidos valores muito semelhantes para os coeficientes de intercepto, de nível e as suas correlações, mantendo as tendências observadas nas análises lineares. Os coeficientes quadráticos tiveram importância crescente em função da idade para APF, sendo pouco importantes em APM. Já os coeficientes cúbicos foram próximos de zero em APF, com importância crescente ao longo do desenvolvimento em APM. Os erros-padrão das estimativas dos coeficientes aumentaram com o aumento dos parâmetros estimados.

As alterações nas estimativas dos componentes de variância e da herdabilidade ( $h^2$ ) nas diferentes idades são mostradas nas Figuras 20 e 21, em análises lineares e cúbicas, respectivamente. Foram representadas como funções de uma variável bidimensional (GA x idade), para cada análise, mas alerta-se que o eixo da idade foi representada de forma contínua, embora os resultados sejam discretos, visando facilitar a visualização global.

Tabela 14. Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N) e inclinação (S) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, com as correlações entre parênteses) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises (MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T, MRAIT450T, MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M, MRAIT450M, MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F, MRAIT450F). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro.

	I (k=1)	S (k=2)	I X S	$\hat{\sigma}_{e p=1}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=2}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=3}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=4}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=5}^2$
<b>MRAIT120T</b>	16,4 ± 0,8	3,3 ± 0,5	4,1 (0,55) ± 0,4	205,6 ± 3,3	205,1 ± 2,2	215,9 ± 2,1	211,5 ± 2,3	237,2 ± 3,3
<b>MRAIT120M</b>	14,0 ± 1,81	1,6 ± 1,0	1,6 (0,34) ± 1,0	225,3 ± 4,2	224,6 ± 4,5	232,7 ± 6,3	229,2 ± 9,9	254,9 ± 20,8
<b>MRAIT120F</b>	19,1 ± 2,2	2,0 ± 1,1	5,1 (0,83) ± 1,2	188,1 ± 3,6	186,1 ± 3,8	194,7 ± 5,7	187,4 ± 8,4	221,5 ± 18,6
<b>MRAIT210T</b>	30,7 ± 3,1	8,7 ± 2,1	4,8 (0,30) ± 1,9	368,8 ± 5,5	400,2 ± 6,2	399,5 ± 8,2	413,4 ± 12,1	450,5 ± 24,1
<b>MRAIT210M</b>	29,5 ± 3,9	5,0 ± 2,4	3,7 (0,31) ± 2,3	402,9 ± 8,3	429,8 ± 9,6	443,8 ± 12,5	451,7 ± 18,6	484,3 ± 42,6
<b>MRAIT210F</b>	35,3 ± 4,6	4,9 ± 2,6	8,9 (0,67) ± 2,6	334,6 ± 7,3	364,6 ± 7,9	363,6 ± 10,5	366,6 ± 17,3	398,9 ± 41,1
<b>MRAIT365T</b>	67,3 ± 6,5	16,1 ± 4,3	20,0 (0,61) ± 4,2	452,5 ± 8,3	499,9 ± 7,3	563,5 ± 13,1	602,6 ± 22,9	784,3 ± 48,6
<b>MRAIT365M</b>	54,3 ± 7,9	8,3 ± 5,2	12,3 (0,58) ± 5,1	522,4 ± 13,2	556,9 ± 11,4	657,1 ± 20,9	653,5 ± 35,3	862,2 ± 86,4
<b>MRAIT365F</b>	50,9 ± 7,2	13,4 ± 5,6	12,1 (0,46) ± 5,1	381,5 ± 10,6	426,3 ± 9,1	482,2 ± 16,3	515,6 ± 31,9	702,5 ± 100,4
<b>MRAIT450T</b>	77,2 ± 6,9	16,6 ± 4,6	16,6 (0,46) ± 4,4	476,1 ± 9,4	564,6 ± 9,2	617,3 ± 16,1	681,5 ± 29,4	854,0 ± 55,6
<b>MRAIT450M</b>	76,6 ± 9,4	11,3 ± 5,3	19,6(0,67) ± 5,4	563,9 ± 14,2	654,4 ± 12,9	749,5 ± 19,4	765,9 ± 29,5	989,1 ± 71,4
<b>MRAIT450F</b>	69,9 ± 8,5	14,0 ± 5,9	10,6 (0,34) ± 5,5	391,8 ± 11,5	454,1 ± 11,3	506,8 ± 18,6	540,4 ± 33,1	712,2 ± 77,2

Tabela 15. Estimativas das variâncias dos coeficientes de nível (N), inclinação (S), curvatura (C) e inflexão (I) dos polinômios de Legendre, bem como de suas covariâncias (N x S, N x C, S x C, N x I, S x I e C x I) e das variâncias residuais do modelo de touro nas diferentes análises com polinômios cúbicos (MRAIT120M3, MRAIT120F3, MRAIT210M3, MRAIT210F3, MRAIT365M3, MRAIT365F3, MRAIT450M3 e MRAIT450F3). Os erros-padrão aproximados são mostrados abaixo de cada parâmetro.

	Nível (N) (m=0)	Inclinação (S) (m=1)	Curvatura (C) (m=2)		Inflexão (I) (m=3)			$\hat{\sigma}_{el p=1}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=2}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=3}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=4}^2$	$\hat{\sigma}_{el p=5}^2$			
			NxS	NxC SxC	NxI SxI CxI										
<b>MRAIT120M3</b>	13,8	1,7	1,7	0,5	-0,2	0,4	0,0	-0,1	0,0	0,0	224,7	225,0	232,7	228,2	253,8
	± 1,9	± 1,2	± 1,1	± 0,8	± 0,8	± 0,8	± 0,4	± 0,6	± 0,5	± 0,5	± 4,2	± 4,5	± 6,3	± 9,9	± 20,3
<b>MRAIT120F3</b>	19,5	2,0	5,3	0,4	0,8	0,2	0,3	-0,1	-0,2	-0,2	187,3	185,5	195,3	188,0	218,7
	± 2,4	± 1,5	± 1,4	± 0,7	± 0,8	± 0,8	± 0,3	± 0,6	± 0,5	± 0,4	± 3,6	± 3,8	± 5,7	± 8,2	± 19,3
<b>MRAIT210M3</b>	33,1	4,2	4,1	0,9	4,7	1,4	1,2	-0,7	-0,9	-0,5	400,4	429,5	444,7	453,5	478,6
	± 4,3	± 3,3	± 2,8	± 1,9	± 1,9	± 2,2	± 1,0	± 1,6	± 1,5	± 1,1	± 8,2	± 9,7	± 12,4	± 18,6	± 43,8
<b>MRAIT210F3</b>	36,5	5,1	9,4	1,4	2,2	1,4	0,0	0,1	0,3	0,1	334,4	362,4	364,5	367,1	397,9
	± 5,2	± 4,4	± 3,7	± 2,7	± 2,6	± 3,1	± 0,9	± 1,5	± 1,7	± 1,4	± 7,3	± 8,0	± 10,4	± 17,3	± 41,1
<b>MRAIT365M3</b>	55,7	6,8	12,6	1,8	2,8	2,8	1,3	-0,3	-1,5	-0,1	522,9	554,9	659,0	652,7	858,9
	± 9,6	± 7,4	± 6,8	± 4,3	± 4,5	± 4,8	± 2,0	± 3,0	± 2,8	± 2,4	± 13,2	± 11,4	± 20,9	± 35,3	± 87,1
<b>MRAIT365F3</b>	52,3	13,3	11,6	4,9	2,9	0,6	2,5	-1,2	1,7	-0,1	376,0	423,6	485,8	517,8	690,3
	± 9,0	± 10,1	± 7,6	± 5,9	± 5,9	± 7,4	± 3,0	± 3,9	± 4,6	± 3,7	± 10,6	± 9,2	± 16,4	± 32,3	± 99,5
<b>MRAIT450M3</b>	83,1	8,6	17,8	1,7	6,3	2,8	4,5	-6,8	-1,2	-0,5	563,1	652,8	752,6	763,6	984,0
	± 11,3	± 7,0	± 6,6	± 4,1	± 4,9	± 4,7	± 2,6	± 3,7	± 3,0	± 2,2	± 14,3	± 12,9	± 19,6	± 29,5	± 71,3
<b>MRAIT450F3</b>	75,2	13,0	12,3	5,6	6,7	6,0	0,6	-0,8	0,9	1,5	391,6	453,8	505,9	541,5	703,6
	± 9,7	± 8,9	± 7,5	± 5,6	± 5,2	± 6,1	± 2,2	± 3,7	± 3,7	± 3,13	± 11,5	± 11,3	± 18,7	± 34,1	± 77,6

Nas análises lineares e cúbicas, as estimativas de variância fenotípica e residual foram muito maiores em APM, crescentes no sentido positivo da idade e do ambiente (exceto na faixa positiva extrema, com decréscimo da variância residual). As estimativas de variância genética apresentaram diferenças ao longo do plano GA x idade. Todas as estimativas de variância genética cresceram, em diferentes proporções, com o aumento dos valores de GA e com o aumento das idades, exceto em APF, que aumentou também em extremos ambientais negativos na FPosD nas análises lineares. Nas análises cúbicas, houve elevação no extremo ambiental negativo também em MRAIT450M3.

Nas análises lineares, houve uma tendência geral de estimativas mais altas de  $h^2$  em APF, principalmente em valores mais positivos de GA na FPreD. As estimativas de  $h^2$  em APF foram mais altas que em APM em ambientes positivos na FPreD e em todos os ambientes na FPosD. Na FPosD em APF, as estimativas de  $h^2$  foram crescentes também na direção dos extremos negativos, com valores mínimos próximos ao meio do gradiente ambiental. As estimativas de  $h^2$  em APM foram menores que em APF, exceto em GAs muito negativos de MRAIT120M, onde foram bastante similares. Na FPreD em APM, as curvas foram aproximadamente parabólicas, apresentando um ponto de  $h^2$  mínima deslocado para GAs mais negativos na FPosD, chegando a ser totalmente crescente em MRAIT450M. Em AT, as estimativas de  $h^2$  foram intermediárias entre APM e APF na FPreD e atingiram valores mais altos em GAs positivos e valores mais baixos em GAs negativos na FPosD. As análises cúbicas diferiram principalmente na elevação da herdabilidade no extremo negativo em MRAIT450M3 (APM) e na maior estimativa de  $h^2$  em ambientes positivos extremos em APF.

As estimativas de  $h^2$  variaram diferentemente dentro de cada análise. Para pesos aos 120, 210, 365 e 450 dias usando MRAs lineares, os valores em AT variaram de 0,11 (GA = -14) a 0,31 (GA = +20), 0,14 (GA = -6) a 0,30 (GA = +20), 0,17 (GA = -11) a 0,42 (GA = +20) e 0,20 (GA = -11) a 0,39 (GA = +20), em APM variaram de 0,11 (GA = -12) a 0,18 (GA = +20), 0,12 (GA = -7) a 0,22 (GA = +20), 0,13 (GA = -11) a 0,26 (GA = +20) e 0,15 (GA = -20) a 0,33 (GA = +20), e em APF, de 0,08 (GA = -20) a 0,35 (GA = +20), 0,11 (GA = -20) a 0,37 (GA = +20), 0,18 (GA = -10) a 0,35 (GA = +20) e 0,26 (GA = -9) a 0,38 (GA = +20), respectivamente. Como referência comparativa, uma meta-análise bayesiana para as características de crescimento em bovinos de corte zebuínos brasileiros (GIANOTTI et al., 2006) obteve 0,31 (0,29 a 0,33), 0,24 (0,23 a 0,25), 0,28 (0,26 a 0,30) e 0,33 (0,30 a 0,35) como estimativas conjuntas de  $h^2$  (e com intervalo de confiança de 95%) para peso ao nascer, peso à desmama, peso aos 365 dias e peso aos 550 dias para efeitos diretos. Em um modelo animal de regressão aleatória, ajustando efeitos maternos e diretos para o crescimento de

bovinos zebu, ALBUQUERQUE e MEYER (2001) encontraram estimativas de  $h^2$  que, a partir de 0,32, decresceram após o nascimento, até os animais atingirem entre 120 e 180 dias, com valor de 0,14, tornando-se rapidamente crescente depois disso, atingindo os mais altos valores depois de 550 dias (cerca de 0,40).

As superfícies de correlações genéticas estimadas entre ambientes são medidas indicativas da importância da IGA (Figura 22 e 23). Tomando como referência o valor de 0,8, proposto por ROBERTSON (1959) como indicativo de mudança de ranking, os valores mais baixos nas análises lineares foram observados entre ambientes extremos opostos em AT (0,29, 0,09, 0,21, 0,24 para as idades de 120, 210, 365 e 450 dias de idade, respectivamente). Em APM, ocorreu IGA mais importante entre ambientes extremos opostos na FPreD (0,51 e 0,34), mas com correlações crescentes na FPreD (0,44 e 0,49), comparados com os valores em APF, com IGA menos importante na FPreD (0,74 e 0,52), mas as correlações genéticas com valores mais baixos entre GAs extremos opostos na FPreD (0,13 e 0,26). Nas análises cúbicas, houve o aparecimento de uma região de baixa correlação entre ambientes extremos positivos e ambientes negativos intermediários em APM na FPosD. Em APF as superfícies foram bastante semelhantes às das análises lineares APF. Estes resultados permitem uma melhor compreensão do papel dos coeficientes de correlação  $N \times S$  dos polinômios de Legendre da matriz  $G$  estimada: mesmo com uma variância maior de  $S$  na FPreD para APF, as correlações mais altas entre  $N$  e  $S$  indicaram uma heteroscedasticidade destacada, ao invés de grandes mudanças no ranking de valores genéticos. As situações se invertem em APM, com mais altas estimativas de correlação  $N \times S$  e menor IGA na FPosD e mais baixas correlações  $N \times S$  e maior IGA na FPreD. As correlações genéticas muito baixas entre ambientes extremos opostos em AT em todas as idades mostram um confundimento causado pela junção dos dados de progênies machos e fêmeas.

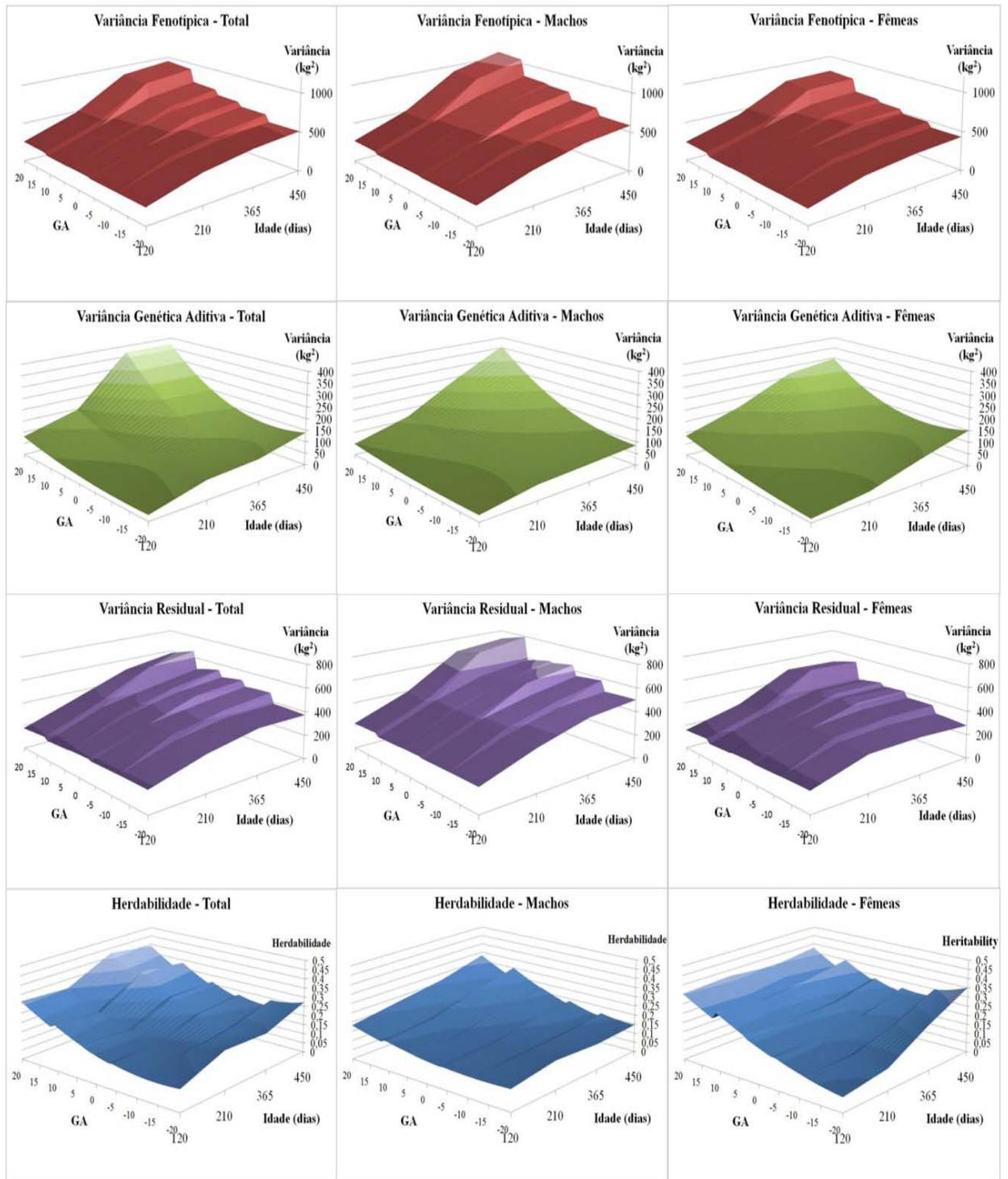


Figura 20. Gráficos tridimensionais das estimativas de variância fenotípica, genética aditiva e residual, e também de herdabilidade ao longo dos eixos de gradiente ambiental (GA) e de idade (em dias) a partir das estimações das análises de regressão aleatória com polinômios lineares totais (AT) e de sexo separado (progênie Machos e Fêmeas – APM e APF).

A partir deste ponto, será estudada a sensibilidade ambiental como representada pelo coeficiente angular das normas (FALCONER, 1990), sendo consideradas somente as predições das análises lineares para as análises de correlação entre DEPs e IPRNs. As correlações entre DEPs de diferentes análises mostraram valores sempre positivos, mas relativamente baixos (Tabela 16). A interação genótipo-sexo foi avaliada pela  $r_{DEP}$  entre APM e APF em cada extremo ambiental em diferentes idades. Os valores de  $r_{DEP}$  foram maiores no extremo ambiental negativo (GA=-20), com valores de 0,66, 0,66, 0,80 e 0,82, para P120, P210, P365 e P450, respectivamente. Foram menores no extremo ambiental positivo (GA=+20), com valores de 0,60, 0,60, 0,60 e 0,74, e intermediárias no ambiente GA=0, com valores de 0,64, 0,64, 0,71 e 0,84, dentro das mesmas idades. O efeito do sexo intensificou a importância da IGA entre ambientes extremos opostos, com valores mais baixos de  $r_{DEP}$  entre os sexos (0,53, 0,45, 0,44 e 0,55 em 120, 210, 365 e 450 dias, respectivamente) do que dentro do sexo.

O primeiro estudo (item **a.**) mostrou que as DEPs de ambientes intermediários (GA=0), na situação de análise total, tiveram correlação mais alta com as DEPs do modelo univariado tradicional, com valores similares aos usados nas avaliações genéticas utilizadas nos programas de melhoramento atuais. As DEPs em GA=0 foram mais correlacionadas às DEPs em GA=+20 do que às DEPs em GA=-20. As diferenças aumentaram na FPosD em APF.

A Tabela 17 mostra as comparações entre diferentes idades. As  $r_{DEPS}$  mais elevadas são mostradas com fundo cinza mais escuro, enquanto que  $r_{DEPS}$  mais baixas têm fundo cinza mais claro (de 0,30 – branco – até 0,90 – cinza escuro, com incrementos na cor de 0,10 em 0,10 unidades). Foram observados maiores valores considerando a diagonal principal da tabela, o que mostrou uma correlação mais alta entre as idades mais próximas, análises de mesmo sexo e ambientes semelhantes. A diagonal inversa da tabela mostrou valores mais baixos entre idades mais distantes, sexos diferentes e ambientes extremos opostos. Menores valores foram notados em comparações entre MRAIT120F e MRAIT365M, mesmo em ambientes semelhantes. Quando o sexo e o ambiente foram considerados concomitantemente, não se observou um padrão geral, o que implica na existência de interações genótipo-ambiente-sexo-idade (IGASI) importantes.

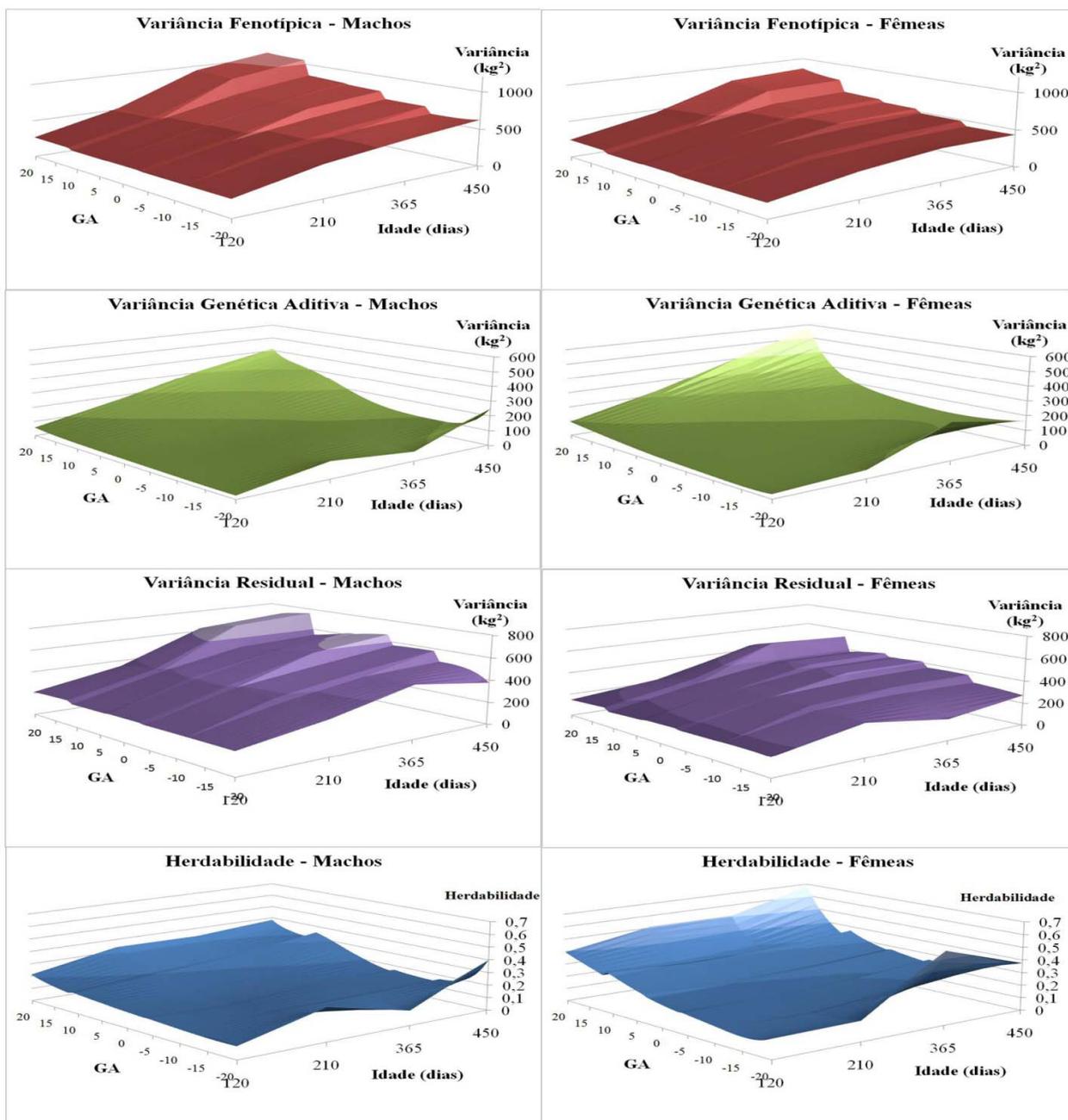


Figura 21. Gráficos tridimensionais das estimativas de variância fenotípica, genética aditiva e residual, e também de herdabilidade ao longo dos eixos de gradiente ambiental (GA) e de idade (em dias) a partir das estimações das análises de regressão aleatória com polinômios cúbicos de sexo separado (progênies Machos e Fêmeas – APM e APF).

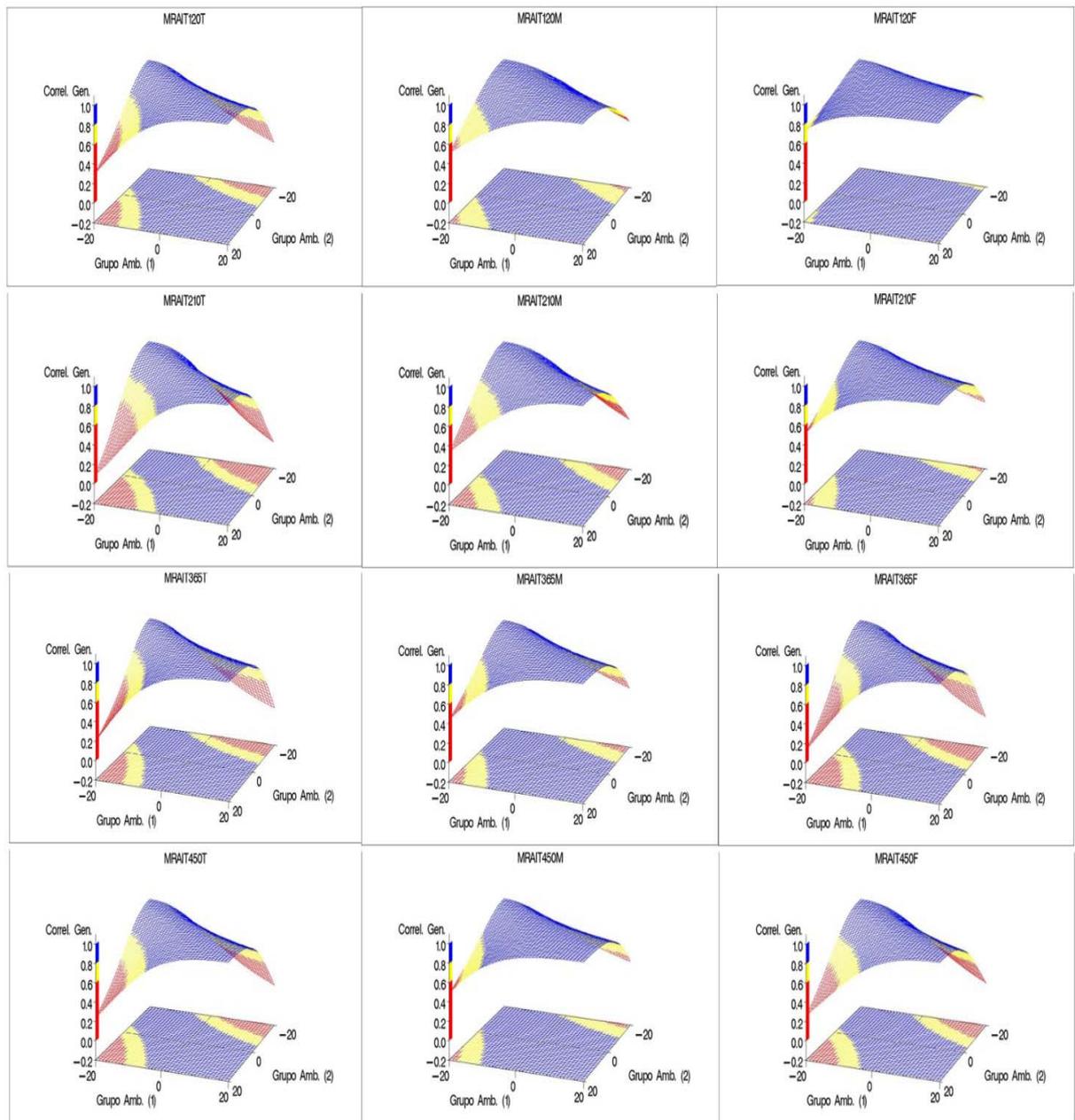


Figura 22. Correlações genéticas entre grupos ambientais GA (Grupo Ambiental 1 x Grupo Ambiental 2) em análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênies machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênies fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F). Áreas vermelhas correspondem a valores de correlação abaixo de 0,6, áreas amarelas a valores entre 0,6 e 0,8 e azuis a valores acima de 0,8.

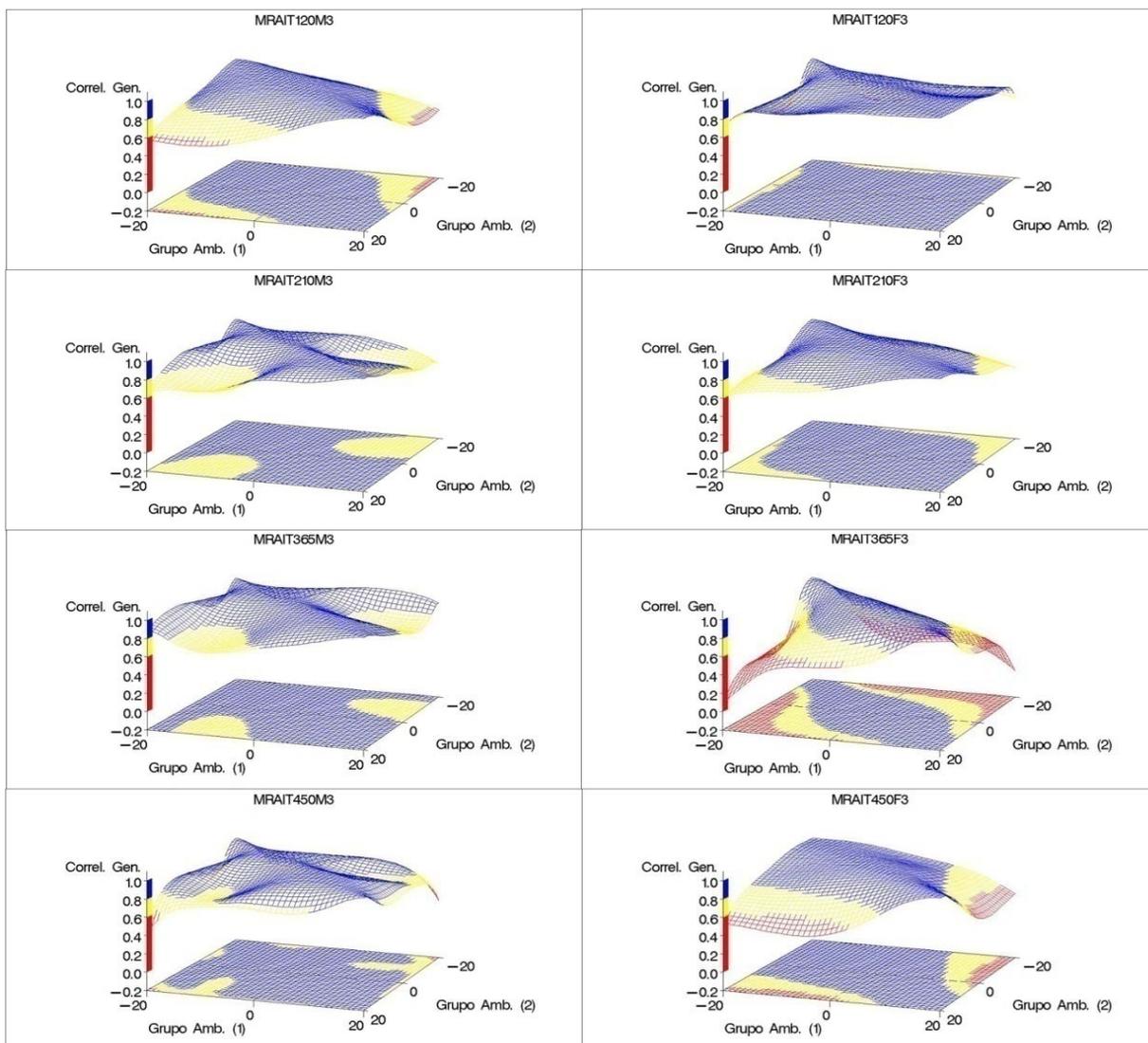


Figura 23. Correlações genéticas entre grupos ambientais GA (Grupo Ambiental 1 x Grupo Ambiental 2) em análises cúbicas de progênes machos (APM3: MRAIT120M3, MRAIT210M3, MRAIT365M3 e MRAIT450M3) e análises cúbicas de progênes fêmeas (APF3: MRAIT120F3, MRAIT210F3, MRAIT365F3 e MRAIT450F3). Áreas vermelhas correspondem a valores de correlação abaixo de 0,6, áreas amarelas a valores entre 0,6 e 0,8 e azuis a valores acima de 0,8.

Tabela 16. Coeficientes de correlação ( $r_{DEP}$ ) entre DEPs nas análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênies machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênies fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), no ambiente extremo negativo (GA = -20), intermediário (GA = 0) e extremo positivo (GA = +20) ( $p < 0.001$ ).

		<b>MRAIT120T</b>			<b>MRAIT120M</b>			<b>MRAIT120F</b>		
		<b>GA-20</b>	<b>GA0</b>	<b>GA+20</b>	<b>GA-20</b>	<b>GA0</b>	<b>GA+20</b>	<b>GA-20</b>	<b>GA0</b>	<b>GA+20</b>
<b>MRAIT120T</b>	<b>GA-20</b>	1,00	0,80	0,57	0,86	0,73	0,56	0,77	0,65	0,58
	<b>GA0</b>		1,00	0,94	0,78	0,84	0,80	0,83	0,85	0,83
	<b>GA+20</b>			1,00	0,61	0,77	0,81	0,73	0,82	0,84
<b>MRAIT120M</b>	<b>GA-20</b>				1,00	0,92	0,76	0,66	0,58	0,53
	<b>GA0</b>					1,00	0,96	0,67	0,64	0,61
	<b>GA+20</b>						1,00	0,61	0,62	0,60
<b>MRAIT120F</b>	<b>GA-20</b>							1,00	0,95	0,90
	<b>GA0</b>								1,00	0,99
	<b>GA+20</b>									1,00
		<b>MRAIT210T</b>			<b>MRAIT210M</b>			<b>MRAIT210F</b>		
		<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>
<b>MRAIT210T</b>	<b>GA-20</b>	1,00	0,75	0,38	0,86	0,67	0,42	0,77	0,59	0,47
	<b>GA0</b>		1,00	0,90	0,78	0,87	0,79	0,79	0,86	0,83
	<b>GA+20</b>			1,00	0,51	0,77	0,82	0,58	0,81	0,85
<b>MRAIT210M</b>	<b>GA-20</b>				1,00	0,86	0,61	0,66	0,58	0,50
	<b>GA0</b>					1,00	0,93	0,60	0,64	0,62
	<b>GA+20</b>						1,00	0,45	0,58	0,60
<b>MRAIT210F</b>	<b>GA-20</b>							1,00	0,90	0,78
	<b>GA0</b>								1,00	0,98
	<b>GA+20</b>									1,00
		<b>MRAIT365T</b>			<b>MRAIT365M</b>			<b>MRAIT365F</b>		
		<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>
<b>MRAIT365T</b>	<b>GA-20</b>	1,00	0,72	0,41	0,91	0,73	0,56	0,92	0,69	0,39
	<b>GA0</b>		1,00	0,93	0,77	0,88	0,85	0,65	0,87	0,79
	<b>GA+20</b>			1,00	0,52	0,76	0,82	0,36	0,77	0,83
<b>MRAIT365M</b>	<b>GA-20</b>				1,00	0,89	0,74	0,80	0,67	0,44
	<b>GA0</b>					1,00	0,97	0,64	0,71	0,59
	<b>GA+20</b>						1,00	0,50	0,67	0,61
<b>MRAIT365F</b>	<b>GA-20</b>							1,00	0,75	0,42
	<b>GA0</b>								1,00	0,92
	<b>GA+20</b>									1,00
		<b>MRAIT450T</b>			<b>MRAIT450M</b>			<b>MRAIT450F</b>		
		<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>	<b>EG-20</b>	<b>EG0</b>	<b>EG+20</b>
<b>MRAIT450T</b>	<b>GA-20</b>	1,00	0,75	0,44	0,88	0,73	0,61	0,90	0,75	0,46
	<b>GA0</b>		1,00	0,92	0,77	0,88	0,87	0,72	0,91	0,85
	<b>GA+20</b>			1,00	0,53	0,77	0,83	0,46	0,81	0,89
<b>MRAIT450M</b>	<b>GA-20</b>				1,00	0,90	0,79	0,82	0,76	0,55
	<b>GA0</b>					1,00	0,98	0,71	0,82	0,71
	<b>GA+20</b>						1,00	0,62	0,79	0,74
<b>MRAIT450F</b>	<b>GA-20</b>							1,00	0,83	0,51
	<b>GA0</b>								1,00	0,91
	<b>GA+20</b>									1,00

Considerando-se as análises unidimensionais atuais representadas pela DEP em GA=0 nas análises totais, observou-se que o P120 está mais correlacionado com as DEPs em GA=+20 de APF no P450 (0,64, não mostrado em tabela). Em contraste, o P450 das análises atuais foram mais correlacionadas com as DEPs em GA=+20 de APM no P120 (0,65).

Tabela 17. Coeficientes de correlação ( $r_{EPD}$ ) entre DEPs em diferentes idades nas análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênies machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênies fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), no ambiente extremo negativo (GA = -20) e positivo (GA = +20). ( $p < 0.001$ )

	GA	MRAIT210M		MRAIT210F		MRAIT365M		MRAIT365F		MRAIT450M		MRAIT450F	
		-20	+20	-20	+20	-20	+20	-20	+20	-20	+20	-20	+20
MRAIT120M	-20	0,81	0,68	0,63	0,52	0,65	0,56	0,59	0,42	0,61	0,39	0,59	0,42
	+20	0,61	0,85	0,52	0,59	0,49	0,67	0,37	0,55	0,52	0,58	0,45	0,62
MRAIT120F	-20	0,57	0,51	0,85	0,81	0,48	0,43	0,58	0,63	0,57	0,50	0,61	0,58
	+20	0,44	0,52	0,69	0,86	0,31	0,42	0,36	0,73	0,46	0,54	0,44	0,69
MRAIT210M	-20					0,74	0,53	0,64	0,47	0,66	0,43	0,58	0,41
	+20					0,54	0,78	0,34	0,59	0,54	0,63	0,45	0,63
MRAIT210F	-20					0,60	0,46	0,75	0,64	0,68	0,53	0,73	0,58
	+20					0,45	0,53	0,47	0,83	0,56	0,62	0,55	0,76
MRAIT365M	-20									0,87	0,62	0,81	0,42
	+20									0,71	0,82	0,65	0,70
MRAIT365F	-20									0,74	0,45	0,85	0,33
	+20									0,56	0,69	0,50	0,86

Em relação à sensibilidade ambiental, os modelos de norma de reação são extremamente úteis ao informar coeficientes que indiquem a plasticidade ou a robustez. FALCONER (1990) sugeriu a inclinação da norma de reação (INR) como um indicador para a sensibilidade ambiental. No estudo presente, calculou-se a inclinação predita da norma de reação (IPNR) através do  $\Delta EPD/\Delta EG$  coeficiente angular de primeiro grau da norma, considerando-se um polinômio ordinário ( $IPNR = \Delta DEP/\Delta GA$ ). Os coeficientes de correlação ( $r_{INPR}$ ) entre as INPRs em diferentes análises são mostradas na Tabela 18. O mais alto valor correspondeu à  $r_{INPR}$  entre MRAIT450T e MRAIT450F (0,83) e a mais baixa à  $r_{INPR}$  entre MRAIT120F e MRAIT210M (0,31). Dentro da mesma idade, os diferentes sexos apresentaram  $r_{INPR}$  sempre abaixo de 0,52.

Tabela 18. Coeficientes de correlação entre inclinações preditas das normas de reação ( $r_{IPNR}$ ) nas análises em diferentes idades, considerando dados totais (T), dados de progênies machos (M) e de progênies fêmeas (F) ( $p < 0,001$ )

		MRAIT120			MRAIT210			MRAIT365			MRAIT450		
		T	M	F	T	M	F	T	M	F	T	M	F
MRAIT120	T	1,00	0,74	0,73	0,73	0,59	0,68	0,67	0,58	0,62	0,64	0,58	0,59
	M		1,00	0,39	0,52	0,66	0,38	0,50	0,57	0,47	0,63	0,57	0,52
	F			1,00	0,54	0,31	0,81	0,59	0,39	0,67	0,52	0,50	0,52
MRAIT210	T				1,00	0,75	0,74	0,63	0,55	0,57	0,53	0,50	0,48
	M					1,00	0,44	0,61	0,72	0,43	0,55	0,52	0,44
	F						1,00	0,63	0,45	0,71	0,55	0,54	0,53
MRAIT365	T							1,00	0,77	0,82	0,80	0,63	0,71
	M								1,00	0,52	0,65	0,77	0,50
	F									1,00	0,76	0,58	0,82
MRAIT450	T										1,00	0,74	0,83
	M											1,00	0,50
	F												1,00

Os coeficientes de correlação entre DEPs em diferentes ambientes e as IPNRs em AT, APM e APF ( $r_{IPNR \times DEP}$ ) são mostradas na Tabela 19. As correlações foram, em sua maioria, positivas, sugerindo que a seleção de animais com mais altas DEPs selecionará também animais com IPRN positivos. Somente DEPs em EG=-20 tiveram  $r_{IPNR \times DEP}$  negativos ou próximos de zero, dependendo se em AT, APM ou APF.

Novamente, os resultados reforçaram a idéia de que a FPreD e FPosD são situações divergentes nas análises de machos e fêmeas. As IPNRs na FPreD apresentaram maior  $r_{IPNR \times DEP}$  com as DEPs em APF, enquanto que IPNRs tiveram  $r_{IPNR \times DEP}$  mais elevadas com DEPs em APM. As DEPs em ambiente intermediário e extremo positivo foram positivamente correlacionadas às IPRNs em todas as análises. As DEPs em AT mostraram que a DEP tradicional (altamente correlacionada com DEPs em GA=0, segundo o primeiro estudo) podem afetar a IPRN de diferentes formas em AT, APM e APF.

Tabela 19. Coeficientes de correlação ( $r_{IPNR \times DEP}$ ) entre inclinações preditas das normas de reação (IPNR) e as diferenças esperadas na progênie (DEP) em diferentes ambientes (GA = -20, GA = 0 e GA = +20) nas análises totais (AT), de progênies de machos (APM) e de progênies de fêmeas (APF) nas respectivas idades (120, 210, 365 e 450 dias). ( $p < 0.01$ , exceto em \*).

IPNRs	DEPs em AT			DEPs em APM			DEPs em APF		
	GA-20	GA0	GA+20	GA-20	GA0	GA+20	GA-20	GA0	GA+20
120T	0,04	0,62	0,84	0,19	0,46	0,62	0,38	0,57	0,63
210T	-0,30	0,40	0,77	-0,07	0,33	0,55	0,07	0,42	0,55
365T	-0,14	0,59	0,85	0,03	0,39	0,56	-0,15	0,43	0,68
450T	-0,17	0,52	0,81	0,01*	0,37	0,51	-0,09	0,40	0,68
120M	-0,13	0,35	0,55	0,03	0,41	0,66	0,17	0,28	0,32
210M	-0,23	0,30	0,58	-0,12	0,40	0,71	-0,01	0,21	0,30
365M	0,09	0,61	0,76	0,27	0,69	0,85	0,08	0,42	0,53
450M	0,30	0,74	0,85	0,47	0,81	0,91	0,35	0,63	0,71
120F	0,41	0,75	0,82	0,39	0,55	0,54	0,73	0,91	0,96
210F	0,17	0,67	0,83	0,29	0,49	0,56	0,46	0,81	0,91
365F	-0,18	0,43	0,66	-0,04	0,22	0,34	-0,20	0,51	0,81
450F	-0,25	0,34	0,61	-0,08	0,20	0,31	-0,28	0,31	0,69

As tendências genéticas dos IPNRs foram analisadas por regressões dos IPNRs do valor genético dos touros, ponderados pelo número de progênies do touro a cada ano, considerando o ano de nascimento da progênie (Figura 24). Todas as tendências genéticas tiveram coeficientes angulares positivos, confirmando as predições anteriores de crescimento da IPNR devido à seleção artificial baseada nas DEPs tradicionais. Os coeficientes angulares de tendência genética para as diferentes análises mostraram significância ( $p < 0,01$ ), porém o valor em APF foi quase duas vezes maior que em APM.

Observando a decomposição em componentes principais, observamos que os autovalores dos coeficientes de nível ( $m=0$ ) são sempre muito maiores que os dos coeficientes de inclinação ( $m=1$ ). Mas na FPreD, os autovalores do coeficiente de inclinação em APM são maiores que em APF. Em FPosD essa situação se inverte, com os autovalores em APF se mostrando muito maiores que em APM (Tabela 20 e Figura 25). Em relação às autofunções, elas se mostram muito parecidas nas diferentes idades, mostrando um valor sempre positivo para o coeficiente de nível e mudando de sinal num ponto intermediário do gradiente ambiental para o coeficiente de inclinação (Figura 26).

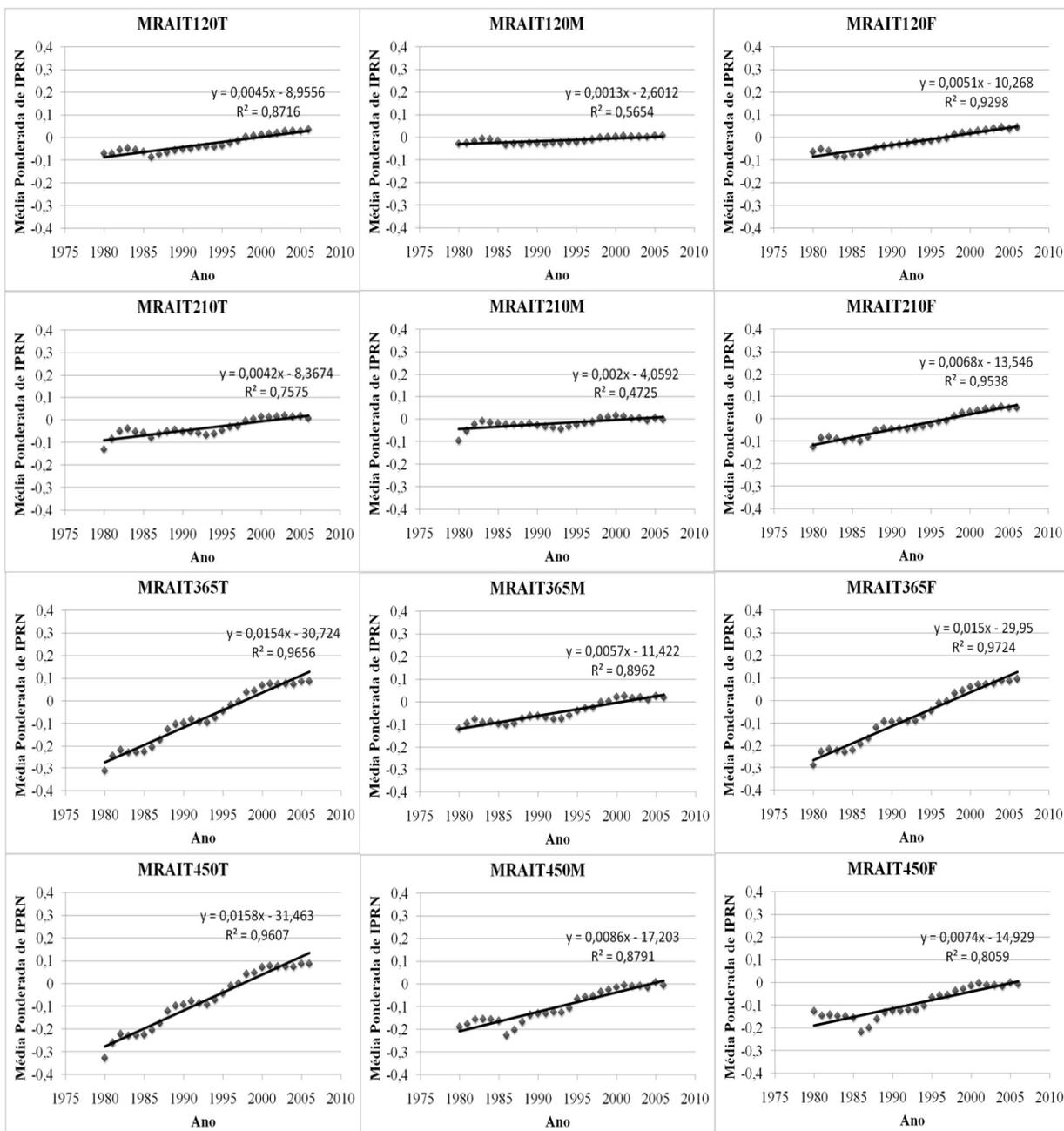


Figura 24. Tendência genética da inclinação predita da norma de reação (IPRN) em análises totais (AT: MRAIT120T, MRAIT210T, MRAIT365T e MRAIT450T), análises de progênies machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênies fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), considerando as médias ponderadas pelo número de progênies do touro no ano do nascimento destas.

Tabela 20. Autovalores considerando os coeficientes (quando m=0 e 1) das funções de covariância (FC) estimadas para as análises MRAIT120, MRAIT210, MRAIT365 e MRAIT450 em AT, APM e APF, com os coeficientes das autofunções correspondentes.

	Autovalores						Coef. das Autofunções					
	AT		APM		APF		AT		APM		APF	
	m=0	m=1	m=0	m=1	m=0	m=1	m=0	m=1	m=0	m=1	m=0	m=1
<b>MRAIT120</b>	17,6	2,2	14,2	1,4	20,5	0,6	0,68	-0,19	0,70	-	0,68	0,27
							0,33	1,18	0,15	0,09	0,33	0,96
										1,21		
<b>MRAIT210</b>	31,7	7,7	30,1	4,5	37,7	2,6	0,69	-0,15	0,70	-	0,68	-
							0,25	1,20	0,18	0,10	0,32	0,19
										1,21		1,18
<b>MRAIT365</b>	74,2	9,2	57,3	5,2	54,5	9,8	0,67	-0,23	0,69	-	0,68	-
							0,40	1,16	0,29	0,17	0,35	0,19
										1,19		1,17
<b>MRAIT450</b>	81,5	12,4	82,0	5,8	71,8	12,1	0,68	-0,18	0,68	-	0,69	-
							0,30	1,19	0,32	0,19	0,22	0,13
										1,18		1,20

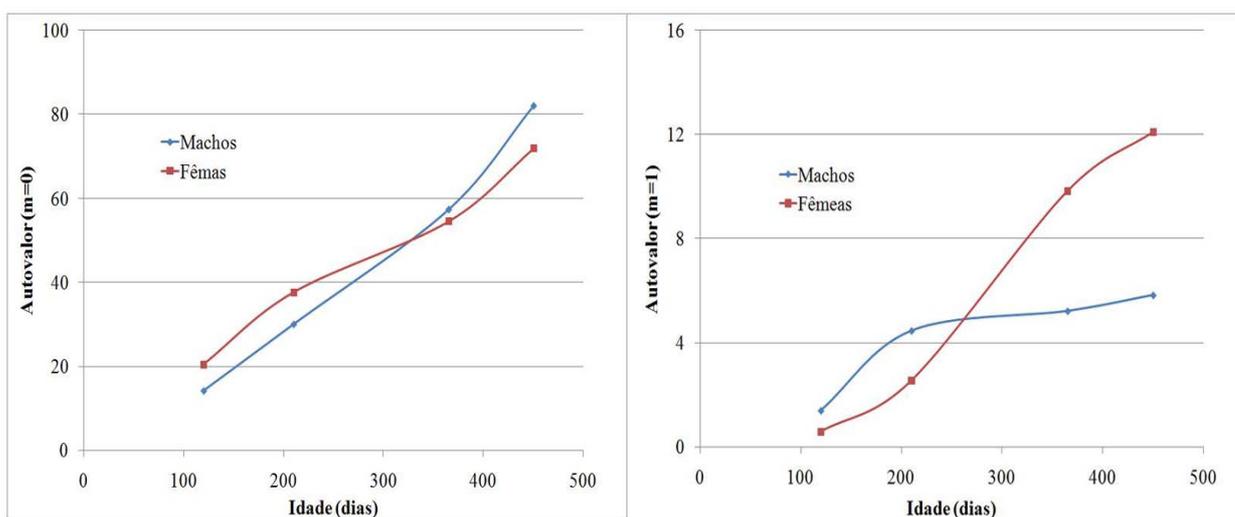


Figura 25. Evolução do autovalor dos coeficientes de intercepto (m=0) e de inclinação (m=1) da CF estimada pelos modelos em diferentes idades (120, 210, 365 e 450 dias) com progênie machos e fêmeas.

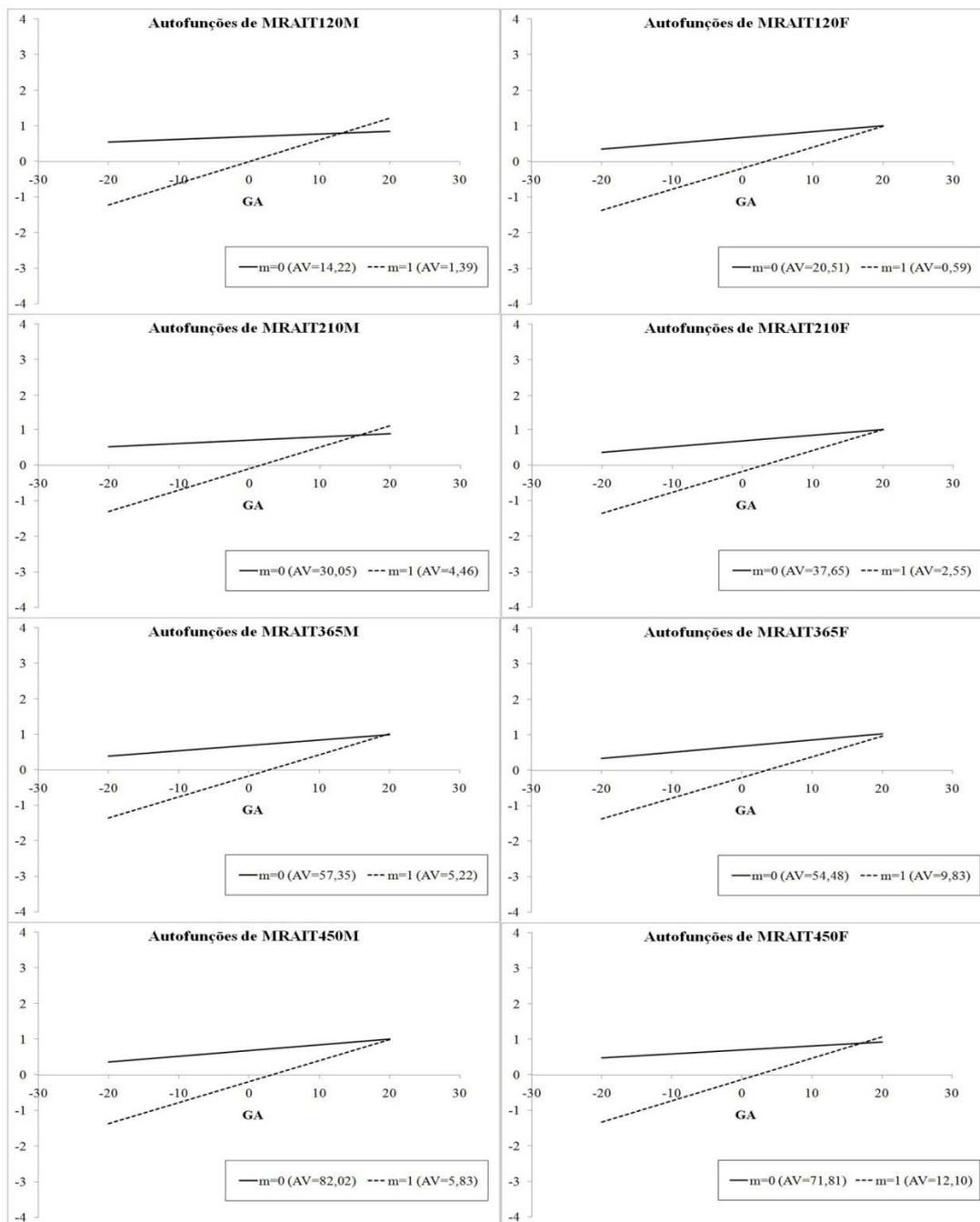


Figura 26. Plotagem das autofunções dos coeficientes ( $m=0, 1, 2$  e  $3$ ) da CF estimada em análises de progênies machos (APM: MRAIT120M, MRAIT210M, MRAIT365M e MRAIT450M) e análises de progênies fêmeas (APF: MRAIT120F, MRAIT210F, MRAIT365F e MRAIT450F), com os respectivos autovalores (EV).

## *V. DISCUSSÃO*

---

## V. DISCUSSÃO

### a. Dos descritores ambientais e da ordem dos modelos

Os resultados descritos mostraram que diferentes modelos geraram estimativas consistentes dos parâmetros, com IGA significativa em todos eles.

As diferentes formas de calcular os descritores ambientais, definidos pela média de rebanho-ano ou de grupos contemporâneos, refletem a idéia de descritores menos ou mais específicos, respectivamente. Grupos contemporâneos (GCs) permitem a identificação de variação ambiental sazonal ou mesmo no manejo de um mesmo ano, mas possuem menor quantidade de dados para estimação da média quando comparados com grupos de rebanho-ano. Descritores ambientais de médias de rebanho-ano detectaram maior variância genética em ambientes positivos, ao contrário de descritores de média de grupos contemporâneos, que detectaram maior variância genética em ambientes negativos intermediários.

O objetivo inicial ao comparar descritores baseados em médias de peso e de ganho foi identificar a IGA máxima. Considerou-se que a similaridade entre a variável independente (GAs definidas pelas médias de P450) e dependente (P450) numa regressão levaria a vieses e menor significância da IGA. Isto realmente foi observado da comparação entre as superfícies de correlação genética dos modelos iterativos, mas não foi diretamente observado no caso dos modelos não-iterativos. Os resultados indicaram que o viés determinado pelo valor genético dos animais na definição do gradiente ambiental é maior quando calculado com a variável menos correlacionada, sendo este fator corrigido nos modelos iterativos. A análise de componentes principais mostrou que os autovalores para o intercepto ( $m=0$ ) foram semelhantes, mas para o coeficiente linear ( $m=1$ ) foram ao redor de 45% maiores no modelo com descritor de média de ganho, apesar das autofunções terem sido bastante semelhantes. Isto mostra que a foi estimada maior porcentagem da variação de inclinação nestes modelos, mas que o efeito da seleção ao longo do gradiente ambiental resultará em respostas de mesma direção.

Em relação à ordem dos polinômios utilizados, a elevação para a maior ordem (MRAs cúbicas) permitiu a maior liberdade de formato para as NRs preditas. Sabe-se que modelos de regressão aleatória têm maior dificuldade de estimar corretamente parâmetros nos extremos

da variável dependente, visto a menor quantidade de dados e conseqüente aumento nas estimativas de variância residual nesses pontos (ALBUQUERQUE, 2004). No presente estudo, a limitação de dois desvios-padrão (positivos ou negativos) para o gradiente ambiental gera um acúmulo de dados nos extremos ambientais e possibilita uma melhor estimação desses pontos. Em relação aos modelos lineares, as superfícies de correlação dos modelos cúbicos tiveram um ligeiro aumento de valor e um deslocamento do ponto mínimo para valores intermediários da faixa negativa do gradiente ambiental, mas ainda bastante baixos se considerado o valor de 0,8 (ROBERTSON, 1959) como referência. O incremento da ordem dos polinômios, portanto, indicou uma diferenciação entre os ambientes negativos. Conjuntamente aos resultados da análise na precisão dos descritores ambientais, pode-se discutir a diferenciação do ambiente negativo. A análise da IGA em uma raça considerada adaptada ao clima dos trópicos, como no caso do Nelore, sugere uma menor influência do clima, colocando o manejo alimentar como fator mais provável de variação no ambiente. Assim, os ambientes negativos podem ser associados à alimentação inferior. A variação na qualidade da alimentação foi apresentada por BELL, (1971) e JARMAN (1974) como a grande causa da diferenciação dos ruminantes (princípio de Jarman-Bell). Ambos consideraram a predominância de gramíneas com grande quantidade de parede celular como o fator de pressão seletiva, levando à ampliação do volume do rúmen para aumentar a eficiência da digestão de forragens com maior teor de fibra, conforme demonstrado também por DEMMENT e VAN SOEST (1985). Mas é necessário se ampliar a visão de alimentação inferior, distinguindo dois níveis diferentes: qualitativamente e quantitativamente inferior. Qualitativamente inferior significa que o volume máximo ingerido pelo animal, *ad libitum*, não atende às exigências metabólicas. Quantitativamente inferior implica que a quantidade de alimento ingerida pelo animal não foi suficiente para atender às exigências metabólicas. Assim, pode-se descrever o gradiente ambiental como sendo heterogêneo em seus componentes, apesar de numericamente contínuo. Observando o manejo das fazendas brasileiras, pode-se associar confinamentos de alta energia a ambientes do extremo positivo. Pastagens de fim de primavera e verão, com alta qualidade e quantidade, a ambientes positivos intermediários. Pastagens de outono e começo do inverno, normalmente produzidas no verão, maduras, com grande proporção de hastes (alto teor de lignina) e com baixa digestibilidade, mas ainda em abundância, a ambientes negativos intermediários. E finalmente, o final de inverno e começo de primavera, quando a pastagem tem baixa qualidade, além de volumes insuficientes para atender *ad libitum* aos animais, aos ambientes negativos extremos. Considerando o gradiente ambiental desta forma, entende-se as

diferenças encontradas entre os descritores ambientais de fazenda-ano e de grupos contemporâneos, visto que a média deste último diferencia de forma mais precisa a faixa ambiental negativa do que a média fazenda-ano, explicando assim a elevação das herdabilidades em ambientes negativos intermediários. O trabalho de DEMMENT e VAN SOEST (1985) mostra que a razão entre as exigências metabólicas e a capacidade ruminal está bastante ligada à digestão da porção fibrosa dos alimentos. Dessa forma, sugere que quando os alimentos são qualitativamente inferiores, animais maiores são favorecidos devido à alta correlação entre volume ruminal e peso do animal (HOFFMANN, 1989). Mas, se há limitação na quantidade de alimento, animais maiores, com maior exigência metabólica total, são relativamente mais desfavorecidos. Tais diferenças podem gerar uma importante IGA dentro da faixa de gradiente ambiental negativa, o que foi verificado nos resultados do presente trabalho. O fato também explica a oscilação dos valores dos coeficientes de correlação entre as DEPs preditas por modelos cúbicos em relação às por MU em diferentes pontos do gradiente ambiental, que se relacionam aos sinais das autofunções dos coeficientes  $m=1$ ,  $m=2$  e  $m=3$ , nas análises com polinômios cúbicos, que corroboram com a explicação. É importante notar que os autovalores de  $m=2$  e  $m=3$  são relativamente bastante reduzidos, explicando menos de 4% da variação total verificada. Mas os valores de AIC, BIC e Log L indicaram o melhor ajuste em modelos com polinômios cúbicos. Nos modelos lineares os detalhes como a diferenciação do gradiente ambiental negativo podem ser ignorados, levando a conclusões causais incorretas. Logicamente, os resultados podem ter vícios relativos à estimação menos acurada dos coeficientes de polinômios de ordem mais elevadas. Os erros-padrão dos coeficientes de ordem maior ( $m=2$  e  $m=3$ ) são bastante altos em relação à magnitude dos mesmos. Mas, espera-se que normas de reação lineares sejam mais limitadas do que normas de reação cúbicas.

## **b. Do conflito sexual**

Um desafio inicialmente apresentado nos modelos de normas de reação é a definição do descritor ambiental por meio de médias dos valores da característica de interesse, visto que, ao se fazer a análise conjunta dos dados de machos e fêmeas, deve-se considerar a diferença existente entre as distribuições de cada sexo. Os trabalhos realizados (KOLMODIN et al. 2002, FIKSE et al., 2003a, dentre outros) utilizaram médias de grupos de rebanho-ano

como descritor ambiental, agrupando machos e fêmeas de uma mesma fazenda num determinado ano. Porém, ao se utilizar grupos contemporâneos para aumentar a precisão sazonal das análises, torna-se importante ressaltar que, após a desmama, machos e fêmeas são separados no manejo das fazendas, participando de GCs diferentes. A utilização dos dados sem uma transformação implicaria em colocar os dados das fêmeas em GAs negativos, visto a média de GCs de fêmeas serem menores, e os dados de machos em GAs positivos, mesmo que estivessem num mesmo ambiente. A forma mais lógica de se unificar as distribuições foi aplicada no primeiro estudo, ou seja, padronizar as curvas normais separadamente nas populações de machos e fêmeas para depois agrupá-las, supondo que a definição de ambientes como desvios da média seriam eficientes na equalização das curvas, podendo neutralizar as diferenças na identificação do ambiente.

O segundo estudo mostrou, porém, que a informação genética do peso aos 450 dias é expressa diferentemente quando os dados são provenientes de progênies machos e de progênies fêmeas, sendo que as diferenças nas análises estão além da magnitude dos pesos. Começando pelos coeficientes estimados dos polinômios dos MRAs: interceptos semelhantes e coeficientes de inclinação muito menores em machos sugerem que a informação genética sobre a sensibilidade ambiental é expressa nas fêmeas e parcialmente perdida nos machos. Somam-se a isto as mais baixas estimativas de herdabilidade nos ambientes intermediários (relacionada às maiores estimativa de variância residual) em APM, correlações relativamente baixas entre os DEPs em APM e APF, além de superfícies de correlação genética entre ambientes diferenciadas, reflexo da importância maior do coeficiente cúbico em APM.

Segundo CARTWRIGHT (1970), os objetivos de seleção para as diferentes categorias animais dentro de uma fazenda são independentes, quando não antagônicos, visto as diferentes funções exercidas por essas categorias, gerando divergência nos objetivos da seleção. Surge um conflito sexual, citado amplamente na literatura em animais sob seleção natural (CHAPMAN, 2006; CHAPMAN et al. 2006; CHIPPINDALE e RICE, 2001; CHIPPINDALE et al.,2001; CLUTTON-BROCK, 2007, dentre outros), mas pouco estudados em animais domésticos. Conforme os autores citados, o conflito sexual é um dos fatores geradores do dimorfismo sexual. Os presentes resultados indicam que o conflito é dependente do ambiente, visto a maior diferenciação ocorrer nos coeficientes de inclinação das normas de reação e menos no intercepto.

Ao se comparar as superfícies de correlação genética entre ambientes do estudo com progênies totais, observa-se que estas têm formato semelhante às estimadas em APM, diferindo das superfícies estimadas em APF, uma vez que estas são pouco sensíveis ao

acréscimo do coeficiente cúbico. Portanto, pode-se concluir que a heterogeneidade dos ambientes negativos citados no primeiro estudo é mais acentuada se considerados os dados de progênes machos isolados. Novamente deve ser citada a questão apresentada por DEMMENT e VAN SOEST (1985), da relação volume ruminal (peso total do animal) / qualidade da forragem disponível. Nesse aspecto, a diferenciação entre qualidade e quantidade da forragem do ambiente tem relevância primeiramente nos animais de maior porte da população, ou seja, nos machos. As fêmeas, com uma média de peso aos 450 dias menor, estão aquém dos valores de ingestão e manutenção total que restringiriam a superioridade em ambientes com limitação quantitativa de forragem. Certamente, a seleção na forma como é praticada atualmente em ambientes melhorados, ignora a diferença e tende a avaliar animais com critérios correlacionados aos ambientes positivos, como mostrado no primeiro estudo. Mas não se pode ignorar, especialmente nos rebanhos Nelore estudados, que há uma seleção feita a campo, direcionada para ambientes desfavoráveis, e relacionada à fertilidade e à sobrevivência das fêmeas em pastagens, sujeitas às variações na disponibilidade de forragem. Essa seleção pode atrasar o objetivo de seleção artificial, e explicaria a manutenção de uma variabilidade genética em ambientes negativos.

Outro ponto sobre a diferenciação entre os sexos que precisa ser considerado é a herdabilidade e a sensibilidade ambiental. Mas seu estudo num componente desenvolvimental parece facilitar a compreensão, e será discutido a seguir.

### **c. Do desenvolvimento**

Os resultados da estimação dos parâmetros genéticos das NRs para peso em diferentes idades mostrou que ocorre uma IGA diferenciada pelo estágio de desenvolvimento. Houve variação da sensibilidade ambiental, expressa pelo coeficiente de inclinação (S) das FC nos modelos de norma de reação, em função das diferentes idades e nos diferentes sexos, mostrando que ocorre interação entre todos esses fatores.

Para uma explicação geral, a Figura 25, com os autovalores em APM e APF ao longo do gradiente de idade, parece ser um bom resumo dessas interações. Considerando que os autovalores indicam a fonte de variação absoluta para a dimensão em estudo, o primeiro quadro do coeficiente de intercepto mostra que os autovalores de machos e fêmeas foram crescentes ao longo do desenvolvimento, mostrando que a variação genética definida pelo

intercepto aumenta em ambos os sexos com a idade. Há uma inversão na seqüência, com as fêmeas com maiores valores até 210 dias, com os machos passando aos maiores valores de 365 dias em diante, mas com diferença pouco marcante. No segundo quadro, com os autovalores referentes aos coeficientes de inclinação, a curva segue com maior valor em machos e a partir dos 210 dias sofre uma mudança de trajetória, permanecendo com autovalores quase que constantes. O contrário ocorre com as análises de fêmeas, que têm uma elevação muito grande após os 210 dias. Observa-se que ocorre uma transição entre 210 e 365 dias. Nessa fase ocorre a desmama, e o efeito ambiental se torna mais efetivo, visto a amamentação cessar por completo. Também nessa fase a influência dos hormônios sexuais começa a ficar mais intensa. Assim, verifica-se que a sensibilidade ambiental, como um efeito genético aditivo, torna-se cada vez mais importante depois da desmama em progênies fêmeas. Ao contrário, a sensibilidade ambiental, como um efeito genético aditivo, torna-se relativamente pouco expressiva em progênies machos após a desmama.

Neste ponto, se faz necessário acrescentar à discussão a questão das baixas estimativas de herdabilidade encontradas em APM. Há diferentes significados para a variação da herdabilidade na abordagem de normas de reação. Analisando cada uma delas, verificou-se que a maioria não se adéqua à situação comparativa entre APM e APF: 1) uma primeira possível razão para a redução da  $h^2$  é a menor variância genética em determinados ambientes, devido à fixação da expressão de um grupo gênico. A mesma variância residual seria esperada, associada à redução da variância fenotípica, visto que a distribuição dos efeitos ambientais ocorre no eixo de GA. Na verdade, as variâncias fenotípicas e residuais nos estudos de progênies machos foram maiores, com maiores diferenças na variância genética dentro dos sexos do que entre os sexos; 2) um segundo fator de redução da herdabilidade é o confundimento em ambientes de transição entre a expressão de diferentes grupos gênicos, nos casos de importante IGA. Estes ambientes são representados pelas regiões de maior probabilidade de intersecção das normas de reação, sendo que a mudança de ranking entre extremos levam a uma similaridade de valores genéticos nos ambientes intermediários, diminuindo a variância genética. Olhando-se o resultado de cada análise isolada, esta seria uma explicação satisfatória para os pontos de baixa herdabilidade. Por outro lado, não serve para explicar as diferenças de herdabilidade entre as análises de machos e fêmeas; 3) um terceiro fator está associado ao sistema de determinação do sexo. O sexo de um bovino pode ser definido ao nível de cromossomos sexuais (XY e XX), de gônadas (testículos ou ovários), e do fenótipo sexual (forma do corpo de machos e fêmeas), conforme SILVERSIDES et al. (2001). Nos modelos de norma de reação aqui utilizados, os dados das progênies foram

considerados como dados do touro (modelo de touro). A progênie macho recebeu o cromossomo Y e a progênie fêmea recebeu o cromossomo X do touro. Assim,  $h^2$  muito baixa em machos e  $h^2$  muito alta em fêmeas poderiam indicar que a característica peso tem sua expressão ligada a um grupo genético posicionado no cromossomo X (realmente expresso ou disparado por ele). Notou-se que as baixas  $h^2$  estão associadas aos ambientes negativos. Mas nesse caso, deveria também haver redução da variância genética aditiva de forma generalizada, o que não ocorreu. A redução da  $h^2$  vem do aumento da variância residual. Portanto, ao invés de se procurar a causa da baixa herdabilidade, melhor tentar explicar o aumento da variância residual; 4) chegamos, enfim, ao quarto fator. O aumento da variância residual, com a variação ambiental restrita pela sua decomposição no gradiente ambiental, pode ser explicado basicamente por dois motivos: pela inadequação do modelo ou pelo aumento da variação genética não aditiva, ou seja, pela variância de dominância ou epistática (LYNCH e WALSH, 1998). A impropriedade do modelo explica a divergência dos autovalores de intercepto e inclinação da FC. Machos especialistas em um ambiente e fêmeas generalistas definem a base da teoria evolucionária do sexo e da evolução assíncrona, proposta por GEODAKIAN (1975). Partindo desse pressuposto, pode-se tentar explicar a diferença entre APM e APF: uma especialização ambiental dos machos levaria à perda da informação da variação de sensibilidade ambiental, gerando exatamente uma maior variância residual estimada no modelo. Os resultados mostraram realmente esta perda em APM relacionada à fase pós-desmama. Pode-se supor que um efeito tampão da amamentação restrinja o desafio ambiental pré-desmama. Nas fêmeas generalistas, a variância do componente genético ligado à sensibilidade seria elevada, conseqüentemente reduzindo a variância residual. Ou seja, machos adaptados e fêmeas adaptáveis seriam uma explicação bastante coerente. Mas ainda há a possibilidade da maior variação genética de dominância ou epistática, que não exclui a anterior. PIGLIUCCI (1996) coloca que a resposta a estímulos ambientais necessita de ao menos 3 genes sem segregação, ou seja, a sensibilidade ambiental de controle genético depende de uma epistasia com comportamento aditivo devido à proximidade entre os genes (com probabilidade de segregação dos genes envolvidos diminuída). A definição de “hot spots”, ou seja, regiões mais prováveis, para o posicionamento de genes sexualmente antagônicos nos cromossomos sexuais é descrita por RICE (1996). Nessa linha de pesquisa, CHIPPINDALE e RICE (2001) observaram uma grande variação epistática observada em Y, que reduziu substancialmente a variação herdável entre os machos em *Drosophilas*. Os trabalhos de RICE (1996), GATFORD et al. (1998) e WEST-EBERHARD (2003) corroboram com esta suposição, apresentando processos de

evolução do cromossomo Y que favorecem a epistasia. Tais discussões, porém, estão além dos objetivos deste trabalho, visto que o modelo de touro aplicado somente identifica a variância genética aditiva. Novas pesquisas precisam identificar a variância genética não-aditiva dos modelos de norma de reação, visando associá-la às diferenças na sensibilidade ambiental.

Por fim, também podemos apresentar uma hipótese unificada de desenvolvimento dos bovinos a partir dos ruminantes selvagens. Os dados obtidos sugerem que a evolução dos bovinos foi direcionada visando à sobrevivência em ambientes com gramíneas que elevam seu teor de parede celular sazonalmente. Isto favoreceu animais de maior porte, com maior volume ruminal, ao mesmo tempo que permitiu a convivência de grandes rebanhos, levando conseqüentemente à poliginia, visto os cuidados da prole e os investimentos na reprodução nos mamíferos se concentrarem nas fêmeas, que passam a escolher os machos para acasalamento. Estes disputam entre si a dominância do rebanho, sendo favorecido o macho mais forte e maior. Tal descrição indicaria um crescimento contínuo do porte da população. Mas pode-se prever a ocorrência de variações mais drásticas nas variáveis climáticas em ciclos maiores, de várias gerações. Ao invés de uma variação sazonal da qualidade da forragem, a produção muito pequena de alimento causa uma mortalidade acentuada, principalmente de animais de maior porte, com exigências nutricionais totais mais elevadas. Animais menores suportariam o déficit alimentar quantitativo por mais tempo. Neste ponto, deve-se imaginar a emergência de um sistema bimodal, de conflito sexual, onde a manutenção da espécie torna-se dependente de uma evolução assíncrona, onde os machos são especialistas e tem seu fenótipo definido pelo ambiente, sendo que a herdabilidade de sua sensibilidade ambiental é mais baixa. As fêmeas generalistas mantêm a informação genética ancestral, sendo menos afetadas pela variação climática, visto a herdabilidade de sua sensibilidade ambiental ser mais alta. Tal processo é viabilizado pelas características heterogaméticas nos machos e homogaméticas nas fêmeas, sendo que o processo é realmente importante depois da maturidade sexual e após cessados os cuidados maternos, ficando os animais expostos ao efeito do ambiente.

É interessante notar que a seleção artificial atualmente realizada tem elevado a sensibilidade ambiental em ambos os sexos, porém com maior intensidade nas progênes fêmeas, onde a variação aditiva é maior.

## ***VI. CONCLUSÕES***

---

## VI. CONCLUSÕES

O estudo confirmou a presença de uma interação genótipo-ambiente-sexo-idade importante na característica peso de bovinos Nelore, analisada por meio de modelos de regressão aleatória numa abordagem de normas de reação, usando variáveis ambientais definidas por médias de grupos.

No primeiro estudo, com dados totais de peso aos 450 dias no modelo de normas de reação lineares, as correlações genéticas foram baixas entre ambientes extremos opostos, mostrando importante IGA. Os modelos cúbicos deslocaram as correlações genéticas mais baixas para ambientes negativos intermediários, mostrando uma IGA dentro da faixa negativa do gradiente ambiental.

No estudo sobre o efeito do sexo das progênies, as estimativas dos componentes de variância foram diferenciadas, com correlações pouco elevadas, mostrando variação genética sexualmente divergente associada ao ambiente.

Ao se adicionar a dimensão temporal, por meio de análises dos pesos em diferentes idades, verificou-se que a sensibilidade ambiental de machos e fêmeas diverge ao longo do vetor tempo, sendo essa divergência mais acentuada na fase pós-desmama, quando os animais ficam mais expostos ao ambiente.

A elevação dos coeficientes de inclinação das normas de reação da população atual, em todas as idades e em ambos os sexos, mostrou que a seleção atual está afetando a sensibilidade ambiental.

## ***VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS***

---

## VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, L. G. e MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. **J Anim. Sci.** v. 79, p. 2776–2789, 2001.
- ALBUQUERQUE, L.G. Regressão aleatória: Nova tecnologia pode melhorar a qualidade das avaliações genéticas. In: SIMPÓSIO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga. **Anais...** Pirassununga: SBMA, 2004.
- BARRÍA, N. R. Limites geneticos de la selección artificial. **Avances en Producción Animal**, v.3, 1-2, p.2-14, 1978.
- BELL, R. H. V. A grazing ecosystem in the Serengeti. **Sci Am.** v. 224, p. 86–93, 1971.
- BOWMAN, J. C. **Introdução ao melhoramento genético animal.** São Paulo, EPU-USP, 1981, 87p.
- BROMMER, J. E. et al. The Intersexual Genetic Correlation for Lifetime Fitness in the Wild and Its Implications for Sexual Selection. **PLoS ONE.** v. 2, n. 8, e744, 2007.
- CALUS, M. P. L. e VEERKAMP, R. F. Estimation of environmental sensitivity of genetic merit for milk production traits using a random regression model. **J Dairy Sci.** 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. **Genet Sel Evol.** v. 36, p. 489-507, 2004.
- CALUS, M. P. L.; GROEN, A. F.; DE JONG, G. Genotype x Environment Interaction for Protein Yield in Dutch Dairy Cattle as Quantified by Different Models. **J Dairy Sci.** v. 85, p. 3115-3121, 2002.
- CARDOSO, F. F. e OLIVEIRA M. M. Caracterização de interação genótipo-ambiente via inferência bayesiana robusta e heterocedástica no ganho pós-desmama de bovinos Brangus-Ibagé. In: VII Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, 2008, São Carlos/ SP. **Anais...** São Carlos/ SP : Universidade Federal de São Carlos, 2008.

- CARDOSO, L.L. et al. Modelos hierárquicos bayesianos para estimativas de interação genótipo-ambiente em ganho pós-desmama de bovinos Hereford via normas de reação. In: VII Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, 2008, São Carlos/ SP. **Anais...** São Carlos/ SP : Universidade Federal de São Carlos, 2008.
- CARTWRIGHT, T. C. Selection criteria for beef cattle for the future. **J Anim Sci.** v. 30, p.706-711, 1970.
- CHAPMAN, T. et al. Sexual conflict. **Trends Ecol Evol.** v. 18, n. 1, p. 41-47, 2003.
- CHAPMAN, T. Evolutionary Conflicts of Interest between Males and Females. **Curr Biol.** v. 16, p. R744-R754, 2006.
- CHIPPINDALE, A. K. e RICE, W. R. Y chromosome polymorphism is a strong determinant of male fitness in *Drosophila melanogaster*. **Proc Natl Acad Sci. USA.** v. 98, n.10, p. 5677-5682, 2001.
- CHIPPINDALE, A. K. GIBSON, J. R.; RICE, W. R. Negative genetic correlation for adult fitness between sexes reveals ontogenetic conflict in *Drosophila*. **Proc Natl Acad Sci. USA.** v. 98, n. 4, p. 1671-1675, 2001.
- CLUTTON-BROCK, T. Sexual selection in Males and Females. **Science.** v. 318, n. 21, p. 1882-1885, 2007.
- CORRÊA, M. B. B.; LAURINO, J. N.; CARDOSO, F. F. Caracterização da interação genótipo-ambiente e comparação entre modelos para ajuste de ganho pós-desmama de bovinos Devon via normas de reação. **R. Bras. Zootec.**, v. 38, n. 8, p. 1460-1467, 2009.
- DARWIN, C. **The Descent of Man and Selection in Relation to Sex.** Modern Library, New York, 1871/1958.
- DE JONG, G. e BIJMA P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. **Livest Prod Sci.** v. 78, p. 195-214, 2002.
- DEMMENT, M. W., VAN SOEST, P. J. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. **Am Nat.** 125:641–672, 1985.
- EBERHARD, W.G. e CORDERO, C. Sexual conflict and female choice. **Trends Ecol. Evol.** v. 18, p. 438–439, 2003.

- FALCONER, D. S. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. **Genet Res.** v. 56, p. 57-70, 1990.
- FALCONER, D. S. The problem of environment and selection. **Am Nat.** v.86, p. 293-298, 1952.
- FIKSE, W. F.; REKAYA, R.; WEIGEL, K. A. Genotype x Environment Interaction for Milk Production in Guernsey Cattle. **J Dairy Sci.** v. 86, p. 1821-1827, 2003a.
- FIKSE, W. F.; REKAYA, R.; WEIGEL, K.A. Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. **Livest Prod Sci.** v. 82, p. 233-231. 2003b.
- FOERSTER, K. et al. Sexually antagonistic genetic variation for fitness in red deer, **Nature.** v. 447, p. 1107-1110, 2007.
- GATFORD, K. L. et al. Sexual dimorphism of the somatotrophic axis. **J Endocrinol.** v. 157, p. 373-389. 1998.
- GEODAKIAN, V. A. Differential mortality and reaction norms of males and females. Ontogenetic and phylogenetic plasticity, **Zh Obshch Bio.** v. 35, n. 3, p. 376-385, 1974.
- GIANOTTI, J. DI G.; PACKER, I. U.; MERCADANTE, M. E. Z. Meta-análise para as estimativas de herdabilidade para características de crescimento em bovinos de corte. **Rev Bras Zootecn.** v.34, p.1173-1180, 2005.
- GIBSON, J. R.; CHIPPINDALE, A. K.; RICE, W. R. The X chromosome is a hot spot for sexually antagonistic fitness variation. **Proc R Soc Lond B,** v. 269, p. 499-505, 2002.
- HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. **Biol Rev.** v.22, p.195-203, 1947.
- HOFFMAN, R.R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of uminants: a comparative view of their digestive system. **Oecologia.** v. 78, p. 443-457, 1989.
- HOLLAND, B. e RICE, W. R. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resitance. **Evolution.** v. 52, n. 1, p. 1-7, 1998.

- IPCC **Climate Change 2007**: The Physical Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC Secretariat, Geneva, Switzerland, 2007
- JARMAN, P. J. The social organisation of antelope in relation to their ecology. **Behaviour**. v. 48, p. 215–266, 1974.
- KINGSOLVER, J. G.; PFENNIG D. W.; SERVEDIO M. R. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. **Trends Ecol Evol**. v. 17, n. 12: p.540-541, 2002.
- KIRKPATRICK, M e HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape and other infinite-dimensional characters. **J Math Biol**. v. 27, p. 429-450, 1989.
- KIRKPATRICK, M. Evolution of female choice and male parental investment in polygynous species: the demise of the “sexy son”. **Am Nat**. v. 125, p. 788–810, 1985.
- KIRKPATRICK, M. Evolution of female mate choice and male parental investment in polygynous species: the demise of the "sexy son". **Am Nat**. v. 125, p. 788-810, 1985.
- KIRKPATRICK, M., e BARTON, N.H. The strength of indirect selection on female mating preferences. **Proc Natl Acad Sci**. v. 94, p. 1282–1286, 1997.
- KIRKPATRICK. M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of inheritance, selection and evolution of growth trajectories. **Genetics**. v.124, p.979-993, 1990.
- KOLMODIN, R. et al. Genotype by Environment Interaction in Nordic Dairy Cattle Studied Using Reaction Norms. **Acta Agr Scand A-An**. v.52, p.11-24, 2002.
- KOLMODIN, R. et al. Reaction norms for protein yield and days open in Swedish Red and White dairy cattle in relation to various environmental variables. **Acta Agr Scand A-An**. v. 54, p. 139-151, 2004.
- KOLMODIN, R. et al. Selection in the presence of a genotype by environment interaction: response in environmental sensitivity. **Anim Sci**. v. 76, p. 375-385, 2003.
- KOOTS, K.R. et al. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. I. Heritability. **Animal Breeding Abstracts**. v.62, p.309-338, 1994a.
- KOOTS, K.R. et al. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. II. Phenotypic and genetic correlations. **Animal Breeding Abstracts**. v.62, p.826-853, 1994b.

- LEE, C. e POLLAK, E.J. Influence of partitioning data by sex on genetic variance and covariance components for weaning weight in beef cattle. **J Anim Sci.** v. 75, p. 61–67, 1997.
- LEWONTIN, R. C. The Analysis of variance and the analysis of causes. **Am J Hum Genet.** v. 26, p. 400–11, 1974.
- LEWONTIN, R. C. **The Triple Helix: Gene, Organism and Environment.** Harvard University Press, Cambridge, 1998, 192 p.
- LILLEHAMMER, M.; ODEGARD, J.; MEUWISSEN, T. H. E. Random regression models for detection of gene by environment interaction. **Genet Sel Evol.** v. 39, p. 105-121, 2007.
- LÔBO, R. N. B.; MADALENA, F. E.; VIEIRA, A. R. Average estimates of genetic parameters for beef and dairy cattle in tropical regions. **Animal Breeding Abstracts.** v.68, p.433-462, 2000.
- LYNCH, M., WALSH, B. **Genetics and Analysis of Quantitative Traits.** Sinauer, Massachusetts, 1998, 980 p.
- MARICLE, E. A. Genotype by environment interaction estimated by using reaction norms. Columbia: University of Missouri, 2008, 59 p., Thesis of Master Science, Columbia, University of Missouri, 2008.
- MARTIN O. Y.e HOSKEN, D. J. Reproductive Consequences of Population Divergence through Sexual Conflict. **Curr Biol.** v. 14, p. 906-910, 2004.
- MERCADANTE, M. E. Z.; LÔBO, R. B.; REYES, A. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebuínos de carne: una revisión. **Archivo Latinoamericano de Producción Animal.** v.3, p.45-89, 1995.
- MEYER, K. DFREML – a set of programs to estimate variance components under an individual animal model. **J Dairy Sci.** v. 71, p. 33-34, 1988.
- MEYER, K. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. **Genet Sel Evol.** v. 30, p. 221-240, 1998.
- MEYER, K. e KIRKPATRICK, M. Up hill, down dale: quantitative genetics of curvaceous traits. **Phil. Trans R Soc B.** v. 360, p. 1443-1455, 2005.

- MULDER, H.A. e BIJMA, P. Effects of genotype X environment interactions on genetic gain in breeding programs. **J Anim Sci.** v. 83, p. 49-61, 2005.
- MYSTERUD, A. The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. **Oecologia.** v. 124, p. 40-54, 2004.
- NÄSHOLM, A. Influence of sex on genetic expressions and variance of 4-month weight of Swedish lambs. **Livest Prod Sci.** v. 86, p. 137-142, 2003.
- OLESEN, I. et al. Application of a multiple-trait animal model for genetic evaluation of maternal and lamb traits in Norwegian sheep. **Anim Sci.** v. 60, p. 457– 469, 1995.
- PEGOLO, N. T. et al. Environmental Sensitivity in Cattle Studied by Linear Adaptive Reaction Norms. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte, **Proceedings...** Belo Horizonte, 2006. 1 CD-ROM.
- PEGOLO, N. T. et al. Genotype by environment interaction for 450-day weight of Nelore cattle analyzed by reaction norm models, **Genet Mol Biol.** v. 32, n. 2, p. 281-287, 2009.
- PEGOLO, N. T. Interação genótipo-ambiente e sensibilidade ambiental em características de crescimento em bovinos de corte. Botucatu: FMVZ-UNESP, 2005. 71p. Dissertação de Mestrado em Zootecnia, FMVZ-UNESP, Botucatu, 2005.
- PÉREZ-BARBÉRIA, F. J. et al. Does the Jarman–Bell principle at intra-specific level explain sexual segregation in polygynous ungulates? Sex differences in forage digestibility in Soay sheep. **Oecologia.** v. 157, p. 21-30, 2008.
- PIGLIUCCI, M. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). **Trends Ecol Evol.** v. 11, n. 4, p.168-173, 1996.
- POLLOT, G. E. e GREEFF, J. C. Genotype x environment interactions and genetic parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. **J Anim Sci.** v. 82, p. 2840-2851, 2004.
- REIS, J. C. e LÔBO R. B. **Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos.** Ribeirão Preto, J.C.R./R.B.L., 1991, 194p.
- RICE, W. R. Evolution of Y chromosome in animals. **Bioscience.** v. 46, n. 5, p.331-342, 1996.

- ROBERTSON, A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. **Biometrics**. v.15, p. 469-485, 1959.
- RODRIGUEZ-ALMEIDA, F. A. et al. Heterogeneity of variance by sire breed, sex and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment. **J Anim Sci**. 1995. 73:2579-2588, 1995.
- SARKAR, S. From the Reaktionsnorm to the adaptive norm: the norm of reaction, 1909-1960. **Biol Phil**. v. 14, p. 235-252, 1999.
- SCHLICHTING, C. D. e PIGLIUCCI, M. **Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective**. Sinauer Associates, 1998, 387 p.
- SCHMALHAUSEN, I. I. **Factors of evolution: The theory of stabilizing selection**. The Blakiston Company, Philadelphia, 1949, 327 p.
- SHARIATI, M. M. et al. Analysis of milk production traits in early lactation using a reaction norm modelo with unknown covariates. **J Dairy Sci**. v. 90, p. 5759-5766, 2007.
- SILVERSIDES, D. W. Genetic manipulation of sex differentiation and phenotype in domestic animals. **Theriogenol**. V. 56, p. 51-63, 2001.
- STALHAMMAR, H. e PHILIPSSON, J. Sex-specific genetic parameters for weaning and post-weaning gain in Swedish beef cattle under field conditions. **Acta Agr Scand A-An**. v. 47, p. 138– 147, 1997.
- STONAKER, H. H. A Genetic Hypothesis for Sex-Mating System Interactions in Growth of Cattle and Poultry. **J Anim Sci**. v. 22, p. 320-325, 1963.
- STRANDBERG, E. Analysis of genotype by environment interactions using random regression models. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, **Proceedings...** Belo Horizonte: 2006, 1 CD-ROM.
- SU, G. et al. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **J Anim Sci**. v. 84, p. 1651-1657, 2006.
- VAN DER WERF, J. H. J.; GODDARD, M.; MEYER, K. The use of covariance functions and random regression for genetic evaluation of milk production based on test day records. **J Dairy Sci**. v. 81, p. 3300–3308, 1998.

- VAN VLECK, L. D.; CUNDIFF, L. V. Sex Effects on breed of sire differences for birth, weaning and yearling weights. **J Anim Sci.** v. 76, p. 1528-1534, 1998.
- VIA, S. e LANDE, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution.** v.39, n. 3, p. 505-522, 1984.
- VIA, S. et al. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends Ecol Evol.** v.10, n. 5, p. 212-217, 1995.
- WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental Plasticity and Evolution.** Oxford University Press, New York, 2003, 794 p.
- WOLFINGER, R. D. Covariance structure selection in general mixed models. **Commun Statist.** v. 22B, p. 1079–1106, 1993.
- WU, J. et al. Functional mapping of reaction norms to multiple environmental signals. **Genet Res Camb.** V. 89, p. 27-38, 2007.
- YAZDI, M.H. et al. Environmental effects on growth traits and fleece weights in Baluchi sheep. **J Anim Breed Genet.** v. 115, p. 455– 465, 1998.
- ZWALD, N.R. et al. Identification of factors that cause genotype by environment interaction between herds of Holstein cattle in seventeen countries. **J Dairy Sci.** v. 86, p. 1009-1018, 2003.

***ANEXOS***

---

## ANEXO

## Artigo Publicado



*Genetics and Molecular Biology*, 32, 2, 281-287 (2009)  
Copyright © 2009, Sociedade Brasileira de Genética. Printed in Brazil  
www.sbg.org.br

Research Article

## Genotype by environment interaction for 450-day weight of Nelore cattle analyzed by reaction norm models

Newton T. Pégolo<sup>1</sup>, Henrique N. Oliveira<sup>2</sup>, Lúcia G. Albuquerque<sup>3</sup>, Luiz Antonio F. Bezerra<sup>1</sup> and Raysildo B. Lôbo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Departamento de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brazil.*

<sup>2</sup>*Departamento de Melhoramento e Nutrição Animal, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Botucatu, SP, Brazil.*

<sup>3</sup>*Departamento de Zootecnia, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Jaboticabal, SP, Brazil.*

### Abstract

Genotype by environment interactions (GEI) have attracted increasing attention in tropical breeding programs because of the variety of production systems involved. In this work, we assessed GEI in 450-day adjusted weight (W450) Nelore cattle from 366 Brazilian herds by comparing traditional univariate single-environment model analysis (UM) and random regression first order reaction norm models for six environmental variables: standard deviations of herd-year (RRMw) and herd-year-season-management (RRMw-m) groups for mean W450, standard deviations of herd-year (RRMg) and herd-year-season-management (RRMg-m) groups adjusted for 365-450 days weight gain (G450) averages, and two iterative algorithms using herd-year-season-management group solution estimates from a first RRMw-m and RRMg-m analysis (RRMITw-m and RRMITg-m, respectively). The RRM results showed similar tendencies in the variance components and heritability estimates along environmental gradient. Some of the variation among RRM estimates may have been related to the precision of the predictor and to correlations between environmental variables and the likely components of the weight trait. GEI, which was assessed by estimating the genetic correlation surfaces, had values < 0.5 between extreme environments in all models. Regression analyses showed that the correlation between the expected progeny differences for UM and the corresponding differences estimated by RRM was higher in intermediate and favorable environments than in unfavorable environments ( $p < 0.0001$ ).

*Key words:* growth, genotype by environment interaction, plasticity, random regression, robustness.

Received: March 14, 2008; Accepted: October 23, 2008.

### Introduction

Genotype by environment interactions (GEI) occur when the genotype responds differently to changes in the environment (Kolmodin *et al.*, 2002). In recent years, GEI effects have received increased interest because breeding programs tend to be more internationally oriented (Mulder and Bijma, 2005). In addition, the development of molecular genetics has revealed astonishing aspects of epigenetic and major gene by gene and gene by environment interactions (Lewontin, 1998; Schlichting and Pigliucci, 1998) that have revolutionized various genetic concepts (El Hani, 2007). These developments suggest that traditional quantitative genetic models may be underestimating GEI and indicate the need of more precise models for these analyses.

Send correspondence to Newton Tamassia Pégolo. Departamento de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes 900, 14049-900 Ribeirão Preto, SP, Brazil. E-mail: tpegolo@usp.br.

Several studies have examined the importance of GEI in different traits in beef cattle. Most of these studies have revealed strong genetic correlations among different regions or countries, indicating an absence of significant GEI (De Mattos *et al.*, 2000; Johnston *et al.*, 2003). Other studies that have shown important GEI could be questioned because they were local studies and the small number of data used was often a limitation (Bolton *et al.*, 1987; Nobre *et al.*, 1988). In parallel with these investigations, progress in statistical methodology has produced different models and random regression has become increasingly important in longitudinal data analyses. This approach allows genetic parameters to be estimated from repeated stochastic data along a longitudinal variable (Kirkpatrick and Heckman, 1989; Meyer, 1998). The application of these models to growth and lactation curves using the variable "time" in the longitudinal axis resulted in more precise estimates in different phases of lactation (Voerckamp and Thompson, 1999)

and growth (Albuquerque and Meyer, 2001). More recently, random regression has been applied to the analysis of longitudinal environmental variables, with a reaction norm concept (De Jong and Bijma, 2002; Kolmodin *et al.*, 2002), based on the set of phenotypes that can be produced by an individual genotype exposed to different environmental conditions (Schmalhausen, 1949). Some evolutionary studies have introduced the term “adaptive” when assessing the value of genetic predictions (Schlichting and Pigliucci, 1998; Sarkar, 1999). Reports describing the use of reaction norms have become more frequent (Fikse *et al.*, 2003; Kolmodin *et al.*, 2004). In these studies, the environmental variable is considered to be continuous and can be defined by the proper dataset, thereby avoiding artificial environmental definitions such as national or political barriers. Since genetic parameters are estimated on an environmental gradient, GEI can be identified more precisely based on the genetic correlations between different points on the environmental axis or by the non-parallelism in the estimates of adaptive reaction norms. Environment descriptors and data structure can influence these results, as shown by Fikse *et al.* (2003), Kolmodin *et al.* (2004) and Calus *et al.* (2004).

The aim of this work was to assess the importance of GEI in the 450-day adjusted weights of Nelore cattle by using random regression models and a reaction norm approach. We also evaluated the usefulness of different variables as environment descriptors.

## Material and Methods

Data were collected from 366 Brazilian herds by the ANCP (Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores) as part of a program for genetic improvement of the Nelore breed. The original dataset consisted of 234,963 adjusted weights for 360 and 450 days (W365 and W450) and weight gain between 365 and 450 days (G450) for Nelore cattle born from 1974 to 2006. The relationship matrix was modified to a sire model because of a constraint of the analysis since it was impossible to expose the same animal to different environments during the same developmental phase. Contemporary groups (CGs) were defined by using information on sex, year, farm, management and calving season; CGs with less than six individuals were excluded.

W450 was studied in seven different models: one univariate single-environment model analysis (UM) and six random regression model analyses (RRMs). The RRM differed only in their environmental descriptor. These were calculated using W450 or G450 contemporary group averages standardized to a mean of zero and an SD of one. The standardized values were then multiplied by ten and the environmental groups (EG) were obtained by considering only the integer part of those values. The integer format is a convenience for subsequent software analyses. In the first and second RRMs, the EGs were based, respectively, on the average W450 (RRMw) and the average G450 (RRMg) of

farm-year groups. In the third and fourth RRMs, the EGs were based, respectively, on the average W450 (RRMw-m) and the average G450 (RRMg-m) of farm-year-season-management groups. As management has an implicit sex factor, the records were separated according to sex, and after definition of the environmental groups as standardized W450 averages, the data of the different sex groups were merged by EGs. EG values below -15 were considered in EG = -15 (bottom limit) and those above +15, in EG = +15 (upper limit) (as shown in Figure 1a). The fifth random regression model (RRMITw-m) used an iterative algorithm to define the EGs. In the first iteration, the data were analyzed using RRMw-m and its fixed effect (CG) solutions were used to position records on the respective EG for the subsequent analysis. Since this first iteration resulted in a wide data distribution along the environmental gradient the EG limits were changed to -20 (bottom limit) and +20 (upper limit) from the second to the final iteration (Figure 1b). The process was stopped when the correlation between the EG positions in the previous and present analyses was > 0.999. This convergence was reached after three iterations, in a manner similar to the simulated data used by Calus *et al.* (2004). This process tries to avoid bias resulting from the non-random use of sires or a low number of animals in some herds. The last random regression model (RRMITg-m) used G450-based EGs in the first iteration and repeated the RRMITw-m iterative process.

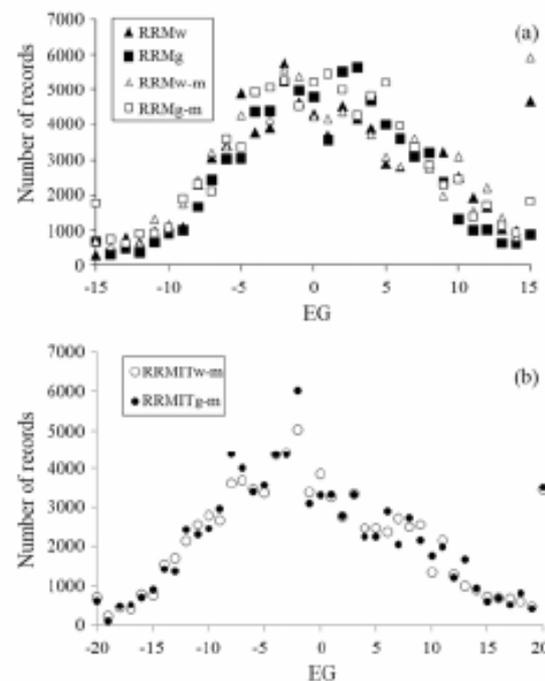


Figure 1 - Number of records analyzed in each environmental group for RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMg-m (a) and RRMITw-m and RRMITg-m (b).

The EGs were defined using the complete dataset, but additional restrictions were added for parameter estimation. In this case, sires were excluded if (1) they had < 100 progeny weights and (2) the progeny weight distribution along the environmental gradient was < 20 EG units (before the first iteration in RRMITw-m and RRMITg-m). After application of these two criteria, CGs with less than five records were removed. These restrictions affected data differently in the different models and resulted in different numbers of sires and records for the analyses. The UM estimates were based on RRMw data.

(Co)variances of random regression coefficients were estimated by REML using version 3.0β of the DFRML package (Meyer, 1988). The DXMRR subroutine in the program allowed estimation of the heterogeneous residual variance in five classes. Estimates were obtained by using Powell, Simplex and AI-REML algorithms, thereby avoiding problems with “derivative-free” possible local max estimates. The general model can be represented as follows:

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{m=0}^{k_p-1} \beta_m \phi_m(EG_{ij}) + \sum_{n=0}^{k_a-1} \alpha_n \phi_n(EG_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

where  $y_{ij}$  is the  $j^{\text{th}}$  progeny's W450 or G450 from the  $i^{\text{th}}$  animal and  $EG_{ij}$  is the environmental group of the  $j^{\text{th}}$  progeny of  $i^{\text{th}}$  sire (from -15 to +15 in non-iterative models and -20 to +20 in iterative models),  $\phi_{m,s(EG)}$  is the  $m^{\text{th}}$  Legendre polynomial on environmental group,  $F_{ij}$  is the CG fixed effect,  $\beta_m$  is the fixed regression coefficient to model the population mean (defined only in non-iterative models),  $\alpha_n$  is the random regression coefficient for a direct genetic effect,  $k_n$  denotes the corresponding orders of fit (one in UM and two for RRMw, RRMg, RRMw-m, RRMg-m, RRMITw-m and RRMITg-m) and  $\varepsilon_{ij}$  is the error effect associated with the pre-defined classes  $p$  that have homogeneous variances.

In matrix notation:

$$y = X\beta + Zs + \varepsilon$$

where

$$E = \begin{bmatrix} y \\ s \\ \varepsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad \text{and} \quad V \begin{bmatrix} s \\ \varepsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} K_s \otimes A & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix}$$

with  $y$  being the vector of observations,  $\beta$  the vector of fixed effect attributable to contemporary groups (including  $F_{ij}$  and  $\beta_m$ ),  $s$  the vector of sire random coefficients,  $X$ ,  $Z$  the corresponding incidence matrices, and  $\varepsilon$  the vector of residuals.  $K_s$  is the matrix of coefficients of the covariance function for sire effect,  $A$  is the additive numerator relationship matrix and  $R$  is the diagonal matrix of residual variances estimated at five levels. The levels of  $\sigma_{\varepsilon_p}^2$ , with  $p = 1, 2, 3, 4, 5$  were grouped in EGs from -15 to -9, -8 to -3, -2 to +2, +3 to +8, and +9 to +15, respectively, for non-iterative models, and -20 to -12, -11 to -4, -3 to +3, +4 to

+11, and +12 to +20, respectively, for iterative models. These groups were accommodated by identities matrices of appropriate order for each level.

Direct additive variance estimates in the random regression sire model were obtained by multiplying sire variance estimates by four ( $\sigma_s^2 = 4\sigma_a^2$ ). Residual variance estimates were obtained as the difference between phenotypic variance ( $\sigma_p^2 = \sigma_s^2 + \sigma_{\varepsilon_p}^2$ ) and additive variance estimates ( $\sigma_a^2 = \sigma_p^2 - \sigma_s^2$ ). Expected breeding values (EBVs) were the double of expected progeny differences (EPDs), the latter being obtained from the sire model directly by the equation:

$$EPD_{i|ps} = \sum_{n=0}^{k_a-1} \alpha_n \phi_n(EG)$$

## Results

The distributions of animal weights along the environmental gradient in RRMg and RRMg-m (based on G450) were skewed slightly to the right (skewness of 0.15 and 0.16, respectively). Data distribution in RRMw and RRMw-m was less symmetric, with skewness of 0.67 and 0.70, resulting in the accumulation of records in  $EG = +15$  (Figure 1a). When EGs were defined based on farm-year groups the records were concentrated in the central region of environmental gradient and led to a larger number of sires being excluded from the analysis compared to the farm-year-season-management groups (192 and 177 sires with 85,259 and 79,250 total records in RRMw and RRMg, and 220 and 242 sires with 89,784 and 90,735 total records in RRMw-m and RRMg-m and their iterative models, respectively).

Table 1 shows the parameter estimates of the model (with approximate standard errors for the Legendre polynomial coefficients and residual variances) in different analyses. In UM, there were only single estimates for residual variance and genetic variance. Hence, in Figure 2 and in the Supplementary Material, the variances are shown as lines to allow visual comparisons with RRMs (the lines are parallel to the environmental gradient axis).

Heritability estimates ( $h^2$ ) were higher in favorable and unfavorable environmental extremes (Figure 2). The minimal heritabilities were always in the middle-left region on the environmental gradient (EGs from -8 to -5 in non-iterative models and -13 to 0 in iterative models). We expected the curves to either increase or decrease (with the concavity facing out of the environmental gradient range) since linear (first degree polynomials) regression models were used. However, this was not observed. A change in the model altered the sharpness of the concavity and led to more variable estimates, as in RRMw, with  $h^2$  ranging from 0.19 (in  $EG = -6$ ) to 0.29 (in  $EG = -15$ ) and 0.42 (in  $EG = +15$ ), or less variable estimates, as in RRMg-m, with  $h^2$  from 0.23 (in  $EG = -7$ ) to 0.29 (in  $EG = -15$ ) and 0.36 (in  $EG = +15$ ). RRMg showed the lowest  $h^2$  estimates in unfav-

avorable environments, but this situation was inverted in the favorable extreme, where the estimate was highest. The UM heritability estimate ( $h^2 = 0.24$ ) was lower than the RRM estimates along most of the environmental gradient, with larger differences in the favorable extreme. Different changes occurred when iterative models were applied to W450- and G450-based environmental variables. RRMITw-m and RRMw-m had a very similar shape, whereas RRMITg-m and RRMg-m showed important differences in extreme environments, with much higher heritabilities after iterations. Indeed, RRMITg-m had the highest heritabilities of all of the models.

Partitioning the estimates of residual variance into five levels based on a continuous additive genetic variance created abrupt leaps in the curves of residual and phenotypic variance estimates and indicated intense heteroscedasticity along EG levels. Phenotypic variance estimates ( $\hat{\sigma}_p^2$ ) tended to increase along the environmental gradient as a whole and showed stable values within residual estimate classes. The additive genetic variance estimates ( $\hat{\sigma}_a^2$ ) were greater at the extremes of the environmental gradient in all models. Residual variance estimates ( $\hat{\sigma}_e^2$ ) increased slightly along the environmental gradient but were variable within classes (they increased when  $p = 1$ , were stable when  $p = 2$ , and decreased when  $p = 3$  to 5). The variance components estimates are shown in the Supplementary Material (Figures S1-S3).

RRMs estimated the covariance functions and displayed the genetic correlation estimates ( $r_g$ ) between environments as surface three-dimensional plots (Figure 3). The  $r_g$  were plotted on the z axis based on EG values for the x and y axes. This resulted in figures with "saddle" shapes

in which  $r_g$  was minimal between opposite extremes (ranging from 0.08 in RRMw to 0.47 in RRMITw-m) and close or equal to one among similar environments in favorable or unfavorable regions. All of the models revealed a marked

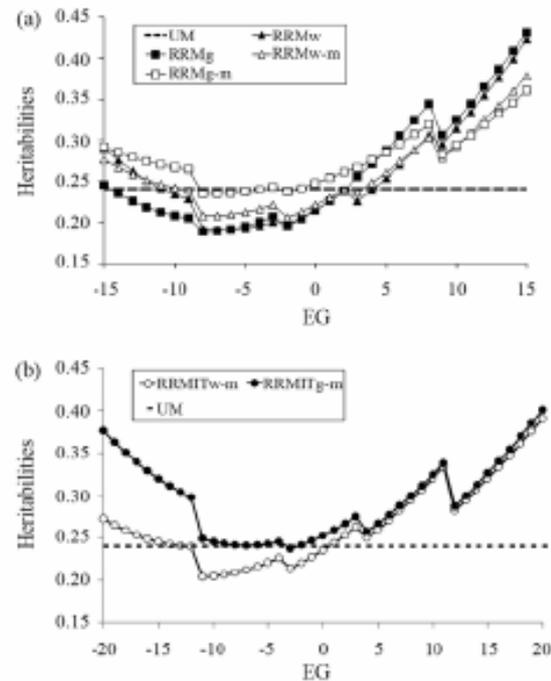


Figure 2 - Heritability estimates along environmental group (EG) for UM, RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMw-g (a) and UM, RRMITw-m and RRMITg-m (b).

Table 1 - Random regression size variance estimates of the Legendre polynomial intercept (I,  $k = 1$ ) and slope (S,  $k = 2$ ), covariance (IxS) and residual variance estimates for different classes (p from 1 to 5) in different models (UM, RRMw, RRMg, RRMw-m, RRMw-g, RRMITw-m, RRMITg-m). The approximate standard errors are shown below each parameter.

	Intercept (I) ( $k = 1$ )	Slope (S) ( $k = 2$ )	I x S	$\hat{\sigma}_{e p=1}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=2}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=3}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=4}^2$	$\hat{\sigma}_{e p=5}^2$
UM	80.6 5.6			629.2 6.9				
RRMw	66.9 6.2	19.3 4.7	14.4 3.8	478.1 11.8	562.4 10.1	590.3 15.5	664.0 26.9	738.84 40.6
RRMg	72.0 6.8	18.3 5.3	16.6 4.1	530.1 12.6	575.5 9.8	636.6 13.8	628.4 22.3	762.8 43.8
RRMw-m	71.9 6.1	14.5 3.9	12.8 3.5	479.4 10.3	553.8 9.5	614.9 14.4	657.1 24.0	763.7 43.1
RRMg-m	81.9 6.6	11.2 3.3	9.6 3.0	523.2 9.5	592.8 9.2	621.9 11.8	630.3 16.4	750.5 33.4
RRMITw-m	77.2 6.9	16.6 4.4	16.6 4.6	476.1 9.4	564.6 9.2	617.3 16.1	681.5 29.4	854.0 55.6
RRMITg-m	81.3 6.5	12.5 4.1	20.8 4.7	483.6 9.4	575.6 8.8	604.2 13.4	671.8 21.4	839.0 42.7

GEI between opposite extreme environments. The genetic correlation value of 0.8, which is indicative of a significant GEI (Robertson, 1959), separated the black part of the sur-

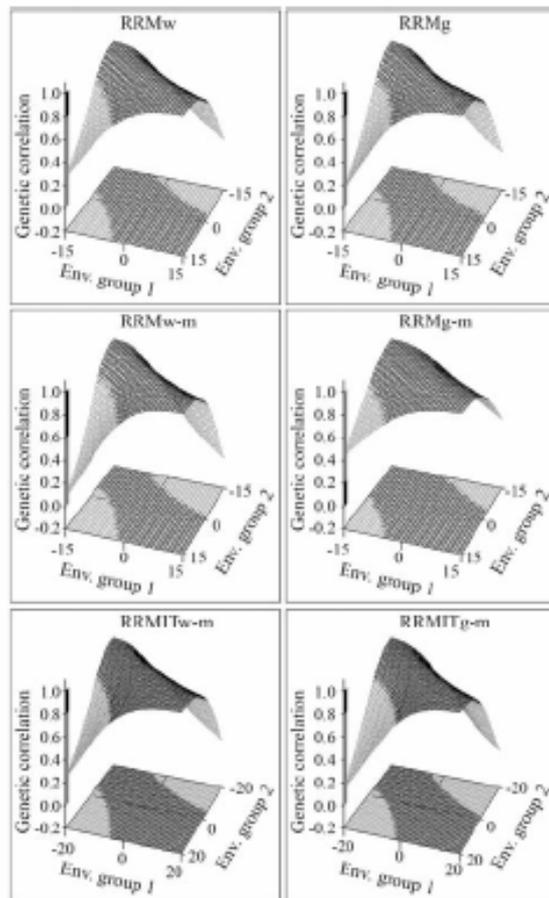


Figure 3 - Surfaces of genetic correlation estimates across environmental groups in different random regression models (RRMg, RRMw, RRMw-m, RRMw-g, RRMITw-g and RRMITg-m). The black part of the surface shows  $r_g > 0.8$  and the grey part shows  $r_g < 0.8$ .

face with less important GEI ( $r_g > 0.8$ ) from the grey part with important GEI ( $r_g < 0.8$ ). RRMg, RRMw-m and RRMITg-m yielded lower correlations between opposite extremes and had larger grey areas on the surface. RRMg-m had a higher  $r_g$  and smaller grey areas. RRMw and RRMITw-m were intermediate in their ability to identify GEI.

Adaptive reaction norms (ARN) were defined using predicted genetic values expressed as expected progeny differences (EPDs) along the environmental gradient. A sample of ARNs is shown in Figure S4. The ARN slopes indicate the angular coefficient of the sires' ordinary polynomials. These values were used in regression analyses to identify biases in the current selection programs. Regression analyses of the UM EPDs (constant and independent of environmental gradient) on RRM EPDs in EGs -15, zero and +15 in non-iterative models, and EGs -20, zero and +20 in iterative models, as well as on slopes, yielded significant results ( $p < 0.0001$ ). The correlation between UM EPDs and favorable environment RRM EPDs ( $EG = +15$ ) was positive and even greater (Table 2). The correlations between UM EPDs and ARN slopes ranged from 0.64 to 0.72.

The variance of the ARN slope is directly related to the importance of GEI and reflects the environmental sensitivity (Falconer, 1990), referred to as plasticity (in relation to larger absolute slopes) or robustness (in relation to smaller absolute slopes). Regression analyses for ARN slopes from different RRMs were consistent ( $p < 0.0001$ ) and had coefficients of determination between 0.70 (RRMg X RRMg-w) and 0.98 (RRMw-m X RRMITw-m). Figure S5 shows the regressions and their equations and coefficients of determination.

### Discussion

The results described here show that different models generate consistent parameter estimates. The initial aim of using different environmental descriptors was to maximize the identification of GEI based on the concept that similarities between independent (EGs of W450 averages) and de-

Table 2 - Correlation coefficients for the linear regression between expected progeny differences (EPDs) from UM and other models at specific points in the environmental gradient ( $EG = -15, 0$  and  $+15$  for RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMg-m, and  $EG = -20, 0$  and  $+20$  for RRMITw-m and RRMITg-m). Only sires with progeny weights that were used in the analyses were considered ( $p < 0.0001$  for all regressions).

	RRMw				RRMg			
	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope
UM	0.77	0.99	0.96	0.76	0.66	0.97	0.92	0.64
	RRMw-m				RRMg-m			
	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope
UM	0.85	0.99	0.97	0.75	0.88	0.97	0.96	0.72
	RRMITw-m				RRMITg-m			
	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope	EG(-15)	EG(0)	EG(+15)	Slope
UM	0.86	1.00	0.97	0.76	0.78	0.97	0.94	0.69

pendent (variance components and EPDs for W450) regression variables would lead to biases and lower significance of GEI. This occurred when comparing the RRMITw-m and RRMITg-m genetic correlation surfaces, but was not directly observed among non-iterative models or when heritabilities were considered. The low genetic correlation among extreme environments suggested that different groups of genes were being expressed. In agreement with Falconer (1960), we suggest that growth in low or high nutritional environments results in the differential expression of genes associated with growth and feed intake and efficiency. This affirmation, together with the results of the UM EPD regression analysis, indicates that current selection programs may be selecting for greater growth and feed intake, regardless of the feed efficiency. Environmental gradients, when defined by the CG averages, can generate connections among dependent and independent model variables that only can be explained by Wright's path analysis. This methodology is recommended by Lynch and Walsh (1997) for studies with related components in which correlations among indicators of latent (non-measurable) variables and the path coefficients are defined using structural equation models with simultaneous dependencies. Future work could examine the correlations and path coefficients for latent variables (gene group effects related to different trait components) in different environments. Such an analysis could help to explain differences in the importance of GEI and heritabilities in various RRM's since environmental descriptors generally correlate with the causal components of weight trait.

The importance of GEI in weight trait and the usefulness of the reaction norm concept as an effective model in this case need to be emphasized. Even so, choosing the best environment descriptor apparently depends on the desired breeding goal. Complex relationships among trait components are tied to the breeding goal and the model of choice can be indicated by larger genetic gains by generation for the chosen environments. With reaction norms, robustness and plasticity can be added as additional breeding goals to generate options for generalist or specialist sires.

In conclusion, we have demonstrated an important genotype-by-environment interaction in the 450-day weight trait of Nelore cattle analyzed by random regression reaction norm models using environmental variables defined by group averages. Genetic correlations were low between opposite extreme environments. These data indicate a significant re-ranking of sires in different environments and show the need to consider GEI effects, not only in large scale (across countries), but also within a national analysis. The UM EPDs showed a lower correlation with EPDs in unfavorable compared to intermediate and favorable environments, indicating that selection based on the predictions of UM genetic values is biased towards favorable environments.

Although the parameter estimates for the different models showed a joint variable tendency along the environmental gradient, changes in the environment descriptor interfered with these values. Iterative models amplified the distribution of data along the environmental gradient and yielded higher heritabilities. The use of G450-based environment descriptors altered the estimates of variance. This finding suggested the presence of intrinsic correlations with other genetic variables linked to physiological and morphological characters that make up the W450 trait. Such an association would explain the increase in heritability at unfavorable environmental extremes.

### Acknowledgments

We thank the National Association of Cattle Breeders and Researchers (ANCP) for providing access to the database, and to Drs. Alessandro Antonangelo, Pedro Luiz Bicudo and Klaus Hartfelder for suggestions about the manuscript. This study was supported by CAPES.

### References

- Albuquerque LG and Meyer K (2001) Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore Cattle. *J Anim Sci* 79:2776-2789.
- Bolton RC, Frahm RR, Castree JW and Coleman SW (1987) Genotype X environment interactions involving proportion of Brahman breeding and season of birth. I. Calf growth to weaning. *J Anim Sci* 65:42-47.
- Calus MPL, Bijma P and Veerkamp RF (2004) Effects of data structure on the estimation of covariance functions to describe genotype by environment interactions in a reaction norm model. *Genet Sel Evol* 36:489-507.
- De Jong G and Bijma P (2002) Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livest Prod Sci* 78:195-214.
- De Mattos D, Bertrand JK and Misztal I (2000) Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. *J Anim Sci* 78:2121-2126.
- El Hani CN (2007) Between the cross and the sword: The crisis of the gene concept. *Genet Mol Biol* 30:297-307.
- Falconer DS (1960) Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. *Genet Res* 1:91-113.
- Falconer DS (1990) Selection in different environments: Effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genet Res* 56:57-70.
- Fikse WF, Reikaya R and Weigel KA (2003) Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. *Livest Prod Sci* 82:223-231.
- Johnston DJ, Reverler A, Burrow HM, Oddy VH and Robinson DL (2003) Genetic and phenotypic characterization of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. I. Animal measures. *Austr J Agric Res* 54:107-118.
- Kirkpatrick M and Heckman N (1989) A quantitative genetic model for growth, shape and other infinite-dimensional characters. *J Math Biol* 27:429-450.
- Kolmodin R, Strandberg E, Madsen P, Jensen J and Jordani H (2002) Genotype by environment interaction in Nordic dairy

- cattle studied using reaction norms. *Acta Agric Scand A Anim Sci* 52:11-24.
- Kolmodin R, Strandberg E, Danell B and Jordani H (2004) Reaction norms for protein yield and days open in Swedish Red and White dairy cattle in relation to various environmental variables. *Acta Agric Scand A Anim Sci* 54:139-151.
- Lewontin RC (1998) *The Triple Helix: Gene, Organism and Environment*. Harvard University Press, Cambridge, 192 pp.
- Lynch M and Walsh B (1997) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, 980 pp.
- Meyer K (1988) DFREML - A set of programs to estimate variance components under an individual animal model. *J Dairy Sci* 71:33-34.
- Meyer K (1998) Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet Sel Evol* 30:221-240.
- Mulder HA and Bijma P (2005) Effects of genotype X environment interaction on genetic gain in breeding programs. *J Anim Sci* 83:49-61.
- Nobre PRC, Rosa NA and Euclides Filho K (1988) Interação reprodutor X estação de nascimento e reprodutor x fazenda sobre o crescimento de bezerras Nelore. *Rev Bras Zootec* 17:120-131 (Abstract in English).
- Robertson A (1959) The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15:469-485.
- Sarkar S (1999) From the Reaktionsnorm to the adaptive norm: The norm of reaction, 1909-1960. *Biol Phil* 14:235-252.
- Schlichting CD and Pigliucci M (1998) *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, 387 pp.
- Schmalhausen I (1949) *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. The Blakiston Company, Philadelphia, 327 pp.
- Veerkamp RF and Thompson RA (1999) A covariance function for feed intake, live weight and milk yield estimated using random regression model. *J Dairy Sci* 82:1565-1573.

## Supplementary Material

The following online material is available for this article:

Figure S1 - Phenotypic variance estimates (in kg.kg) along environmental group (EG) in UM, RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMw-g (a) and UM, RRMITw-m and RRMITg-m (b).

Figure S2 - Genetic additive variance estimates (in kg.kg) along environmental group (EG) in UM, RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMw-g (a) and UM, RRMITw-m and RRMITg-m (b).

Figure S3 - Residual variance estimates (in kg.kg) along environmental group (EG) in UM, RRMw, RRMg, RRMw-m and RRMw-g (a) and UM, RRMITw-m and RRMITg-m (b).

Figure S4 - Adaptive reaction norms (ARNs) of "top 10 UM EPDs" sires, expressed in EPDs (in kg) plotted along the environmental gradient (EG) for different models (RRMw, RRMg, RRMw-m, RRMg-m, RRMITw-m and RRMITg-m).

Figure S5 - Regressions between 450-day weight ARN slopes estimated by different models (RRMw x RRMg, RRMw-m x RRMw, RRMg-w, RRMg x RRMg-m, RRMw-m x RRMg-m, RRMITw-m x RRMw-m and RRMITg-m x RRMITw-m), with their respective regression equations and regression coefficients ( $R^2$ ) ( $p < 0.0001$  for all regressions).

This material is available as part of the online article from <http://www.scielo.br/gmb>.

*Associate Editor: Pedro Franklin Barbosa*

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)