

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA**

**AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PRÉ E PÓS
DESMAMA PARA UMA POPULAÇÃO BOVINA
MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X NELORE
UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Jader Silva Lopes

Santa Maria, RS, Brasil

2009

**AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PRÉ E PÓS DESMAMA
PARA UMA POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL
ABERDEEN ANGUS X NELORE UTILIZANDO DIFERENTES
MODELOS GENÉTICOS**

por

Jader Silva Lopes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Área de
Concentração Melhoramento Genético Animal, da Universidade Federal de
Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Produção Animal

Orientador: Prof. Dr. Paulo Roberto Nogara Rorato

**Santa Maria, RS, Brasil
2009**

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Rurais
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

**AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO PRÉ E PÓS DESMAMA PARA UMA
POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X
NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS**

elaborada por
Jader Silva Lopes

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Produção Animal

COMISSÃO EXAMINADORA:

**Dr. Paulo Roberto Nogara Rorato
(Presidente/Orientador-UFSM)**

Dra. Analía Del Valle Garnero (UNIPAMPA)

Dr. Eduardo Brum Schwengber (UNIPAMPA)

Santa Maria, 20 de fevereiro de 2009.

AGRADECIMENTOS

À Deus que possibilitou que me sentisse um afortunado por ter todas estas pessoas em minha vida;

Aos meus pais, que, com carinho e atenção, me deram motivação e sustentação para alcançar mais este objetivo, minha eterna gratidão;

À minha irmã e cunhado, pela confiança dos momentos vividos nesta fase da minha vida, e às minhas sobrinhas, minhas fontes inspiradoras, pela alegria que me trazem ao vê-las crescendo e descobrindo a vida;

Aos familiares, em especial ao tio Inácio e família, que com gestos grandiosos demonstraram confiança e me fizeram acreditar que era possível, marcando por toda vida;

À minha namorada Melina, que, com disposição, me fez companhia, motivando e entusiasmando;

Ao Prof. Dr. Paulo Roberto Nogara Rorato, pela dedicação e empenho nos ensinamentos, além da amizade e oportunidade do aprendizado;

Aos colegas do Laboratório de Melhoramento Animal, pela amizade, companheirismo e ajuda sempre pronta no desenvolvimento dos trabalhos;

À UFSM e a todos os professores que, de alguma forma, contribuíram para a minha formação;

Aos professores Analía Del Valle Garneró e Eduardo Brum Schwengber pela disposição em orientar-me;

Às empresas GenSys Consultores Associados Ltda. e Natura Genética Sul Americana pela cedência do banco de dados;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pelo aporte financeiro;

Aos demais colegas e amigos, pelos momentos de descontração e companheirismo. Saibam que o menor gesto sempre será lembrado como de grande valia.

“Por um cravo perde-se uma ferradura;

Por uma ferradura perde-se um cavalo;

Por um cavalo perde-se um soldado;

Por um soldado perde-se uma batalha;

Por uma batalha perde-se a guerra!

E tudo isso só por um cravo!”

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia
Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil

AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PRÉ E PÓS DESMAMA PARA UMA POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS

Autor: Jader Silva Lopes

Orientador: Paulo Roberto Nogara Rorato

Local e data da defesa: Santa Maria, RS, 20 de fevereiro de 2009.

Este estudo teve como objetivo estimar os efeitos genéticos que influenciam o desempenho pré e pós-desmama de animais produtos de cruzamentos entre as raças Aberdeen Angus (A) e Nelore (N). No artigo 1, foram utilizados os pesos a desmama (PD) para testar cinco modelos (M) genéticos diferentes. O M1, contendo os efeitos genéticos de raça fixos aditivos diretos (AD) e maternos (AM), heterozigóticos diretos (HD) e maternos (HM), epistáticos diretos (ED) e maternos (EM) e aditivos conjuntos diretos (ACD) e maternos (ACM); o M2, igual ao M1, menos os efeitos ACD e ACM; o M3, igual ao M1, menos os efeitos ED e EM; o M4, igual ao M1, menos os efeitos ED, EM, ACD e ACM e o M5, igual ao M1, menos os efeitos HD, HM, ED, EM, ACD e ACM. Os modelos foram submetidos a três métodos de análise diferentes: Método dos Quadrados Mínimos (MQM), Regressão de Cumeeira (RC) e Máxima Verossimilhança Restrita (REML). Os diferentes testes usados para avaliar a eficiência das metodologias e comparar os modelos permitiram concluir, para esta população, que: os modelos aditivos dominantes, usualmente utilizados em avaliações genéticas, não descrevem adequadamente as variações que ocorrem no desempenho pré-desmama, devendo ser adicionados os efeitos heterozigóticos e epistáticos; os efeitos aditivos conjuntos não acrescentaram melhoria substancial aos ajustes promovidos pelos modelos de análise e os efeitos heterozigóticos foram suficientes para representar um efeito quadrático do efeito aditivo de raça, além da inserção de um viés desnecessário atribuído a multicolineariedade relacionada aos efeitos aditivos conjuntos. No artigo 2, foram utilizados os pesos ao sobreano (PS) para testar os cinco modelos genéticos, descritos para PD, excluindo-se apenas o efeito materno. Os modelos foram submetidos a três métodos de análise diferentes: MQM, RC e REML. O método RC forneceu estimativas de coeficientes com magnitudes e sinais explicados biologicamente. As estimativas dos efeitos, (co)variâncias, parâmetros e valores genéticos diferiram entre os modelos, indicando a importância da correta escolha do modelo de análise, devendo-se ter conhecimento prévio do fenômeno estudado, sua interpretação biológica, e sempre preceder à escolha de um modelo de análise genética multirracial o estudo da relação existente entre as variáveis independentes. Importantes efeitos adicionais ao efeito aditivo foram acrescentados pelas inclusões dos efeitos heterozigóticos e epistáticos aos modelos de análise. A notação matemática dos efeitos aditivo-conjuntos, aplicada atualmente na literatura, e testada neste estudo, não foram capazes de explicar a complementariedade entre raças como esperado, havendo problemas com casos de multicolineariedade entre os efeitos estudados.

Palavras-chave: complementariedade entre raças, efeito aditivo, epistasia, heterozigose, modelos genéticos, multicolineariedade

ABSTRACT

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia
Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil

PRE AND POST WEANING PERFORMANCE EVALUATION FOR A MULTIBREED ABERDEEN ANGUS X NELLORE POPULATION USING DIFFERENT GENETIC MODELS

Author: Jader Silva Lopes

Advisor: Paulo Roberto Nogara Rorato

Date and Defense's Place: Santa Maria, February 20, 2009.

The objective of this study was to estimate the genetic effects that affect the pre and post weaning performances of animals, products from Aberdeen Angus (A) and Nellore (N) breeds crosses. In Article 1, there were used the weaning weights (PD) to test five genetic models (M). The M1, complete, containing the fix breed genetic effects direct additive (AD) and maternal (AM), the heterozygote effects direct (HD) and maternal (HM), the epistatic effects direct (HD) and maternal (HM) and joint additive effects direct (ACD) and maternal (ACM); M2, was equal to M1, excluding ACD and ACM effects; M3, was equal to M1, excluding ED and EM effects; M4, was equal M1, excluding ED, EM, ACD and ACM effects, and M5, was equal M1, excluding HD, HM, ED, EM, ACD and ACM effects. The models were submitted to three different analysis methods: Least Square Means method (MQM), Ridge Regression Method (RC) and Restricted Maximum Likelihood Method (REML). The different tests used to check the methodologies efficiency and to compare the models allowed to conclude, for this population, that: the dominant additive models usually used for genetic evaluations, do not give a good description of the pre weaning variations, being necessary to add the heterozygote and epistatic effects; the joint additive effects do not improve substantially the adjustment of the analysis model and the heterozygote effects were efficient to represent a quadratic breed additive effect, beyond of to insert a bias related to the joint additive effects co linearity. In Article 2, there were used the weight at yearling (PS) to test five genetic models as previously described, only excluding the maternal effects. The models were submitted to three different analysis methods: MQM, RC and REML. The RC method estimate coefficients with magnitude and sign with biological explanations. The estimative obtained were different from one to the other model, indicating the importance of to choose the adequate model to perform one analysis. It is necessary to decide based on a previous knowledge of the studied phenomenon, its biological interpretation, and the relationship between the independent variables. It was important to include the effects caused by heterozygosis and epistasis in the model besides the additive effect. The mathematic notation nowadays used for the joint additive effects, and tested in this study, were not able to explain the between breed complementarity, as was expected, because of the multi co linearity between the effects studied.

Key words: additive effect, between breeds complementarity, epistasis, genetic models, heterozygosis, multi co linearity

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

TABELA 1 – Distribuição das observações dos pesos a desmama entre as classes de idade a desmama, em meses (IDC), e de idade da vaca ao parto, em anos (IDV)..	23
TABELA 2 – Coeficientes de regressão, coeficiente de determinação (R^2) e estatística C(p) para os modelos analisados sob o Método dos Quadrados Mínimos, para a característica peso a desmama.....	24
TABELA 3 – Correlações de Pearson entre os efeitos genéticos fixos.....	24
TABELA 4 – Coeficientes de regressão e teste F para os modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso a desmama...	25
TABELA 5 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,00$), para a característica peso a desmama.....	25
TABELA 6 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso a desmama.....	25
TABELA 7 – Estimativas de parâmetros genéticos e componentes de (co)variância para peso a desmama para uma população multirracial Aberdeen Angus x Nelore, sob diferentes modelos.....	26
TABELA 8 – Coeficientes de regressão para os modelos analisados sob o método da Máxima Verossimilhança Restrita, para a característica peso a desmama.....	27
TABELA 9 – Correlações de Pearson (acima de diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genéticos preditos sob os diferentes modelos estudados, para a característica peso a desmama.....	28

ARTIGO 2

TABELA 1 – Coeficientes de regressão, coeficiente de determinação (R^2) e estatística C(p) para os modelos analisados sob o Método dos Quadrados Mínimos, para a característica peso ao sobreano.....	43
TABELA 2 – Correlações de Pearson entre os efeitos genéticos fixos.....	43
TABELA 3 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados para a característica peso ao sobreano.....	44
TABELA 4 – Coeficientes de regressão e teste F para os modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso ao sobreano	44
TABELA 5 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso ao sobreano.....	45
TABELA 6 – Estimativas de parâmetros genéticos e componentes de (co)variância para peso ao sobreano de bovinos pertencentes a uma população multirracial Aberdeen Angus x Nelore, sob diferentes modelos.....	46
TABELA 7 – Coeficientes de regressão para os modelos analisados sob o método da Máxima Verossimilhança Restrita, para a característica peso ao sobreano.....	46
TABELA 8 – Correlações de Pearson (acima de diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genéticos preditos sob os diferentes modelos estudados para a característica peso ao sobreano.....	47

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1 – Alteração nas estimativas dos parâmetros genéticos para valores do coeficiente lambda variando de 0 a 1, estimados por regressão de cumeeira para a característica peso a desmama.....	57
ANEXO 2 – Alteração nas estimativas dos parâmetros genéticos para valores do coeficiente lambda variando de 0 a 1, estimados por regressão de cumeeira para a característica peso ao sobreano.....	58

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	11
ARTIGO 1.....	14
RESUMO	15
ABSTRACT	16
INTRODUÇÃO.....	17
MATERIAL E MÉTODOS.....	19
RESULTADOS E DISCUSSÃO	23
CONCLUSÕES	30
LITERATURA CITADA.....	31
ARTIGO 2.....	34
RESUMO	35
ABSTRACT	36
INTRODUÇÃO.....	37
MATERIAL E MÉTODOS.....	39
RESULTADOS E DISCUSSÃO	43
CONCLUSÕES	49
LITERATURA CITADA.....	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52
ANEXOS	56

INTRODUÇÃO

Diante do atual cenário econômico mundial, com profundas alterações cambiais e de crédito, a cadeia produtiva da carne bovina vem se tornando cada vez mais competitiva e seletiva, reduzindo as margens de lucro e estimulando pecuaristas e pesquisadores a buscarem alternativas no intuito de aumentar a produtividade dos rebanhos. Adicionalmente, segundo Cattani (2006), a população mundial passou de 2,5 bilhões em 1950 para 6,8 bilhões de habitantes em 2005, enquanto que a área cultivada aumentou apenas em 10 milhões de hectares (ha), reduzindo a proporção superfície cultivada/habitante de 0,56 ha para 0,22 ha. Esta redução explica a necessidade de maior eficiência no uso de recursos caros e agora escassos como a terra, elevando a carga animal por ha, sem alterar a sustentabilidade da produção.

O mercado que mais cresce e demanda proteína de qualidade é o asiático, por várias razões, mas o mais importante é o seu alto poder aquisitivo em geral, já que nos últimos anos suas economias cresceram de forma substancial; além disso, as populações dos grandes centros urbanos querem saciar sua demanda proteica com produtos de maior qualidade, proteína de origem animal, como a oferecida pelo leite e pela carne. Pode-se citar a China como exemplo, que vem crescendo em média 9% nos últimos anos, mas seu consumo de carne bovina, per capita, apesar de ter aumentado cinco vezes nos últimos 30 anos, não passa de 5 Kg, constituindo um claro horizonte de crescimento (CATTANI, 2006).

Outro fato que devemos considerar é que com a expansão da agricultura na última década e a valorização das terras, a pecuária de corte vem se instalando em áreas de menor fertilidade natural e, em função disto, ocasionando uma redução nas margens de lucro provenientes do sistema. Desta forma, a genética dos rebanhos bovinos também se mostra como uma ferramenta do produtor que busca novas alternativas para otimizar o sistema, pois a eficiência na resposta a determinado manejo nutricional está diretamente relacionada à superioridade genética dos animais utilizados na propriedade.

É possível produzir animais eficientes em ambientes variados, por intermédio da combinação de cruzamentos e seleção, processos independentes, mas que devem ser sinérgicos (FALCONER, 1952; TEIXEIRA e ALBUQUERQUE, 2003); todavia, é de fundamental importância que animais de diferentes composições genéticas, a serem utilizados como reprodutores, sejam avaliados de forma acurada, possibilitando a concretização dos ganhos genéticos esperados pelos diferentes programas de melhoramento.

Para a avaliação acurada de reprodutores mestiços, há a necessidade de adequar os modelos de avaliação genética normalmente utilizados dentro de raças, uma vez que, além do mérito genético aditivo, também o não aditivo, tanto dentro como entre raças, contribuem para o mérito genético total de um animal (MILLER, 1999).

A superioridade dos animais cruzados em relação à média da contribuição paternal de raças puras, decorre da heterose e da possibilidade de complementariedade entre as raças (ROSO e FRIES, 2000). Como regra geral, características menos herdáveis, como aquelas relacionadas às características de produção e ao complexo reprodutivo, respondem melhor ao cruzamento, evidenciando a ação gênica não-aditiva.

A heterose e seus efeitos, geralmente benéficos ao desempenho, têm sido atribuídos aos efeitos de dominância de genes de ação melhoradora (PIMENTEL et al., 2006). Em muitas investigações, essa hipótese mostra-se satisfatória na explicação da superioridade observada em grupos de indivíduos cruzados, como reportado por Gregory et al. (1991). Contudo, segundo Sharma et al. (2000), em alguns experimentos e investigações em que indivíduos da geração F2 ou sintéticos são estudados, a hipótese da dominância tem sido insuficiente para ajustar os resultados. Certas combinações de alelos em diferentes locos interagem para determinar fenótipos extremamente diferentes dos que seriam preditos considerando-se os efeitos de cada alelo isoladamente, constituindo a ação epistática (PHILLIPS, 1998).

Quando se consideram características de crescimento de animais cruzados em ambiente tropical, imagina-se que dois conjuntos de genes estejam atuando: um relacionado ao potencial de crescimento e outro à adaptação. Esses dois conjuntos podem ser tomados como características que se complementam e cujo produto (interação) forneceria uma base teórica para a heterose que não depende de dominância ou epistasia. Essa relação multiplicativa entre as ações aditivas para as duas características foi definida por Kinghorn (1993) como “profit heterosis” e pode ser interpretada como um efeito de complementariedade entre as características que determinam o crescimento.

A formação de um composto deve considerar, além da retenção da heterose, a utilização da melhor genética aditiva disponível dentro das raças. Deste modo, a seleção poderia potencializar o ganho genético dentro dos compostos, pela sua maior variabilidade genética, com impactos semelhantes ou maiores que os criados pela heterose, além de recriar efeitos epistáticos favoráveis perdidos no processo de cruzamento (FRIES, 1996).

O melhor conhecimento do grau de influência de outros tipos de efeitos genotípicos, além da dominância, daria subsídios para a predição mais consistente dos valores esperados para o desempenho de populações mestiças.

O método mais utilizado para derivar equações de predição é o dos quadrados mínimos. Contudo, quando existem fortes relações lineares entre as variáveis independentes (multicolinearidade), a simples estimativa dos coeficientes de regressão individuais, por quadrados mínimos, tende a ser instável, geralmente com grande erro-padrão e pode provocar inferências errôneas (BERGMANN e HOHENBOKEN, 1995). Kinghorn e Vercoe (1989), Cassady et al. (2002) e Roso et al. (2005a) reportaram problemas de multicolinearidade quando efeitos epistáticos foram adicionados ao modelo aditivo-dominante.

O método de regressão de cumeeira (HOERL e KENNARD, 1970) é um dos métodos alternativos de estimação que fornecem uma análise mais informativa dos dados na presença de multicolinearidade. Este método consiste na adição de um coeficiente lambda à diagonal principal da matriz de correlações, visando quebrar as dependências lineares.

Estudo desenvolvido por Pimentel et al. (2006), testando diferentes modelos contendo efeitos aditivos, de dominância, de complementariedade e epistático, mostrou que a regressão de cumeeira é uma ferramenta que possibilita a obtenção de estimativas dos efeitos de complementariedade e epistático, mesmo na presença de forte multicolinearidade.

Ainda, segundo a Associação Brasileira de Inseminação Artificial – ASBIA (2007) no ano de 2007 a raça Nelore, Aberdeen Angus e Brangus foram responsáveis por cerca de 75% do total das doses de sêmen vendidas no país (49,62%, 22,85% e 2,47%, respectivamente), totalizando mais de 2,8 milhões de doses, sendo notável assim, a importância destas raças na pecuária de corte brasileira.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância da inclusão dos efeitos genéticos não aditivos no modelo de análise do desempenho pré e pós desmama, para uma população bovina multirracial, oriunda de cruzamentos entre as raças Aberdeen Angus e Nelore, utilizando diferentes metodologias e modelos genéticos.

ARTIGO 1

**AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PRÉ DESMAMA PARA UMA
POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X
NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS**

AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PRÉ DESMAMA PARA UMA POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS

RESUMO

Com o objetivo de estimar os efeitos genéticos que influenciam o desempenho pré-desmama de animais produtos de cruzamentos multirraciais, foram utilizadas informações do peso a desmama (PD) de 79.521 bezerros, filhos de 1.020 touros e 61.898 vacas das raças Aberdeen Angus (A) e Nelore (N) e de diversos grupos genéticos possíveis através do cruzamento entre elas. Foram testados cinco modelos (M) genéticos diferentes. O M1, contendo os efeitos genéticos de raça fixos aditivos diretos (AD) e maternos (AM), heterozigóticos diretos (HD) e maternos (HM), epistáticos diretos (ED) e maternos (EM) e aditivos conjuntos diretos (ACD) e maternos (ACM); o M2, igual ao M1, menos os efeitos ACD e ACM; o M3, igual ao M1, menos os efeitos ED e EM; o M4, igual ao M1, menos os efeitos ED, EM, ACD e ACM e o M5, igual ao M1, menos os efeitos HD, HM, ED, EM, ACD e ACM. Os modelos foram submetidos a três métodos de análise diferentes: Método dos Quadrados Mínimos (MQM), Regressão de Cumeeira (RC) e Máxima Verossimilhança Restrita (REML). Os diferentes testes usados para verificar a eficiência das metodologias e comparar os modelos, permitiram concluir, para esta população, que: os modelos aditivo-dominantes, usualmente utilizados em avaliações genéticas, não descrevem adequadamente as variações no desempenho pré-desmama, devendo ser adicionados os efeitos heterozigóticos e epistáticos; os efeitos aditivos conjuntos não acrescentaram melhoria substancial aos ajustes dos modelos de análise e os efeitos heterozigóticos foram eficientes para representar um efeito quadrático do efeito aditivo de raça, além da inserção de um viés desnecessário atribuído a multicolineariedade relacionada aos efeitos aditivos conjuntos.

Palavras-chave: complementaridade entre raças, efeito aditivo, epistasia, heterozigose, multicolineariedade, peso a desmama

PRE WEANING PERFORMANCE EVALUATION FOR A MULTIBREED ABERDEEN ANGUS X NELLORE POPULATION USING DIFFERENT GENETIC MODELS

ABSTRACT

With the objective of to study the genetic effects that affect the pre weaning performance of animals from multibreed crosses, there were used the weight at weaning (PD) on 79,521 animals, sired by 1,020 bulls and 61,898 cows of Aberdeen Angus (A) and Nellore (N) breeds and the genetic groups from their crosses calfskins. There were tested five different genetic models (M). M1, containing the fix breed genetic effect direct additive (AD) and maternal (AM), heterozygote direct (HD) and maternal (HM), epistatic direct (ED) and maternal (EM), and joint additive direct (ACD) and maternal (ACM); M2 was equal to M1, excluding ACD and ACM effects; M3 was equal M1, excluding ED and EM effects; M4 was equal M1, excluding ED, EM, ACD and ACM effects, and M5 was equal M1, excluding HD, HM, ED, EM, ACD and ACM effects. The models were submitted to three different methods of analysis: Least Square Means Method (MQM), Ridge Regression Method (RC) and Restricted Maximum Likelihood Method (REML). The different tests used to verify the efficiency of the methodologies and to compare the models, allowed to conclude, for this population, that: the dominant additive models usually used for genetic evaluations, do not give a good description of the pre weaning variations, being necessary to add the heterozygote and epistatic effects; the joint additive effects do not improve substantially the adjustment of the analysis model and the heterozygote effects were efficient to represent a quadratic breed additive effect, beyond of to insert a bias related to the joint additive effects co linearity.

Key words: additive effect, between breeds complementarily, epistatic effect, heterozygote effect, multi co linearity, weaning weight

INTRODUÇÃO

No Brasil, como em outros países, a utilização de populações multirraciais com fins comerciais vem crescendo, dada a possibilidade de elevação na eficiência de produção determinada pela heterose e pela complementaridade entre as raças utilizadas no cruzamento, reforçada pela seleção dos animais superiores.

A resposta à seleção é proporcional à acurácia das predições dos méritos genéticos dos animais (FALCONER e MACKAY, 1996). Por outro lado, a estimação acurada do valor genético dos indivíduos submetidos a um programa de melhoramento genético depende, em grande parte, dos efeitos considerados no modelo estatístico utilizado para a avaliação dos animais.

Segundo Cardoso e Tempelman (2004), um modelo que inclui efeitos genéticos fixos, aditivos e não-aditivos, além de efeitos genéticos aleatórios aditivos, pode ser satisfatório para a avaliação genética de populações multirraciais. Todavia, Kinghorn (1993), Fries (1996), Sharma et al. (2000) e Pimentel et al. (2006) evidenciaram a importância de efeitos como os de epistasia, de heterozigose e de complementaridade entre raças, adicionalmente aos aditivos, em estudos com gerações avançadas de populações multirraciais.

O mérito genético de um animal compreende a média do seu grupo genético adicionado a um desvio individual específico de seu grupo (ARNOLD et al., 1992; ELZO, 1994; KLEI et al., 1996). Além do efeito residual, o desvio individual se deve a efeitos genéticos aleatórios aditivos e não-aditivos, que podem ser estimados usando informações de desempenho do indivíduo e de seus parentes.

Sintetizando os resultados de estudos de cruzamentos conduzidos no Brasil de 1934 a 1994, Barbosa e Alencar (1995), observaram melhor desempenho dos mestiços europeu-zebu em relação aos zebuínos puros, quanto a características como velocidade de crescimento (15%), eficiência reprodutiva (43%) e mérito de carcaça (0,70%).

Em trabalho comparando cruzamentos entre animais das raças Charolês e Nelore, Alencar et al. (1998) observaram pesos ao nascimento e a desmama maiores para os produtos do cruzamento, comparados aos animais da raça Nelore. Entretanto, as diferenças entre os produtos de cruzamentos, em relação aos animais puros e os grupos de produtos de cruzamento entre si, dependeu da percentagem da raça Charolês, bem como das percentagens de heterozigose materna e individual na constituição dos animais.

Estudando o efeito da heterose em uma população oriunda do cruzamento entre as raças Nelore e Gelbvieh, no estado do Mato Grosso do Sul, Muniz e Queiroz (1998) relataram valores de heterose de 8% para peso a desmama (240 dias) em animais produto de cruzamentos quando comparados com animais da raça Nelore. Estes autores relataram que os bezerros produtos de cruzamentos foram mais pesados a desmama que os da raça Nelore, mostrando o benefício do cruzamento no desempenho até a desmama.

Em um rebanho produto do cruzamento entre as raças Canchim (C) e Aberdeen Angus (A), no estado do Paraná, Perotto et al. (2000) avaliando pesos a desmama, relataram o maior peso a desmama em animais $1/2A+1/2C$ (172,6 kg) em comparação com a raça C (158,2 kg) e a A (148,0 kg).

Segundo Alencar et al. (1995), uma vez que a superioridade dos animais produtos de cruzamentos em relação aos das raças que lhes deram origem depende do ambiente e do tipo de manejo dado aos mesmos e da distância genética entre as raças utilizadas no cruzamento, é necessário que se identifiquem aqueles cruzamentos que apresentem maior heterose e que combinam características econômicas desejáveis para os diferentes tipos de manejo e regiões do País.

A habilidade materna da fêmea, condicionada principalmente pelo ambiente intra-uterino proporcionado ao feto e pelo período de amamentação, exerce um papel muito importante em mamíferos, e sua influência no desempenho do filho é conhecida como efeito materno, tendo grande influência na fase pré-desmama. Albuquerque et al. (1993) estimaram correlação de 0,71 entre a produção de leite da mãe e o peso do bezerro a desmama, em animais das raças Gir, Caracu e Nelore, indicando forte associação entre essas características. Muniz e Queiroz (1998), estudando o desempenho a desmama de bezerros produtos de vacas F1, Gelbvieh-Nelore e Simental-Nelore, em criação a pasto, no estado do Mato Grosso do Sul, observaram que estas desmamaram bezerros mais leves do que vacas F1 Aberdeen Angus-Nelore nas mesmas condições. Segundo os autores do estudo, as primeiras, de maior tamanho e, por isso mais exigentes em requerimentos nutricionais, possivelmente não tenham encontrado condições para expressar totalmente seu potencial materno; ao contrário das últimas, de tamanho menor e com exigências nutricionais menores, as quais puderam expressar melhor suas habilidades maternas desmamando bezerros mais pesados.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância da inclusão dos efeitos genéticos não aditivos no modelo de análise dos registros de desempenho pré desmama, para uma população bovina multirracial, oriunda de cruzamentos entre as raças Aberdeen Angus e Nelore, utilizando diferentes metodologias e modelos genéticos.

MATERIAL E MÉTODOS

O banco de dados original continha informações de desempenho de 121.241 bezerros, filhos de 1.359 touros e 84.465 vacas das raças Aberdeen Angus (A) e Nelore (N) e de diversos grupos genéticos possíveis através do cruzamento entre elas, nascidos em 75 fazendas localizadas nos Estados de Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande do Sul, São Paulo e Tocantins, coletados entre os anos de 1986 e 2002.

Os dados foram estruturados utilizando-se o aplicativo SAS (2001), de maneira a permitir que o arquivo fosse utilizado para a estimação dos efeitos genéticos e ambientais para a população.

Na editoração dos dados foram criadas as variáveis grupo de contemporâneos (GC), agrupando os animais nascidos na mesma fazenda (1 a 75), no mesmo ano (1986 a 2002) e na mesma estação (1 a 4), pertencentes ao mesmo sexo (F e M) e ao mesmo grupo de manejo até a desmama (1 a 388), totalizando 2.439 GC; idade à desmama em classes (IDC), correspondendo à idade a desmama em meses (5 a 11); e idade da vaca ao parto em classes (IVC), indicando a idade da vaca ao parto em anos (3 a 15). Foram eliminados os dados relativos aos produtos de vacas cujo tipo de reprodução não fosse o de inseminação artificial ou monta dirigida, touros com menos de 10 filhos, GC com menos de cinco componentes, pesos a desmama (PD) fora da amplitude de 2,5 desvios-padrão para mais e para menos da média da população, grupos genéticos com menos de 100 animais ou observados em apenas uma fazenda, fazendas com apenas um único grupo genético, além de vacas com menos de três e mais de quinze anos de idade ao parto.

Após a editoração, o arquivo de trabalho ficou constituído pelos pesos a desmama de 79.521 bezerros, filhos de 1.020 touros e 61.898 vacas, totalizando 135.051 animais na matriz de parentesco.

Os coeficientes para efeito aditivo direto (AD) e aditivo materno de raça (AM) foram definidos pela contribuição dos genes da raça N na composição genética de cada indivíduo. Os coeficientes para efeito aditivo-conjunto direto (ACD) e materno (ACM) entre as raças A e N foram calculados como $ACD=AD*(1-AD)$ e $ACM=AM*(1-AM)$, respectivamente, teorizando um efeito aditivo quadrático.

A heterozigose direta (HD) e a materna (HM) foram calculadas como:

$$h_{ij}=\alpha^t \alpha^v + \alpha^j \alpha^i,$$

em que α^t e α^v denotam a proporção do gene da raça 'i' no pai e mãe do animal, respectivamente.

Os efeitos de epistasia direta (ED) e materna (EM) foram calculados como a heterozigose média presente nos gametas que geraram cada indivíduo ou como a heterozigose média nos pais de um indivíduo (Fries et al., 2000).

Para HM e EM foram necessárias informações genéticas referentes aos avós maternos dos indivíduos. Quando não se dispunha destas informações considerou-se que as mães foram produzidas por acasalamentos *inter se*.

Foram testados cinco modelos utilizando três metodologias de análise distintas: Método dos Quadrados Mínimos (MQM) e Regressão de Cumeeira com $\lambda=0,05$ (RC) por meio do pacote estatístico SAS (2001), e Método da Máxima Verossimilhança Restrita (REML), utilizando o aplicativo Multi Traits Derivative Free Restricted Maximum Likelihood (MTDFREML) descrito por Boldman et al. (1995).

Para o MQM e a RC, o modelo estatístico um (Modelo 1) pode ser descrito como:
 $Y_{ijkl} = \mu + GC_i + IDC_j + IVC_k + \beta_1 AD + \beta_2 AM + \beta_3 HD + \beta_4 HM + \beta_5 ED + \beta_6 EM + \beta_7 ACD + \beta_8 ACM + \varepsilon_{ijkl}$,
 em que Y_{ijkl} é a observação do PD do l -ésimo animal, μ é a média geral da característica, GC_i é o efeito do i -ésimo grupo de contemporâneos, IDC_j é o efeito da j -ésima classe de idade a desmama, IVC_k é o efeito da k -ésima classe de idade da vaca ao parto, $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5, \beta_6, \beta_7$ e β_8 são os coeficientes de regressão dos efeitos genéticos AD, AM, HD, HM, ACD, ACM, ED e EM, respectivamente, e ε_{ijkl} é o erro aleatório associado a cada observação, NID $(0, \delta^2)$.

O método da RC (HOERL, 1962) consiste na adição de um escalar (λ) aos elementos da diagonal principal da matriz de coeficientes, visando quebrar as dependências lineares verificadas entre suas colunas. O estimador torna-se:

$$\hat{\beta} = (X'X + \lambda I)^{-1} X'y$$

Originalmente, Hoerl e Kennard (1970) propuseram um método gráfico, denominado *traço ridge*, para escolha do valor de λ . Por esse método, as estimativas dos parâmetros são plotadas contra diversos valores de λ , partindo de zero. Escolhe-se, então, o valor de λ a partir do qual se pode verificar uma estabilização nos valores das estimativas. Entretanto, a elevação dos valores de λ levam ao decréscimo dos coeficientes de regressão e dos erros-padrão destas estimativas, o que pode prejudicar a estimação dos efeitos do modelo, principalmente aqueles que não estão envolvidos em casos de multicolineariedade.

O procedimento implementado utilizando o pacote estatístico SAS, conforme descrito por Freund e Littell (2000), foi o seguinte:

$$\hat{\beta}_{SAS} = [R_{XX}(I + D_\lambda)]^{-1} R_{XY},$$

em que R_{XX} é a matriz de correlações das variáveis explicativas, R_{XY} é o vetor de correlações das variáveis explicativas com a variável resposta, e D_λ é uma matriz diagonal com valores de λ na diagonal.

As estimativas dos parâmetros e valores genéticos foram obtidas por REML, com critério de convergência de 10^{-9} , sob o modelo descrito de forma matricial:

$$y = X\beta + Wg + Z_1a + Z_2m + e,$$

em que y =vetor das observações dos PD; X =matriz de incidência associada aos efeitos fixos ambientais (GC, IDC e IDV); β =vetor de soluções para os efeitos fixos ambientais; W =matriz de incidência dos efeitos genéticos fixos (AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM); g =vetor de soluções para os efeitos genéticos fixos; Z_1 =matriz de incidência associada ao efeito aleatório genético aditivo direto de cada animal; a =vetor de soluções para os efeitos aleatórios genéticos aditivos diretos; Z_2 =matriz de incidência associada ao efeito aleatório genético aditivo materno de cada animal; m =vetor de soluções para os efeitos aleatórios genéticos aditivos maternos; e e =vetor dos resíduos aleatórios.

Resumidamente, os modelos (M) foram os seguintes: M1 = conforme descrição supracitada; M2 = M1 menos os efeitos ACD e ACM; M3 = M1 menos os efeitos ED e EM; M4 = M1 menos os efeitos ED, EM, ACD e ACM e M5 = M1 menos os efeitos HD, HM, ED, EM, ACD e ACM.

A eficiência das metodologias, bem como a comparação entre os modelos foi procedida pela análise dos coeficientes de determinação (R^2), teste F, estatística C(p) de Mallows, fatores de inflação das variâncias (FIV) e pelas correlações de magnitude (correlação de Pearson) e de ranqueamento (correlação de Spearman), além do teste da razão da verossimilhança (TRV).

Para testar se a inclusão de parâmetros para os efeitos genéticos fixos efetivamente melhorou a eficiência do modelo, em termos de ajuste, foi procedido o teste F, o qual fornece evidência contra o modelo mais simples ($x-1$) se o valor de F é maior que o valor tabelado para uma distribuição $F(gl_{x-1} - gl_x, gl_x, \alpha)$.

O valor de F foi calculado pela seguinte fórmula, conforme descrito por Weisberg (1980).

$$F = \frac{(SQR_x - SQR_{x-1}) / (gl_x - gl_{x-1})}{SQR_x / gl_x},$$

em que SQR_x e SQR_{x-1} são as somas de quadrados dos resíduos dos modelos x e $x-1$, respectivamente; e gl_x e gl_{x-1} são os graus de liberdade dos resíduos dos modelos x e $x-1$, respectivamente, em que x representa os modelos 2, 3, 4 ou 5.

Conforme descrito por Freund e Littell (2000), a estatística $C(p)$ de Mallows (1973), uma medida da variância do erro mais o viés introduzido pela exclusão de uma variável do modelo, é calculada como segue:

$$C(p) = [SQR(p)/QME] - (N - 2p) + 1 ,$$

em que QME é o quadrado médio do erro do modelo completo; $SQR(p)$, a soma de quadrados de um modelo contendo um subconjunto de p variáveis explicativas; e N , o número de observações. Quando se observa que $C(p) > (p+1)$ para um modelo contendo p variáveis explicativas, existe evidência de viés em razão da exclusão de uma variável importante do modelo.

A identificação do problema de multicolinearidade em análises de regressão geralmente é feita pelo exame das correlações entre pares de variáveis explicativas. Porém, em alguns casos, associações entre três ou mais variáveis podem não ser detectadas pelo exame de correlações aos pares. Uma forma mais eficiente de diagnóstico de multicolinearidade é o exame dos fatores de inflação de variância (FIVs), definidos por:

$$FIV(x_i) = \frac{1}{1 - R_i^2} , \text{ em que } R_i^2 \text{ é o quadrado do coeficiente de correlação múltipla que}$$

resulta da regressão da variável x_i contra todas as outras variáveis explicativas incluídas no modelo.

O teste de razão de verossimilhança (TRV) foi utilizado para verificar se os modelos diferem estatisticamente entre si, pela diferença entre os valores de $-2\log L$. Esse teste baseia-se na distribuição de qui-quadrado com g graus de liberdade e probabilidade de erro de 5%, em que g é a diferença em números de parâmetros estimados nos modelos comparados (DOBSON, 1990).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A idade média dos animais a desmama foi 217,63 dias, com peso de 177,69 Kg, produzidos por vacas com idade ao parto média de 2.042,74 dias. Cerca de 80% dos animais foi desmamado entre seis a oito meses de idade, sendo que aproximadamente 25% das matrizes tinham quatro anos ao parto, denotando um rebanho bastante jovem, o que pode ter ponderado negativamente a média do peso a desmama (PD) observada nesta população (TABELA 1).

TABELA 1 – Distribuição das observações dos pesos a desmama entre as classes de idade a desmama, em meses (IDC), e de idade da vaca ao parto, em anos (IDV)

Classe	N	Frequência (%)	Média (kg)
IDC			
5	1.626	2,04	134,32
6	8.562	10,77	152,91
7	22.627	28,45	169,00
8	30.929	38,89	183,74
9	12.980	16,32	195,40
10	2.763	3,47	199,30
11	34	0,04	214,29
IDV			
3	5.215	6,56	168,24
4	19.853	24,97	175,10
5	12.657	15,92	177,31
6	10.317	12,97	180,37
7	9.195	11,56	178,88
8	6.895	8,67	182,17
9	5.027	6,32	181,49
10	4.097	5,15	179,36
11	2.948	3,71	178,65
12	1.593	2,00	179,70
13	917	1,15	181,96
14	486	0,61	176,39
15	321	0,40	175,74

O arquivo de trabalho foi primeiramente analisado pelos cinco modelos submetidos ao Método dos Quadrados Mínimos (MQM). Pode-se verificar a significância de todos os efeitos genéticos fixos, covariáveis, sobre PD ($P < 0,01$), com exceção dos efeitos AD, no M1, e do ACD, no M3 (TABELA 2). Os modelos explicaram cerca de 60% das variações nos PD, sendo que o M5, que continha apenas os efeitos genéticos fixos aditivos, mostrou grande falta de ajuste, com perda de aproximadamente sete pontos percentuais no coeficiente de determinação (R^2), corroborado pela elevada estimativa para a estatística C(p).

TABELA 2 – Coeficientes de regressão, coeficiente de determinação (R^2) e estatística C(p) para os modelos analisados sob o Método dos Quadrados Mínimos, para a característica peso a desmama

Modelo	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM	R ²	C(p)
1	-0,053	6,017*	4,955*	33,939*	-16,754*	-5,605*	21,821*	-45,524*	0,594	10,59
2	-10,263*	4,943*	9,074*	21,408*	-15,270*	-6,163*			0,593	16,52
3	-20,936*	13,034*	7,901*	17,013*			6,351	-37,661*	0,592	21,69
4	-19,037*	11,346*	9,354*	6,749*					0,582	76,59
5	-19,1007*	6,9354*							0,5285	3.652,19

* P<0,01; AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

Entretanto, a grande variação na magnitude dos regressores é indício de possível colinearidade entre as variáveis independentes, concordando com o relatado por Bergmann e Hohenboken (1995), o que foi constatado pela análise de correlação entre elas (TABELA 3).

TABELA 3 – Correlações de Pearson entre os efeitos genéticos fixos

	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM
AD	1,000	0,759	0,498	-0,131	0,611	-0,145	0,154	-0,122
AM		1,000	0,501	-0,299	0,476	-0,293	-0,254	-0,284
HD			1,000	0,172	0,932	0,161	0,150	0,149
HM				1,000	0,280	0,984	0,839	0,924
ED					1,000	0,284	0,337	0,258
EM						1,000	0,818	0,921
ACD							1,000	0,775
ACM								1,000

Todas as correlações foram significativas (P<0,01); AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

Devido à multicolineariedade, foi empregado o método RC, indicado por Hoerl e Kennard (1970) como um dos métodos alternativos de estimação que fornecem uma análise mais informativa dos dados na presença de multicolinearidade (TABELA 4).

A partir de análise do gráfico *traço ridge* (HOERL e KENNARD, 1970) (ANEXO 1) optou-se pelo valor de λ de 0,05; valor mínimo que proporcionou a quebra das multicolinearidades, reduzindo os fatores de inflação das variâncias (FIV), sem prejudicar, reduzir, de forma mais acentuada os regressores e seus erros-padrão.

Analisando os valores dos F comparativos, observou-se perda de ajuste ao se remover um par de efeitos. Apenas o valor da comparação entre M1 e M2 não foi significativo, indicando não haver prejuízo ao retirarem-se os efeitos genéticos aditivo-conjuntos.

TABELA 4 – Coeficientes de regressão e teste F para os modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso a desmama

Modelo	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM	F comp.
1	-23,756	4,939	16,658	7,562	-11,276	-10,540	-11,180	9,506	
2	-25,361	5,222	14,575	9,210	-12,001	-10,010			4,97
3	-24,956	5,403	16,871	6,824			-11,841	7,694	7,55*
4	-26,328	5,577	14,643	8,601					18,50*
5	-16,447	4,339							608,93*

* Todos os coeficientes de regressão foram significativos ($P<0,01$); AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

O FIV ocorre devido ao aumento da variância dos regressores, determinado pela correlação entre as variáveis independentes. Quando FIV é maior do que 10, indica a ocorrência de multicolineariedade (FREUND e WILSON, 1998). Segundo Dias et al. (2003), esse procedimento é realizado porque, quando ocorre multicolineariedade, os testes estatísticos podem falhar em detectar diferenças significativas entre os fatores. Assim, pode-se notar que os efeitos com maior envolvimento nos casos de multicolineariedade são os heterozigóticos e aditivos conjuntos (TABELA 5) e que a aplicação de um $\lambda=0,05$ pelo método de RC foi suficiente para reduzir substancialmente os valores de FIV (TABELA 6).

TABELA 5 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,00$), para a característica peso a desmama

Modelo	GC	IDC	IVC	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM
1	1,058	1,108	1,119	8,456	5,522	15,266	48,256	8,708	7,396	19,932	45,872
2	1,041	1,103	1,102	6,307	5,008	1,675	13,676	8,621	7,076		
3	1,028	1,104	1,102	5,137	3,696	14,987	40,956			19,779	44,143
4	1,019	1,099	1,088	2,593	3,078	1,626	1,355				
5	1,019	1,097	1,035	2,429	2,456						

GC, IDC, IVC, AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = grupo contemporâneo a desmama, idade à desmama em classes, idade da vaca ao parto em classes, efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

TABELA 6 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso a desmama

Modelo	GCD	IDC	IVC	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM
1	0,931	0,981	0,974	2,314	2,174	2,439	2,707	2,781	3,223	2,855	2,704
2	0,926	0,981	0,966	2,185	2,212	1,329	3,198	2,563	2,821		
3	0,922	0,980	0,968	1,968	2,009	2,401	1,978			2,816	1,877
4	0,921	0,980	0,964	1,825	2,051	1,326	1,120				
5	0,920	0,980	0,929	1,729	1,745						

GC, IDC, IVC, AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = grupo contemporâneo a desmama, idade à desmama em classes, idade da vaca ao parto em classes, efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

Na tentativa de verificar os possíveis efeitos da multicolineariedade e das distinções impostas pelo uso de diferentes modelos nas avaliações genéticas multirraciais, estimaram-se (co)variâncias genéticas e fenotípicas utilizadas posteriormente para predição dos valores genéticos dos animais da população em estudo.

As herdabilidades diretas e respectivos erros-padrão estimados variaram de $0,29 \pm 0,020$ a $0,35 \pm 0,022$ (TABELA 7), mostrando a possibilidade de ganho genético nesta população através do uso de seleção massal para PD. Valores inferiores foram relatados por Everling et al. (2001) para produtos do cruzamento entre as raças Angus e Nelore (0,23), por Ferraz Filho et al. (2002) para a raça Tabapuã (0,23) e por Weber (2008) para a raça Aberdeen Angus (0,24). Entretanto, herdabilidades superiores as encontradas neste estudo foram descritas por Kaps et al., 2000 (0,53) e por Souza et al., 2007 (0,56), para animais da raça Aberdeen Angus e por Lopes et al. (2008), para a raça Nelore nos três estados da região Sul do Brasil (de 0,41 a 0,47).

TABELA 7 – Estimativas de parâmetros genéticos e componentes de (co)variância para peso a desmama para uma população bovina multirracial Aberdeen Angus x Nelore, sob diferentes modelos

	MODELO 1	MODELO 2	MODELO 3	MODELO 4	MODELO 5
h^2_d	0,29 (0,019)	0,29 (0,020)	0,35 (0,024)	0,29 (0,022)	0,30 (0,022)
h^2_m	0,15 (0,015)	0,21 (0,017)	0,21 (0,018)	0,26 (0,019)	0,26 (0,019)
r_{am}	-0,01 (0,004)	-0,06 (0,008)	-0,08 (0,010)	-0,12 (0,013)	-0,12 (0,013)
e^2	0,56 (0,014)	0,57 (0,015)	0,52 (0,018)	0,56 (0,016)	0,56 (0,016)
σ^2_a	120,10	117,47	146,10	120,86	121,04
σ^2_m	63,81	86,01	87,77	108,65	108,36
σ^2_{am}	-3,51	-25,05	-34,02	-48,89	-49,05
σ^2_e	233,40	232,08	217,08	229,67	229,67
σ^2_p	413,79	410,51	416,94	410,28	410,01
-2logL	271.104,69	270.871,08	270.843,67	270.798,01	270.773,99
TRV (l)	24,01*	73,07*	27,41*	233,61*	

* $P < 0,01$; h^2_d = herdabilidade aditiva direta, h^2_m = herdabilidade aditiva materna e r_{am} = correlação genética entre os efeitos aleatórios aditivos direto e materno; σ^2_a = variância genética aditiva direta, σ^2_m = variância genética aditiva materna, σ^2_{am} = covariância genética aditiva direta e materna, σ^2_e = variância ambiental, σ^2_p = variância fenotípica, em kg^2 ; TRV – Teste da Razão da Verossimilhança.

Os valores de herdabilidade materna indicaram menor variabilidade no efeito aleatório genético aditivo materno do que no direto, com estimativas variando de $0,15 \pm 0,015$ a $0,26 \pm 0,019$. Estes valores são indícios da importância do efeito materno sobre o desenvolvimento pré-desmama dos bezerros.

Por outro lado, os valores de correlação genética entre os efeitos aleatórios genéticos aditivos direto e materno (r_{am}) indicam antagonismo entre estes dois grupos de genes. Valores negativos para r_{am} não são incomuns na literatura, autores como Marques et al. (2000), Everling et al. (2001), Corrêa et al. (2006) e Souza et al. (2007) relataram valores variando entre -0,83 e -0,17.

De acordo com Crump et al. (1997), problemas com o efeito materno e suas correlações podem estar relacionados com a estrutura dos dados analisados, dependendo do número de gerações contempladas pela estrutura de parentesco disponível. Neste estudo, apenas 12% dos produtos do sexo feminino nascidos, teve seus filhos com desempenho acompanhado, o que pode estar adicionando viés nas estimativas maternas. Isso porque os genes responsáveis por este efeito se expressam apenas nos indivíduos do sexo feminino e, portanto, a avaliação de sua importância talvez dependa da existência, no conjunto de dados, de um considerável número de parentes fêmeas com progênie avaliada.

Os valores do TRV denotam a existência de diferença estatística significativa entre os modelos testados (M4 e M5, M3 e M4, M2 e M3, e M1 e M2). Todavia, as comparações entre os M1 e M2 e M3 e M4, revelou diferenças menores, apresentando menores valores no TRV. A diferença entre cada um destes pares de modelos são os efeitos aditivos conjuntos e estas diferenças menores mostram a pequena importância deste efeito na variação dos PD nesta população.

Nota-se redução na variância residual com a aplicação do M3, entretanto, os elevados valores dos FIVs para os efeitos heterozigóticos e aditivos conjuntos presentes no modelo, aliado à grande variação das estimativas dos efeitos genéticos fixos (TABELA 8) entre os diferentes modelos utilizados, ratificam a existência de multicolineariedade, além de problemas de estimação pelo método REML na presença deste tipo de interação entre estimadores.

TABELA 8 – Coeficientes de regressão para os modelos analisados sob o método da Máxima Verossimilhança Restrita, para a característica peso a desmama

Modelo	AD	AM	HD	HM	ED	EM	ACD	ACM
1	-4,240	21,192	5,640	34,706	-6,552	41,846	-16,903	-6,279
2	-3,877	10,985	6,710	23,721	-16,413	-6,719		
3	-19,585	27,663	8,107	20,416			11,231	41,714
4	-18,009	17,004	6,329	8,877				
5	-17,163	9,637						

AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo conjunto direto e aditivo conjunto materno, respectivamente.

As correlações de magnitude (correlações de Pearson) e de ordem (correlações de Spearman) dos valores genéticos dos animais (VG's), preditos pelos diferentes modelos variaram de 0,911 a 0,989, para as correlações de Pearson, e de 0,819 a 0,978, para as correlações de Spearman (TABELA 9). A acurácia média dos VG's estimados pelo M5 foi 26% inferior à estimada pelo M1 (0,55 e 0,74, respectivamente). As maiores coincidências entre os VG's foram observadas entre M1 e M2, confirmando os resultados obtidos pelas estimativas da estatística C(p), teste F e TRV.

TABELA 9 – Correlações de Pearson (acima de diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genéticos preditos sob os diferentes modelos estudados, para a característica peso a desmama

	MODELO 5	MODELO 4	MODELO 3	MODELO 2	MODELO 1
MODELO 5	1,0000	0,9565	0,9501	0,8887	0,8825
MODELO 4	0,8902	1,0000	0,9860	0,9175	0,9164
MODELO 3	0,8824	0,9754	1,0000	0,9113	0,9119
MODELO 2	0,8196	0,8885	0,8911	1,0000	0,9891
MODELO 1	0,8224	0,8870	0,8916	0,9785	1,0000

Todas as correlações foram significativas (P<0,01)

Os resultados observados neste estudo mostram que a inclusão dos efeitos heterozigóticos no modelo de análise (M4) promove aumento na explicação da variação no PD em relação ao modelo aditivo (M5). Ínfimas mudanças ocorreram ao se adicionar os efeitos aditivos conjuntos, reforçada pelo fato negativo destes efeitos estarem fortemente envolvidos em casos de multicolineariedade.

A inclusão dos efeitos epistáticos no modelo (M2) promoveu substancial ganho no ajuste. Estes efeitos afetam negativamente o desempenho pré-desmama dos bezerros da população estudada, concordando com Trematore et al. (1998), Fries et al. (2000) e Pimentel et al. (2006). Este modelo mostrou-se muito similar ao modelo mais completo (M1), com a vantagem de não conter multicolineariedades que possam adicionar viés às estimativas.

Efeitos deletérios foram observados para epistasia, concordando com Arthur et al. (1999), Fries et al. (2000), Roso et al. (2005) e Pimentel et al. (2006), sendo que os primeiros autores, estudando uma população Hereford-Brahman, foram os que relataram o efeito mais significativo, observando diferença de $-61,5 \pm 19$ Kg no peso a desmama ajustado para 240 dias de idade, pró animais com epistasia mínima. Isso se justifica pela afirmativa de Fries et al. (2000), os quais afirmam que, quando se cruzam raças, genes se vêem obrigados a interagir e cooperar com outros genes com os quais eles não estão habituados. Um animal cruzado deve então estar fora de harmonia, e espera-se que a epistasia, se importante, tenha um efeito negativo.

Os efeitos negativos para AD sugerem aumento do potencial produtivo com o aumento da contribuição de genes da raça A; ao contrário, o efeito positivo para AM, indica maior desempenho para filhos de vacas com maior proporção de genes da raça N. Este comportamento, talvez seja devido ao fato de a maioria dos rebanhos desta população ter sido criada nas regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, onde sabidamente existem maiores restrições ambientais e a raça N obtêm desempenhos melhores.

McMorris e Wilton (1986), estudando grupos genéticos biologicamente diferentes, verificaram que vacas mais pesadas e, ou, maiores produtoras de leite apresentavam maiores exigências nutricionais durante os períodos seco e de lactação. Da mesma forma, Ferrel e Jenkins (1985) estudando a interação entre o tipo morfológico das vacas e o ambiente, relataram que os bovinos requerem energia para manutenção, crescimento, gestação e lactação, e que os requerimentos para cada uma destas condições variam com o tipo de gado. Em regime exclusivo de pastos, sem suplementação alimentar, o tamanho da vaca pode tornar-se fator importantíssimo na eficiência dos sistemas de produção, já que 70 a 75% do total dos requerimentos de energia são para as funções de manutenção. Esses requerimentos de manutenção variam mais do que os requerimentos para as outras funções e parecem estar mais associados com o potencial genético para medidas de produção (taxa de crescimento e produção de leite), indicando que animais de alto potencial genético para produção, como é o caso da raça A, podem ter menos vantagens ou apresentarem mais desvantagens em ambiente restritivo.

CONCLUSÕES

Os modelos aditivos dominantes, usualmente utilizados em avaliações genéticas, não descrevem corretamente as variações no desempenho pré-desmama de bovinos de uma população multirracial, devendo ser incluídos nos modelos de análise os efeitos heterozigóticos e epistáticos.

A inclusão dos efeitos aditivos conjuntos não melhora substancialmente o ajuste promovido pelos modelos de análise, além de inserir um viés atribuído a multicolineariedade.

A inclusão dos efeitos heterozigóticos nos modelos se mostra eficiente para representar o efeito quadrático do efeito aditivo de raça. Da mesma forma, os efeitos maternos mostram grande importância no desempenho pré-desmama, entretanto, têm forte relação com a estrutura dos dados estudados.

O estudo da relação existente entre as variáveis independentes deve sempre preceder a escolha de um modelo de análise genética para uma população multirracial, sob pena de serem estimados efeitos e valores genéticos de baixa acurácia, gerando expectativas de progresso genético que não se confirmarão.

LITERATURA CITADA

- ALBUQUERQUE, L.G.; ELER, J.P.; COSTA, J.R.P. et al. Produção de leite e desempenho do bezerro na fase de aleitamento em três raças bovinas de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.22, n.5, p.745-754, 1993.
- ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.F.; TULLIO, R.R. et al. Peso à desmama de bezerros da raça Nelore e cruzados Canchim x Nelore e Marchigiana x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.24, n.6, p.917-925, 1995.
- ALENCAR, M.M.; TREMATORE; R.L. OLIVEIRA, J.A.L. et al. Características de crescimento até a desmama de bovinos da raça Nelore e cruzados Charolês x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.1, p.40-46, 1998.
- ARNOLD, J.W.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, L.L. Animal model for genetic evaluation of multibreed data. **Journal of Animal Science**, v.70, p.3322-3332, 1992.
- ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P.D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, v.57, p.231-241, 1999.
- BARBOSA, P.F.; ALENCAR, M.M. Sistema de cruzamentos em bovinos de corte: estado da arte e necessidades de pesquisa. In.: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, XXXII, **Anais...** (palestra), Brasília – DF, p.681-683, 1995.
- BERGMANN, J.A.G.; HOHENBOKEN, W.D. Alternatives to least squares in multiple linear regression to predict production traits. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.112, p.1-16, 1995.
- BOLDMAN, K.G.; KRIESE, L.A., VAN VLECK, L.D. et al. **A manual for use of MTDFREML. A set of program to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT)**. Lincoln, Department of Agriculture/Agricultural Research Service, 1995, 120p.
- CARDOSO, F.F.; TEMPELMAN, R.J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v.82, p.1589-1601, 2004.
- CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Estimativa de parâmetros genéticos, componentes de (co)variância e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas pré-desmama em bovinos Devon no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.997-1004, 2006 (supl.).
- CRUMP, R.E.; HALEY, C.S.; THOMPSON, R. et al. Individual animal model estimates of genetic parameters for performance test traits of male and female Landrace pigs tested in a commercial nucleus herd. **Journal of Animal Science**, v.65, p.275-283, 1997.
- DOBSON, A.J. **An introduction to generalized linear models**. Chapman and Hall, Melbourne, 1990, 174 p.
- DIAS, L.T.; EL FARO, L.; ALBUQUERQUE, L.G. Estimativas de herdabilidade para perímetro escrotal de animais da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.6, p.1878-1882, 2003 (supl. 2).

- ELZO, M.A. Restricted maximum-likelihood procedures for the estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. **Journal of Animal Science**, v.72, p.3055-3065, 1994.
- EVERLING, D.M.; FERREIRA, G.B.B.; RORATO, P.R.N. et al. Estimativas de herdabilidade e correlação genética para características de crescimento na fase de pré-desmama e medidas de perímetro escrotal ao sobreano em bovinos Angus-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.6, p.2002-2008, 2001 (supl.).
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. Essex: Longman, 1996, 464p.
- FERRAZ FILHO, P.B.; RAMOS, A.A.; SILVA, L.O.C. et al. Tendência genética dos efeitos direto e materno sobre os pesos à desmama e pós-desmama de bovinos da raça Tabapuã no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.2, p.635-640, 2002.
- FERREL, C.L., JENKINS, T.G. Cow type and the nutritional environment: nutritional aspects. **Journal of Animal Science**, v.61, n.3, p.725-741, 1985.
- FREUND, R.J.; LITTELL, R.C. **SAS System for Regression**, 3rd ed. Cary: SAS Institute Inc., 2000. 235p.
- FREUND, R.J.; WILSON, W.J. **Regression Analysis: Statistical Modeling of a Response Variable**. San Diego: Academic Press, 1998. 444p.
- FRIES, L.A. Cruzamentos em Gado de Corte. In.: SIMPÓSIO SOBRE PECUÁRIA DE CORTE: PRODUÇÃO DE NOVILHOS DE CORTE, IV, **Anais...** (palestra), Piracicaba – SP, FEALQ/ESALQ, 1996.
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNSHAW, H. et al. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, v.13, p.242, 2000 (supl. B).
- HOERL, A.E. Application of Ridge Analysis to Regression Problems. **Chemical Engineering Progress**, v.58, p.54-59, 1962.
- HOERL, A.E.; KENNARD, R.W. Ridge Regression: Biased Estimation for onorthogonal Problems. **Technometrics**, v.12, n.1, p.55-67, 1970.
- KAPS, M.; HERRING, W.O.; LAMBERSON, W.R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody Growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. **Journal of animal Science**, v.78, p.1436-1442, 2000.
- KINGHORN, B.P. Theory of breed utilization. In: **Design of livestock breeding programs: short course in animal Breeding**. Armidale: AGBU, 1993. p.187-204.
- KLEI, L.; QUAAS, R.L.; POLLAK, E.J. et al. Multiple-breed evaluation. In.: ANNUAL RESEARCH SYMPOSIUM & ANNUAL MEETING, 28, **Proceedings...**, Birmingham – AL, p.93-105, 1996.
- LOPES, J.S.; RORATO, P.R.N.; WEBER, T. et al. Efeito da interação genótipo x ambiente sobre o peso ao nascimento, aos 205 e aos 550 dias de idade de bovinos da raça Nelore na região Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.37, n.1, p.54-60, 2008.
- MALLOWS, C.P. Some comments on C(p). **Technometrics**, v.15, p.661-675, 1973.
- MARQUES, L.F.A.; PEREIRA, J.C.C.; OLIVEIRA, H.N. et al. Análise de características de crescimento da raça Simental. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.52, n.5, p.527-533, 2000.

- McMORRIS, M.R.; WILTON, J.W. Breeding systems, cow weight and milk yield effects on various biological variables in beef production. **Journal of Animal Science**, v.63, p.1361-1372, 1986.
- MUNIZ, C.A.S.; QUEIROZ, S.A. Avaliação do Peso a Desmama e do Ganho Médio de Peso de Bezerros Cruzados, no estado do Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.3, p.504-512, 1998.
- PEROTTO, D.; CUBAS, A.C.; MOLETTA, J.L. et al. Heterose sobre os pesos de bovinos Canchim e Aberdeen Angus e de seus cruzamentos recíprocos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.12, p.2511-2520, 2000.
- PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A.; CARVALHEIRO, R. et al. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.1020-1027, 2006 (supl.).
- ROSO, V. M.; SCHENKEL, F. S.; MILLER, S. P. et al. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1780-1787, 2005.
- SHARMA, B.S.; PRABHAKARAN, V.T.; PIRCHNER, F. Gene action and heterosis in lifetime traits of Friesian x Sahiwal crosses. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.117, p.319-330, 2000.
- SOUZA, J.C.; CAMPOS, L.T.; FREITAS, J.A. et al. Parâmetros genéticos dos pesos ao nascer e aos 205 dias de idade em animais da raça Angus no Brasil. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2007.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEMS - SAS. **User's guide**. Version 8. 1ª ed. Cary, 2001. 956p.
- TREMATORE, R.L.; ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.B. et al. Estimativas de efeitos aditivos e heteróticos para características de crescimento pré-desmama em bovinos Charolês-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.1, p.87-94, 1998.
- WEBER, T. **Parâmetros genéticos e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas para uma população da raça Aberdeen Angus**. 67p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2008.
- WEISBERG, S. **Applied Linear Regression**. 1ª ed. New York: Wiley Series in probability and mathematical statistics, 1980. 283p.

ARTIGO 2

**AVALIAÇÃO DO DESEMPENHO NA PÓS DESMAMA PARA UMA
POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X
NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS**

AValiação DO DESEMPENHO NA PÓS DESMAMA PARA UMA POPULAÇÃO BOVINA MULTIRRACIAL ABERDEEN ANGUS X NELORE UTILIZANDO DIFERENTES MODELOS GENÉTICOS

RESUMO

Com o objetivo de testar modelos genéticos alternativos ao aditivo-dominante em populações multirraciais, foram utilizadas informações do peso ao sobreano (PS) de 35.931 novilhos, filhos de 752 touros e 30.535 vacas das raças Aberdeen Angus (A) e Nelore (N) e de diversos grupos genéticos possíveis através do cruzamento entre elas. Foram testados cinco diferentes modelos (M) genéticos: o M1, contendo o efeito genético fixo aditivo direto (AD), heterozigótico direto (HD), epistático direto (ED) e aditivo-conjunto direto (ACD); o M2, igual ao M1, menos o efeito ACD; o M3, igual ao M1, menos o efeito ED; o M4, igual ao M1, menos os efeitos ED e ACD e o M5, igual ao M1, menos os efeitos HD, ED e ACD. Os modelos foram submetidos a três métodos de análise diferentes: Método dos Quadrados Mínimos (MQM), Regressão de cumeeira (RC) e Máxima Verossimilhança Restrita (REML). O método de regressão de cumeeira produziu estimativas de coeficientes com magnitudes e sinais explicados biologicamente. As estimativas dos efeitos, (co)variâncias, parâmetros e valores genéticos diferiram entre os modelos, indicando a importância da correta escolha do modelo de análise, devendo-se ter conhecimento prévio do fenômeno estudado, sua interpretação biológica, e sempre preceder à escolha de um modelo de análise genética multirracial o estudo da relação existente entre as variáveis independentes. Importantes efeitos adicionais ao efeito aditivo foram acrescentados pelas inclusões dos efeitos heterozigóticos e epistáticos aos modelos de análise. Apesar disso, um modelo que contemple os efeitos aditivos de raça e heterozigóticos foi suficiente para explicar a variação observada no peso ao sobreano. A notação matemática dos efeitos aditivo-conjuntos, aplicada atualmente na literatura, e testada neste estudo, não foram capazes de explicar a complementariedade entre raças como esperado, havendo problemas com casos de multicolineariedade entre os efeitos estudados.

Palavras-chave: complementariedade entre raças, efeito aditivo, epistasia, heterozigose, multicolineariedade, peso ao sobreano

POST WEANING PERFORMANCE EVALUATION FOR A MULTIBREED ABERDEEN ANGUS X NELLORE POPULATION USING DIFFERENT GENETIC MODELS

ABSTRACT

With the objective of to evaluate genetic models alternatives to the additive dominant model, for a multibreed population, there were used the weight at yearling (PS) on 35,931 animals, sired by 752 bulls and 30,535 cows of Aberdeen Angus (A) and Nellore (N) breeds and the genetic groups from their crosses calfskins. There were tested five different genetic models (M). M1, containing the fix breed genetic effect direct additive (AD), heterozygote direct (HD), epistatic direct (ED), and joint additive direct (ACD); M2 was equal to M1, excluding ACD effect; M3 was equal M1, excluding ED effect; M4 was equal M1, excluding ED and ACD effects, and M5 was equal M1, excluding HD, ED and ACD effects. The models were submitted to three different methods of analysis: Least Square Means Method (MQM), Ridge Regression Method (RC) and Restricted Maximum Likelihood Method (REML). The RC method furnished estimated coefficients with magnitude and sign biologically explained. The estimative obtained for the effects, co variances, and parameters and genetic values were different from one to the other model, indicating the importance of to choose the adequate model to perform one analysis. It is necessary to decide based on a previous knowledge of the studied phenomenon, its biological interpretation, and the relationship between the independent variables. It was important to include the effects caused by heterozygosity and epistasis in the model besides the additive effect. Nevertheless, a model that includes the breed genetic and heterozygote effects was sufficient to explain the observed variation in the weight at yearling. The mathematical notation nowadays used for the joint additive effects, and tested in this study, were not able to explain the between breed complementarity, as was expected, because of the multi co linearity between the effects studied.

Key words: additive effect, between breeds complementarity, epistatic effect, heterozygote effect, multi co linearity, yearling weight

INTRODUÇÃO

Um país de proporções continentais como o Brasil, situado entre as latitudes 5° N e 33° S, apresenta grande diversidade de climas e, por conseguinte, de vegetação, além de inúmeros sistemas de criação diferentes e um grande número de raças de bovinos de corte de diferentes tipos biológicos. Neste cenário, é possível buscar a adequação do animal ao ambiente de produção, uma vez que é sabido que a magnitude da diferença em desempenho entre animais de raças puras e de produtos de cruzamentos depende, principalmente, do ambiente que é fornecido aos animais, das raças utilizadas e do valor genético dos indivíduos que são acasalados (MUNIZ e QUEIROZ, 1998). A distância genética existente entre as raças utilizadas influi diretamente na manifestação da heterose, sendo que a heterose ocasionada pelo acasalamento entre raças zebuínas e taurinas é cerca de duas vezes aquela proporcionada pelo acasalamento entre raças taurinas diferentes e/ou entre raças zebuínas diferentes (FRIES, 1996).

Segundo Lopes et al. (2008), a utilização das raças européias britânicas em cruzamentos é feita no intuito de aumentar a qualidade da carne dos produtos, além de aumentar a precocidade, tanto de crescimento/acabamento quanto reprodutiva. As raças zebuínas, em geral, são mais produtivas do que as taurinas em climas tropicais devido a sua maior resistência a parasitas e tolerância ao calor. Todavia apresentam qualidade de carcaça inferior em relação às taurinas britânicas. Entretanto, quando utilizadas em cruzamentos com raças taurinas, maximizam o efeito da heterose.

Assim, a predição do mérito genético dos animais se faz necessária, a fim de selecionar os melhores genótipos, fazendo-se uso de diferentes métodos estatísticos. Os modelos mais usados para avaliação de efeitos genéticos em características de crescimento de bovinos produtos de cruzamentos levam em consideração apenas os efeitos da ação aditiva e de dominância. Contudo, a partir da década de 80, tem sido relatadas evidências de que a contribuição dos efeitos epistáticos para a expressão de tais características nem sempre é negligenciável.

Em estudo para desenvolver equações de predição dos desempenhos de genótipos pertencentes a uma população multirracial Aberdeen Angus x Nelore, Kippert et al. (2008) salientaram a importância de efeitos adicionais ao efeito aditivo de raça, visto que observaram valores extremos de desempenho ocorrendo no mesmo grupo genético, diferindo o acasalamento que lhes dera origem, uma vez que, teoricamente, esses animais possuem o mesmo efeito aditivo de raça, mas apresentaram desempenhos distintos.

O melhor conhecimento dos efeitos genéticos envolvidos em características de bovinos cruzados pode melhorar a qualidade das predições do valor genético em avaliações de populações multirraciais, bem como as predições de desempenho de animais cruzados para planejamento de programas de cruzamentos.

As estimativas de parâmetros de efeitos genéticos, usando modelos que contemplam efeitos epistáticos e de complementariedade entre raças, obtidas por meio do Método dos Quadrados Mínimos, têm se mostrado de difícil interpretação biológica. A presença de correlações entre as variáveis incluídas no modelo (multicolinearidade) resulta na obtenção de estimativas incoerentes, muitas vezes com sinal inverso, e pode ser o motivo para o uso corrente de modelos mais simples.

O termo colinearidade se refere à associação, medida como uma correlação, entre duas variáveis explicativas. Multicolinearidade se refere à correlação entre três ou mais variáveis, embora os dois termos sejam usados indistintamente. Seus efeitos nos resultados de uma análise de regressão são substanciais. A multicolinearidade impõe um limite ao coeficiente de determinação e torna difícil o incremento em qualidade de predição pela adição de variáveis. Torna-se difícil também a determinação da contribuição individual de cada variável explicativa, porque seus efeitos são confundidos em consequência da colinearidade. Os coeficientes de regressão podem ser estimados incorretamente e apresentarem sinais inversos (PIMENTEL et al., 2006).

Um procedimento alternativo para contornar os problemas causados pela multicolinearidade é o uso de métodos viesados de estimação dos coeficientes de regressão (PIMENTEL et al., 2006). A regressão de cumeeira é um desses métodos.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância da inclusão dos efeitos genéticos não aditivos no modelo de análise dos registros de desempenho pós desmama, para uma população bovina multirracial, oriunda de cruzamentos entre as raças Aberdeen Angus e Nelore, utilizando diferentes metodologias e modelos genéticos.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado a partir de um arquivo que continha originalmente informações sobre o desempenho de 121.241 bezerros, filhos de 1.359 touros e 84.465 vacas das raças Aberdeen Angus (A) e Nelore (N) e de diversos grupos genéticos possíveis através do cruzamento entre elas, nascidos em 75 fazendas localizadas nos Estados de Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Paraná, Rio Grande do Sul, São Paulo e Tocantins, coletados entre os anos de 1986 e 2002.

Os dados foram estruturados utilizando-se o aplicativo SAS (2001), de maneira a permitir que o arquivo fosse utilizado para a estimação dos efeitos genéticos e ambientais para a população.

Na editoração dos dados foram criadas as variáveis: grupo de contemporâneos (GC), agrupando animais nascidos na mesma fazenda (1 a 75), ano (1986 a 2001) e estação de nascimento (1 a 4), pertencentes ao mesmo sexo (F e M) e grupo de manejo até a sobreano (1 a 129), totalizando 1.564 grupos; e idade ao sobreano em classes (ISC), correspondendo à idade ao sobreano expressa em meses (12 a 23).

Foram eliminados os dados relativos aos produtos de vacas cujo tipo de reprodução não fosse o de inseminação artificial ou monta dirigida, touros com menos de 10 filhos, GC com menos de cinco componentes, pesos ao sobreano (PS) fora da amplitude de 2,5 desvios-padrão para mais e para menos da média da população, grupos genéticos com menos de 100 animais ou observados em apenas uma fazenda além de fazendas com apenas um único grupo genético.

Após a editoração o arquivo de trabalho ficou constituído por informações do PS de 35.931 novilhos, filhos de 752 touros e 30.535 vacas, totalizando 63.027 animais na matriz de parentesco.

Coefficientes para efeito aditivo direto (AD) foram definidos pela contribuição dos genes N na composição genética de cada indivíduo. Coeficientes para efeito aditivo-conjunto direto (ACD) entre A e N foram calculados como $ACD=AD*(1-AD)$, teorizando um efeito aditivo quadrático.

A heterozigose direta (HD) foi calculada como:

$$h_{ij}=\alpha^t \alpha^v + \alpha^j \alpha^i,$$

onde α^t e α^v denotam a proporção do gene da raça 'i' no pai e mãe do animal, respectivamente.

Os efeitos de epistasia direta (ED) foram calculados como a heterozigose média presente nos gametas que geraram cada indivíduo ou como a heterozigose média nos pais de um indivíduo (Fries et al., 2000).

Foram testados cinco modelos utilizando três metodologias de análise distintas: Método dos Quadrados Mínimos (MQM) e Regressão de Cumeeira (RC) com $\lambda=0,05$, por meio do pacote estatístico SAS (2001), e o Método da Máxima Verossimilhança Restrita (REML), com o programa computacional Multi Traits Derivative Free Restricted Maximum Likelihood (MTDFREML) descrito por Boldman et al. (1995).

Para o MQM e a RC, o modelo estatístico um (Modelo 1) pode ser descrito como:

$$Y_{ijk} = \mu + GC_i + ISC_j + \beta_1 AD + \beta_2 HD + \beta_3 ED + \beta_4 ACD + \beta_5 PD + \beta_6 PD^2 + \varepsilon_{ijk},$$

onde Y_{ijk} é a observação do PS do k -ésimo animal, μ é a média geral da característica, GC_i é o efeito do i -ésimo grupo de contemporâneos, ISC_j é o efeito da j -ésima classe de idade ao sobreano, $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4, \beta_5$ e β_6 são os coeficientes de regressão dos efeitos genéticos AD, HD, ACD e ED, e para peso a desmama (PD), com efeitos linear e quadrático, respectivamente, e ε_{ijk} é o erro aleatório associado a cada observação, NID $(0, \delta^2)$.

O método da RC (HOERL, 1962) consiste na adição de um escalar (λ) aos elementos da diagonal principal da matriz de coeficientes, visando quebrar as dependências lineares verificadas entre suas colunas. O estimador torna-se:

$$\hat{\beta} = (X'X + \lambda I)^{-1} X'y$$

Originalmente, Hoerl e Kennard (1970) propuseram um método gráfico, denominado *traço ridge*, para escolha do valor de λ . Por esse método, as estimativas dos parâmetros são plotadas contra diversos valores de λ , partindo de zero. Escolhe-se, então, o valor de λ a partir do qual se pode verificar uma estabilização nos valores das estimativas. Entretanto, a elevação dos valores de λ levam ao decréscimo dos coeficientes de regressão e nos erros-padrão destas estimativas, o que pode prejudicar a estimação dos efeitos do modelo, principalmente aqueles que não estão envolvidos em casos de multicolineariedade.

O procedimento, implementado pelo SAS, conforme descrito por Freund e Littell (2000), é o seguinte:

$$\hat{\beta}_{SAS} = [R_{XX}(I + D_\lambda)]^{-1} R_{XY},$$

em que R_{XX} é a matriz de correlações das variáveis explicativas, R_{XY} é o vetor de correlações das variáveis explicativas com a variável resposta, e D_λ é uma matriz diagonal com valores de λ na diagonal.

As estimativas dos parâmetros e valores genéticos foram obtidas por REML sob o modelo matricial:

$$y = X\beta + Wg + Z_1a + e,$$

onde y =vetor das observações dos PS; X =matriz de incidência associada aos efeitos ambientais (GC, ISC e PD); β =vetor de soluções para os efeitos fixos ambientais; W =matriz de incidência dos efeitos genéticos fixos (AD, HD, ED e ACD); g =vetor de soluções para os efeitos genéticos fixos; Z_1 =matriz de incidência associada ao efeito aleatório genético aditivo direto de cada animal; a =vetor de soluções para os efeitos aleatórios genéticos aditivos diretos; e e =vetor dos resíduos aleatórios.

Resumidamente, os modelos (M) foram os seguintes: M1 = conforme descrição supracitada; M2 = M1 menos os efeitos ACD; M3 = M1 menos os efeitos ED; M4 = M1 menos os efeitos ED e ACD e M5 = M1 menos os efeitos HD, ED e ACD.

A eficiência das metodologias, bem como a comparação entre os modelos foi procedida pela análise dos coeficientes de determinação (R^2), teste F, estatística C(p) de Mallows, fatores de inflação das variâncias (FIV) e pelas correlações de magnitude (correlação de Pearson) e de ranqueamento (correlação de Spearman), além do teste da razão da verossimilhança (TRV).

Para testar se a inclusão de parâmetros para os efeitos genéticos fixos efetivamente melhorou o modelo, em termos de ajuste, um teste F foi computado. O valor de F, conforme descrito por Weisberg (1980), foi calculado pela seguinte fórmula:

$$F = \frac{(SQR_x - SQR_{x-1}) / (gl_x - gl_{x-1})}{SQR_x / gl_x},$$

em que: SQR_x e SQR_{x-1} são as somas de quadrados dos resíduos dos modelos x e $x-1$, respectivamente; e gl_x e gl_{x-1} são os graus de liberdade dos resíduos dos modelos x e $x-1$, respectivamente, em que x representa os modelos 2, 3, 4 ou 5.

O teste F fornece evidência contra o modelo mais simples ($x-1$) se o valor de F é maior que o valor tabelado para uma distribuição $F(gl_{x-1} - gl_x, gl_x, \alpha)$.

Conforme descrito por Freund e Littell (2000), a estatística C(p) de Mallows (1973), uma medida da variância do erro mais o viés introduzido pela exclusão de uma variável do modelo, é calculada como segue:

$$C(p) = [SQR(p)/QME] - (N - 2p) + 1,$$

em que QME é o quadrado médio do erro do modelo completo; $SQR(p)$, a soma de quadrados de um modelo contendo um subconjunto de p variáveis explicativas; e N , o número de observações. Quando se observa que $C(p) > (p+1)$ para um modelo contendo p variáveis explicativas, existe evidência de viés em razão da exclusão de uma variável importante do modelo.

A identificação do problema de multicolinearidade em análises de regressão geralmente é feita pelo exame das correlações entre pares de variáveis explicativas. Porém, em alguns casos, associações entre três ou mais variáveis podem não ser detectadas pelo exame de correlações aos pares. Uma forma mais eficiente de diagnóstico de multicolinearidade é o exame dos fatores de inflação de variância (FIVs), definidos por:

$$FIV(x_i) = \frac{1}{1 - R_i^2}, \text{ em que } R_i^2 \text{ é o quadrado do coeficiente de correlação múltipla que}$$

resulta da regressão da variável x_i contra todas as outras variáveis explicativas incluídas no modelo.

O teste de razão de verossimilhança (TRV) foi utilizado para verificar se os modelos diferem estatisticamente entre si, pela diferença entre os valores de $-2\log L$. Esse teste baseia-se na distribuição de qui-quadrado com g graus de liberdade e probabilidade de erro de 5%, em que g é a diferença em números de parâmetros estimados nos modelos comparados (DOBSON, 1990).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os animais pesavam, em média, 290,87 Kg à pesagem de sobreano, com idade média de 517,48 dias, sendo que cerca de 70% dos animais foram pesados entre 16 e 20 meses de idade. Valores superiores a estes foram encontrados por Lopes et al., 2008 (320,43 Kg), para a raça Nelore nos três estados do sul do Brasil e por Weber, 2008 (302,65 Kg), para a raça Aberdeen Angus, ambos para peso ajustado para 550 dias de idade. Todavia Pringle et al. (1997), observaram pesos superiores a 500 Kg aos 550 dias de idade, para animais Aberdeen Angus x Nelore, criados em confinamento nos Estados Unidos da América. Isso demonstra a lacuna existente e a possibilidade de incremento nos pesos ao sobreano da população estudada, seja como melhorias genéticas, ambientais ou ambas.

Os modelos testados sob o MQM explicaram aproximadamente 86% das variações observadas no peso ao sobreano (PS), com distinções na significância e magnitude dos efeitos genéticos fixos, principalmente para AD, e entre M1 e M3, que apresentam em particular o efeito ACD (TABELA 1), sugerindo a possibilidade de ocorrência de casos de colineariedade.

TABELA 1 – Coeficientes de regressão, coeficiente de determinação (R^2) e estatística C(p) para os modelos analisados sob o Método dos Quadrados Mínimos, para a característica peso ao sobreano

MODELO	AD	HD	ED	ACD	PD	PD ²	R ²	C(p)
1	-1,3264	4,9075*	-19,9768*	40,3845*	0,7535*	0,0004*	0,8611	7,00
2	-10,6662*	11,6260*	-19,3297*		0,7548*	0,0004*	0,8611	10,93
3	-0,9589	13,7230*		-40,2374*	0,7964*	0,0003*	0,8579	70,29
4	-12,3795*	6,8703*			0,7965*	0,0003*	0,8578	69,31
5	-13,3878*				0,7972*	0,0001*	0,8576	464,45

* $P < 0,01$; AD, HD, ED, ACD, PD e PD² = efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto e aditivo-conjunto direto, e efeito de peso a desmama, linear e quadrática, respectivamente.

O estudo das correlações entre os efeitos genéticos fixos (TABELA 2), mostra a existência de forte correlação envolvendo, em especial, os efeitos HD e ACD.

TABELA 2 – Correlações de Pearson entre os efeitos genéticos fixos

	AD	HD	ED	ACD
AD	1,000	0,455	0,144	0,579
HD		1,000	0,154	0,927
ED			1,000	0,324
ACD				1,000

Todas as correlações foram significativas ($P < 0,01$); AD, HD, ED, e ACD = efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto e aditivo-conjunto direto, respectivamente.

Como muitas das relações lineares observadas na matriz de correlações podem não ser oriundas de correlações entre pares, mas de associações entre três ou mais variáveis independentes, foram calculados os fatores de inflação da variância (FIV) dos efeitos explicativos dos modelos, para confirmação da existência de multicolineariedade (TABELA 3). Segundo Freund e Wilson (1998), quando FIV é maior do que 10, indica a ocorrência de multicolineariedade. As maiores inflações nas variâncias ocorreram para HD e ACD, quando ambos são inseridos no modelo de análise, corroborando os resultados do estudo das correlações. Com esta constatação, Roso et al. (2005) e Pimentel et al. (2006), entre outros, sugerem a aplicação de métodos alternativos de estimação dos efeitos sobre o desempenho animal, tendo em vista o confundimento causado pela multicolineariedade.

TABELA 3 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados para a característica peso ao sobreano

MODELO	GC	ISC	PD	PD ²	AD	HD	ED	ACD
1	1,085	1,129	86,223	86,123	1,704	9,736	1,418	12,541
2	1,083	1,129	86,197	86,086	1,287	1,151	0,936	
3	1,085	1,122	85,790	85,708	1,643	7,841		9,237
4	1,082	1,121	85,748	85,683	1,277	1,331		
5	1,075	1,105	85,739	85,674	1,008			

GC, ISC, PD, PD², AD, HD, ED e ACD = grupo contemporâneo ao sobreano, idade ao sobreano em classes, peso a desmama linear e quadrático, efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto, e aditivo-conjunto direto, respectivamente.

Foi empregado o método da RC, indicado por Hoerl e Kennard (1970) como um dos métodos alternativos de estimação que fornecem uma análise mais informativa dos dados na presença de multicolinearidade (TABELA 4).

TABELA 4 – Coeficientes de regressão e teste F para os modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso ao sobreano

MODELO	AD	HD	ED	ACD	F comp.
1	-39,658	11,309	-5,506	25,952	
2	-37,925	16,309	-4,626		5,93
3	-38,753	15,311		1,561	65,29*
4	-38,640	15,620			33,16*
5	-29,389				154,48*

* Todos os coeficientes de regressão foram significativos ($P<0,01$); AD, HD, ED e ACD = efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto e aditivo-conjunto direto, respectivamente.

A partir de análise do gráfico *traço ridge* (HOERL e KENNARD, 1970) optou-se pelo valor de λ de 0,05 (ANEXO 2); valor mínimo que proporcionou a quebra das multicolinearidades, reduzindo os fatores de inflação das variâncias, sem prejudicar, reduzir, de forma mais acentuada os regressores e seus erros-padrão, visto que, quanto mais alto o valor de λ menores as correlações efetivas entre as variáveis independentes, mas também, maior o viés das estimativas (TABELA 5).

TABELA 5 – Fatores de inflação da variância para os efeitos contidos nos diferentes modelos analisados sob o método de Regressão de Cumeeira ($\lambda=0,05$), para a característica peso ao sobreano

MODELO	GC	ISC	PD	PD ²	AD	HD	ED	ACD
1	0,968	1,002	1,187	1,186	1,239	2,551	1,016	3,005
2	0,967	1,001	1,187	1,186	1,105	1,151	0,936	
3	0,967	0,995	1,190	1,190	1,244	2,629		2,933
4	0,966	0,996	1,191	1,190	1,098	1,139		
5	0,961	0,985	1,183	1,183	0,910			

GC, ISC, PD, PD², AD, HD, ED e ACD = grupo contemporâneo ao sobreano, idade ao sobreano em classes, peso a desmama linear e quadrático, efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto, e aditivo-conjunto direto, respectivamente.

Com a aplicação do método da RC, estimaram-se regressores que pouco variaram entre os modelos aplicados, que podem ser explicados biologicamente, salvo para ACD, com importância mais acentuada para os efeitos aditivos, heterozigóticos e epistáticos, nesta ordem de importância. Os efeitos negativos observados para o efeito AD, denotam aumento do potencial produtivo com o aumento da contribuição de genes da raça Aberdeen Angus.

Avaliando-se os valores dos F comparativos, observou-se perda de ajuste ao se remover algum efeito. Apenas o valor da comparação entre M1 e M2 não foi significativo, indicando não haver prejuízo ao retirarem-se os efeitos genéticos aditivos conjuntos. Semelhante à estatística C(p), o teste F demonstrou maior perda ao remover-se o efeito HD, em seguida ED, e por fim o efeito ACD.

Para verificar os possíveis efeitos da multicolineariedade e das distinções impostas pelo uso de diferentes modelos nas avaliações genéticas multirraciais, foram estimadas as (co)variâncias genéticas e fenotípicas utilizadas posteriormente para predição dos valores genéticos dos animais da população em estudo.

As estimativas de herdabilidade variaram de $0,19 \pm 0,018$ a $0,29 \pm 0,020$, indicando a possibilidade de ganho genético com o uso de seleção massal para PS, entretanto, mais de 71% da variância fenotípica é causada por efeitos distintos ao genético aditivo aleatório. Valores de herdabilidade superiores foram encontrados por Kaps et al. (2000) para a raça Aberdeen Angus, nos EUA (0,49), por Ribeiro et al. (2001) para a raça Nelore no estado da Paraíba (0,76) e por Lopes et al. (2008) para a raça Nelore nos três estados da região sul do Brasil (0,35 a 0,51), demonstrando haver menor variabilidade ambiental nestas populações.

TABELA 6 – Estimativas de parâmetros genéticos e componentes de (co)variância para peso ao sobreano de bovinos pertencentes a uma população multirracial Aberdeen Angus x Nelore, sob diferentes modelos

	MODELO 1	MODELO 2	MODELO 3	MODELO 4	MODELO 5
h^2_d	0,19 (0,018)	0,19 (0,018)	0,29 (0,020)	0,29 (0,020)	0,29 (0,020)
e^2	0,81 (0,018)	0,81 (0,018)	0,71 (0,020)	0,71 (0,020)	0,71 (0,020)
σ_a^2	76,40	76,31	119,06	121,19	120,66
σ_e^2	324,64	324,75	297,42	296,05	296,55
σ_p^2	401,04	401,05	416,48	417,24	417,21
-2logL	243.295,46	243.313,30	243.774,56	243.792,03	243.921,60
TRV (l)	8,92**	239,37*	8,73**	64,78*	

* $P < 0,01$; ** $P < 0,05$; h^2_d = herdabilidade aditiva direta, σ_a^2 = variância genética aditiva direta, σ_e^2 = variância ambiental, σ_p^2 = variância fenotípica, em kg^2 ; TRV – Teste da Razão da Verossimilhança.

Os valores do TRV mostram a existência de diferença estatística entre os modelos testados (M4 e M5, M3 e M4, M2 e M3, e M1 e M2), embora com magnitudes distintas.

Apesar disso, as reduzidas variâncias residuais estimadas pelos M4 e M5, demonstram haver adequado ajuste das variâncias observadas nos PS pelos efeitos aditivos de raça e heterozigóticos.

As estimativas dos efeitos genéticos fixos por REML tiveram grande variação entre os diferentes modelos utilizados, inclusive com troca de sinal do efeito ACD, ratificando a existência de multicolineariedade (TABELA 7).

TABELA 7 – Coeficientes de regressão para os modelos analisados sob o método da Máxima Verossimilhança Restrita, para a característica peso ao sobreano

MODELO	AD	HD	ED	ACD	PD	PD ²
1	-2,6340	7,9835	-21,3191	47,1283	0,8946	0,0003
2	-2,1565	10,7207	-20,2461		0,8946	0,0003
3	-5,8071	12,8966		-45,6733	0,8954	0,0003
4	-8,5027	10,1852			0,8954	0,0003
5	-8,2867				0,8970	0,0003

AD, HD, ED, ACD, PD e PD² = efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto, aditivo-conjunto direto, e peso à desmama linear e quadrático, respectivamente.

As correlações de magnitude (correlações de Pearson) e de ordem (correlações de Spearman) dos valores genéticos dos animais (VG's), preditos pelos diferentes modelos variaram de 0,838 a 0,998, para as correlações de Pearson, e de 0,814 a 0,998, para as correlações de Spearman (TABELA 8), indicando haver diferenças entre os valores genéticos dos animais com a mudança do modelo de análise, podendo levar à erros no momento da seleção dos reprodutores. Apesar disso, as acurácias médias estimadas pelos M1 e M4 foram semelhantes (0,79 e 0,76, respectivamente). As pequenas diferenças encontradas entre M1 e M2 e M3 e M4, reforçando os resultados obtidos pelas estimativas da estatística C(p), teste F e TRV.

TABELA 8 – Correlações de Pearson (acima de diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) entre os valores genéticos preditos sob os diferentes modelos estudados para a característica peso ao sobreano

	MODELO 5	MODELO 4	MODELO 3	MODELO 2	MODELO 1
MODELO 5	1,000	0,927	0,997	0,869	0,838
MODELO 4	0,907	1,000	0,999	0,872	0,861
MODELO 3	0,996	0,998	1,000	0,875	0,861
MODELO 2	0,844	0,846	0,851	1,000	0,998
MODELO 1	0,814	0,835	0,832	0,997	1,000

Todas as correlações foram significativas ($P < 0,01$)

Os resultados obtidos neste estudo permitem afirmar que houve um grande aumento na explicação da variação no PS ao acrescentar os efeitos heterozigóticos (M4) ao modelo aditivo (M5), além de ínfimas mudanças, ao adicionar os efeitos aditivos conjuntos, reforçadas pelo fato negativo destes últimos efeitos estarem fortemente envolvidos em casos de multicolineariedade.

Para Kinghorn (1993), um modelo que inclua o produto de genes para potencial de crescimento e genes para adaptação ao ambiente explicaria melhor o crescimento de gado de corte em ambiente tropical. Em termos biológicos esta assertiva é completamente palpável, entretanto, a notação matemática deste termo aplicado atualmente (ACD), como neste estudo, não produziu o efeito esperado, sendo que o efeito heterozigótico foi eficiente para explicar o melhor desempenho dos animais F1. Um problema adicional causado pela adição de um termo quadrático seria a alta correlação entre as colunas correspondentes a AD e AD*AD.

Houve também substancial ganho de ajuste ao inserir os efeitos epistáticos (M2), os quais afetam negativamente o desempenho dos animais da população estudada; segundo WRIGHT (1978), efeito epistático, ou a perda por epistasia, quebra aqueles sistemas interativos de genes, atuantes como blocos, formados ao longo do tempo pela seleção natural e que produzem combinações mais eficientes. Trematore et al. (1998), Fries et al. (2000) e Pimentel et al. (2006) observaram o mesmo em seus estudos. Este modelo (M2) mostrou-se muito similar ao modelo mais completo (M1), com a vantagem de não conter multicolineariedades que possam adicionar viés as estimativas.

Concordando em parte com o exposto, Fries et a. (2000) compararam o uso de três modelos na predição do desempenho de bezerros Hereford x Brahman; o primeiro continha os efeitos aditivos e heterozigóticos, o chamado modelo completo adicionou covariáveis para os efeitos epistáticos e aditivos conjuntos, e o terceiro, chamado genotípico, incluiu efeitos para os 15 grupos genéticos existentes na população, representando 100% do ajuste. O primeiro modelo explicou 75,7% da variância e o segundo, 90,1%. Assim, mostraram que cerca de 60% da falta de ajuste do modelo mais simples poderia ser reduzida pela inclusão de efeitos para epistasia e complementaridade entre raças.

CONCLUSÕES

A inclusão dos efeitos heterozigóticos e epistáticos nos modelos de análise, adicionalmente ao aditivo, afeta, respectivamente, positiva e negativamente o peso ao sobreano dos animais; todavia, um modelo que contemple os efeitos aditivos de raça e heterozigóticos é suficiente para explicar a variação observada no peso ao sobreano de uma população multirracial.

A notação matemática dos efeitos aditivos conjuntos, retirada da literatura e testada neste estudo, não explica adequadamente a complementariedade entre raças como esperado, devido à multicolineariedade entre os efeitos genéticos estudados.

Deve-se ter conhecimento prévio do fenômeno estudado, sua interpretação biológica, e sempre preceder à escolha de um modelo de análise para uma população multirracial o estudo da relação existente entre as variáveis independentes.

O método de regressão de cumeira produz estimativas de coeficientes com magnitudes e sinais explicados biologicamente.

LITERATURA CITADA

- BOLDMAN, K.G.; KRIESE, L.A., VAN VLECK, L.D. et al. **A manual for use of MTDFREML. A set of program to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT)**. Lincoln, Department of Agriculture/Agricultural Research Service, 1995, 120p.
- DOBSON, A.J. **An introduction to generalized linear models**. Chapman and Hall, Melbourne, 1990, 174 p.
- FREUND, R.J.; LITTELL, R.C. **SAS System for Regression**, 3rd ed. Cary: SAS Institute Inc., 2000. 235p.
- FREUND, R.J.; WILSON, W.J. **Regression Analysis: Statistical Modeling of a Response Variable**. San Diego: Academic Press, 1998. 444p.
- FRIES, L.A. Cruzamentos em Gado de Corte. In.: SIMPÓSIO SOBRE PECUÁRIA DE CORTE: PRODUÇÃO DE NOVILHOS DE CORTE, IV, **Anais...** (palestra), Piracicaba – SP, FEALQ/ESALQ, 1996.
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H. et al. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, v.13, p.242, 2000 (supl. B).
- HOERL, A.E. Application of Ridge Analysis to Regression Problems. **Chemical Engineering Progress**, v.58, p.54-59, 1962.
- HOERL, A.E.; KENNARD, R.W. Ridge Regression: Biased Estimation for onorthogonal Problems. **Technometrics**, v.12, n.1, p.55-67, 1970.
- KAPS, M.; HERRING, W.O.; LAMBERSON, W.R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody Growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. **Journal of animal Science**, v.78, p.1436-1442, 2000.
- KINGHORN, B.P. Theory of breed utilization. In: **Design of livestock breeding programs: short course in animal Breeding**. Armidale: AGBU, 1993. p.187-204.
- KIPPERT, C.J.; RORATO, P.R.N.; LOPES, J.S. et al. Efeitos genéticos aditivos diretos e maternos e heterozigóticos sobre os desempenhos pré e pós-desmama em uma população multiracial Aberdeen Angus x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.37, n.8, p.1383-1391, 2008.
- LOPES, J.S.; RORATO, P.R.N.; WEBER, T. et al. Efeito da interação genótipo x ambiente sobre o peso ao nascimento, aos 205 e aos 550 dias de idade de bovinos da raça nelore na região Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.37, n.1, p.54-60, 2008.
- MALLOWS, C.P. Some comments on C(p). **Technometrics**, v.15, p.661-675, 1973.
- MUNIZ, C.A.S.; QUEIROZ, S.A. Avaliação do Peso a Desmama e do Ganho Médio de Peso de Bezerros Cruzados, no estado do Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.3, p.504-512, 1998.
- PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A.; CARVALHEIRO, R. et al. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.1020-1027, 2006 (supl.).

- PRINGLE, T.D.; WILLIAMS, S.E.; LAMB, B.S. et al. Carcass Characteristics, the Capain Proteinase System, and Aged Tenderness of Angus and Brahman Crossbred Steers. **Journal of Animal Science**, v.75, p.2955-2961, 1997.
- RIBEIRO, M.N.; PIMENTA FILHO, E.C.; MARTINS, G.A. Herdabilidade para efeitos direto e materno da características de crescimento de bovinos Nelore no estado da Paraíba. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.4, p.1224-1227, 2001.
- ROSO, V. M.; SCHENKEL, F. S.; MILLER, S. P. et al. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1780-1787, 2005.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEMS - SAS. **User's guide**. Version 8. 1ª ed. Cary, 2001. 956p.
- TREMATORE, R.L.; ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.B. et al. Estimativas de efeitos aditivos e heteróticos para características de crescimento pré-desmama em bovinos Charolês-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.1, p.87-94, 1998.
- WEBER, T. **Parâmetros genéticos e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas para uma população da raça Aberdeen Angus**. 67p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2008.
- WEISBERG, S. **Applied Linear Regression**. 1ª ed. New York: Wiley Series in probability and mathematical statistics, 1980. 283p.
- WRIGHT, S. The relation of livestock breeding to theories of evolution. **Journal of Animal Science**, v.46, n.5, p.1192-1200, 1978.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, L.G., ELER, J.P., COSTA, J.R.P. et al. Produção de leite e desempenho do bezerro na fase de aleitamento em três raças bovinas de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.22, n.5, p.745-754, 1993.
- ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.F.; TULLIO, R.R. et al. Peso à desmama de bezerros da raça Nelore e cruzados Canchim x Nelore e Marchigiana x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.24, n.6, p.917-925, 1995.
- ALENCAR, M.M.; TREMATORE; R.L. OLIVEIRA, J.A.L. et al. Características de crescimento até a desmama de bovinos da raça Nelore e cruzados Charolês x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.1, p.40-46, 1998.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE INSEMINAÇÃO ARTIFICIAL – ASBIA – **Relatório estatístico de produção, importação e comercialização de sêmen**. ASBIA, Uberaba – MG, 2007, 10p.
- ARNOLD, J.W.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, L.L. Animal model for genetic evaluation of multibreed data. **Journal of Animal Science**, v.70, p.3322-3332, 1992.
- ARTHUR, P.F.; HEARNSHAW, H.; STEPHENSON, P.D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, v.57, p.231–241, 1999.
- BARBOSA, P.F.; ALENCAR, M.M. Sistema de cruzamentos em bovinos de corte: estado da arte e necessidades de pesquisa. In.: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, XXXII, **Anais...** (palestra), Brasília – DF, p.681-683, 1995.
- BERGMANN, J.A.G.; HOHENBOKEN, W.D. Alternatives to least squares in multiple linear regression to predict production traits. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.112, p.1-16, 1995.
- BOLDMAN, K.G.; KRIESE, L.A., VAN VLECK, L.D. et al. **A manual for use of MTDFREML. A set of program to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT)**. Lincoln, Department of Agriculture/Agricultural Research Service, 1995, 120p.
- CARDOSO, F.F.; TEMPELMAN, R.J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v.82, p.1589–1601, 2004.
- CASSADY, J.P.; YOUNG, L.D.; LEYMASTER, K.A. Heterosis and recombination effects on pig growth and carcass traits. **Journal of Animal Science**, v.80, p.2286-2302, 2002.
- CATTANI, P. Perspectivas y avances de las forrajeras conservados. In: II Congreso Nacional de Conservación y Uso de Forrajeras. **Anais...** Rosário – Argentina, p.7-13, 2006.
- CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Estimativa de parâmetros genéticos, componentes de (co)variância e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas pré-desmama em bovinos Devon no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.997-1004, 2006 (supl.).
- CRUMP, R.E.; HALEY, C.S.; THOMPSON, R. et al. Individual animal model estimates of genetic parameters for performance test traits of male and female Landrace pigs tested in a commercial nucleus herd. **Journal of Animal Science**, v.65, p.275-283, 1997.

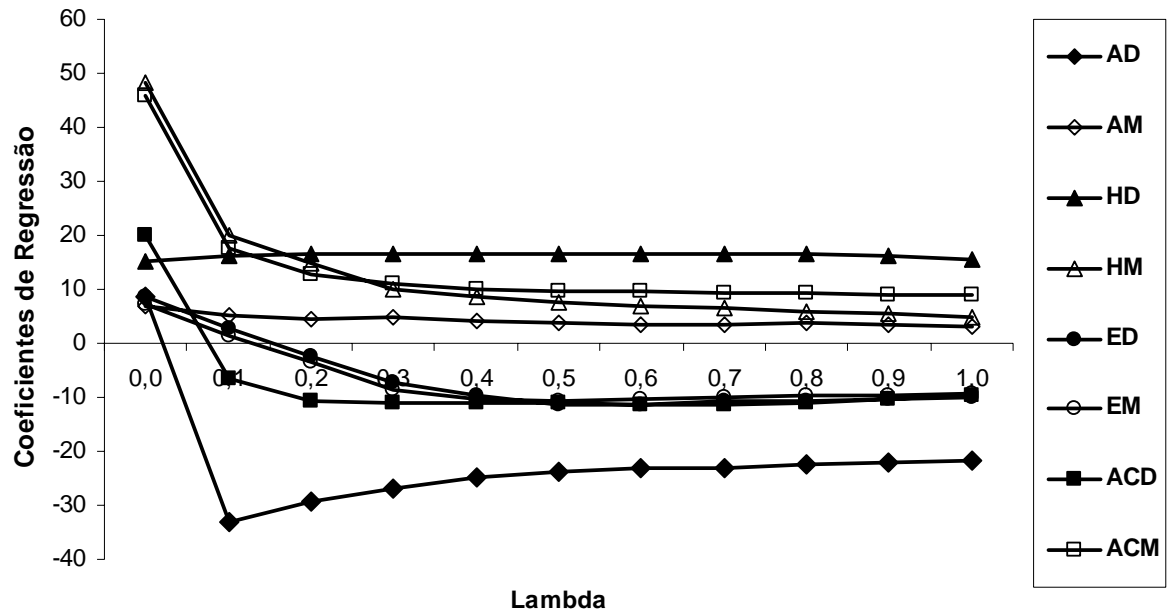
- DOBSON, A.J. **An introduction to generalized linear models**. Chapman and Hall, Melbourne, 1990, 174 p.
- DIAS, L.T.; EL FARO, L.; ALBUQUERQUE, L.G. Estimativas de herdabilidade para perímetro escrotal de animais da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.6, p.1878-1882, 2003 (supl. 2).
- ELZO, M.A. Restricted maximum-likelihood procedures for the estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. **Journal of Animal Science**, v.72, p.3055-3065, 1994.
- EVERLING, D.M.; FERREIRA, G.B.B.; RORATO, P.R.N. et al. Estimativas de herdabilidade e correlação genética para características de crescimento na fase de pré-desmama e medidas de perímetro escrotal ao sobreano em bovinos Angus-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.6, p.2002-2008, 2001 (supl.).
- FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. **American Naturalist**, v.86, p.293-298, 1952.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. Essex: Longman, 1996, 464p.
- FERRAZ FILHO, P.B.; RAMOS, A.A.; SILVA, L.O.C. et al. Tendência genética dos efeitos direto e materno sobre os pesos à desmama e pós-desmama de bovinos da raça Tabapuã no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.2, p.635-640, 2002.
- FERREL, C.L., JENKINS, T.G. Cow type and the nutritional environment: nutritional aspects. **Journal of Animal Science**, v.61, n.3, p.725-741, 1985.
- FREUND, R.J.; LITTELL, R.C. **SAS System for Regression**, 3rd ed. Cary: SAS Institute Inc., 2000. 235p.
- FREUND, R.J.; WILSON, W.J. **Regression Analysis: Statistical Modeling of a Response Variable**. San Diego: Academic Press, 1998. 444p.
- FRIES, L.A. Cruzamentos em Gado de Corte. In.: SIMPÓSIO SOBRE PECUÁRIA DE CORTE: PRODUÇÃO DE NOVILHOS DE CORTE, IV, **Anais...** (palestra), Piracicaba – SP, FEALQ/ESALQ, 1996.
- FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNSHAW, H. et al. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Sciences**, v.13, p.242, 2000 (supl. B).
- GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for growth traits in both sexes of beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.69, p.3202-3212, 1991.
- HOERL, A.E. Application of Ridge Analysis to Regression Problems. **Chemical Engineering Progress**, v.58, p.54-59, 1962.
- HOERL, A.E.; KENNARD, R.W. Ridge Regression: Biased Estimation for onorthogonal Problems. **Technometrics**, v.12, n.1, p.55-67, 1970.
- KAPS, M.; HERRING, W.O.; LAMBERSON, W.R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody Growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. **Journal of animal Science**, v.78, p.1436-1442, 2000.
- KINGHORN, B.P. Theory of breed utilization. In: **Design of livestock breeding programs: short course in animal Breeding**. Armidale: AGBU, 1993. p.187-204.

- KINGHORN, B.P.; VERCOE, P.E. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. **Animal Production**, v.49, p.209-216, 1989.
- KIPPERT, C.J.; RORATO, P.R.N.; LOPES, J.S. et al. Efeitos genéticos aditivos diretos e maternos e heterozigóticos sobre os desempenhos pré e pós-desmama em uma população multiracial Aberdeen Angus x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.37, n.8, p.1383-1391, 2008.
- KLEI, L.; QUAAS, R.L.; POLLAK, E.J. et al. Multiple-breed evaluation. In.: ANNUAL RESEARCH SYMPOSIUM & ANNUAL MEETING, 28, **Proceedings...**, Birmingham – AL, p.93-105, 1996.
- LOPES, J.S.; RORATO, P.R.N.; WEBER, T. et al. Efeito da interação genótipo x ambiente sobre o peso ao nascimento, aos 205 e aos 550 dias de idade de bovinos da raça nelore na região Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.37, n.1, p.54-60, 2008.
- MALLOWS, C.P. Some comments on C(p). **Technometrics**, v.15, p.661-675, 1973.
- MARQUES, L.F.A.; PEREIRA, J.C.C.; OLIVEIRA, H.N. et al. Análise de características de crescimento da raça Simental. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.52, n.5, p.527-533, 2000.
- McMORRIS, M.R.; WILTON, J.W. Breeding systems, cow weight and milk yield effects on various biological variables in beef production. **Journal of Animal Science**, v.63, p.1361-1372, 1986.
- MILLER, S.P. Genetic evaluation and mating in multi-breed beef cattle populations. In.: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 36, Porto Alegre. **Anais...** (palestra), Porto Alegre – RS: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 1999.
- MUNIZ, C.A.S.; QUEIROZ, S.A. Avaliação do Peso a Desmama e do Ganho Médio de Peso de Bezerros Cruzados, no estado do Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.3, p.504-512, 1998.
- PEROTTO, D.; CUBAS, A.C.; MOLETTA, J.L. et al. Heterose sobre os pesos de bovinos Canchim e Aberdeen Angus e de seus cruzamentos recíprocos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.12, p.2511-2520, 2000.
- PHILLIPS, P.C. The language of gene interaction. **Genetics**, v.149, p.1167-171, 1998.
- PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A.; CARVALHEIRO, R. et al. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.1020-1027, 2006 (supl.).
- PRINGLE, T.D.; WILLIAMS, S.E.; LAMB, B.S. et al. Carcass Characteristics, the Capain Proteinase System, and Aged Tenderness of Angus and Brahman Crossbred Steers. **Journal of Animal Science**, v.75, p.2955-2961, 1997.
- RIBEIRO, M.N.; PIMENTA FILHO, E.C.; MARTINS, G.A. Herdabilidade para efeitos direto e materno das características de crescimento de bovinos Nelore no estado da Paraíba. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.4, p.1224-1227, 2001.
- ROSO, V.M.; FRIES, L.A. Avaliação das heteroses materna e individual sobre o ganho de peso do nascimento ao desmame em bovinos Angus x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.3, p.732-737, 2000.
- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P. et al. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1780-1787, 2005.

- ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P. et al. Estimation of genetic effects in the presence of multicollinearity in multibreed beef cattle evaluation. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1788-1800, 2005a.
- SHARMA, B.S.; PRABHAKARAN, V.T.; PIRCHNER, F. Gene action and heterosis in lifetime traits of Friesian x Sahiwal crosses. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.117, p.319-330, 2000.
- SOUZA, J.C.; CAMPOS, L.T.; FREITAS, J.A. et al. Parâmetros genéticos dos pesos ao nascer e aos 205 dias de idade em animais da raça Angus no Brasil. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2007.
- STATISTICAL ANALYSIS SYSTEMS - SAS. **User's guide**. Version 8. 1ª ed. Cary, 2001. 956p.
- TEIXEIRA, R.A.; ALBUQUERQUE, L.G. Efeitos Ambientais que Afetam o Ganho de Peso Pré-desmama em Animais Angus, Hereford, Nelore e Mestiços Angus-Nelore e Hereford-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.4, p.887-890, 2003.
- TREMATORE, R.L.; ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.B. et al. Estimativas de efeitos aditivos e heteróticos para características de crescimento pré-desmama em bovinos Charolês-Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.1, p.87-94, 1998.
- WEBER, T. **Parâmetros genéticos e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas para uma população da raça Aberdeen Angus**. 67p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2008.
- WEISBERG, S. **Applied Linear Regression**. 1ª ed. New York: Wiley Series in probability and mathematical statistics, 1980. 283p.
- WRIGHT, S. The relation of livestock breeding to theories of evolution. **Journal of Animal Science**, v.46, n.5, p.1192-1200, 1978.

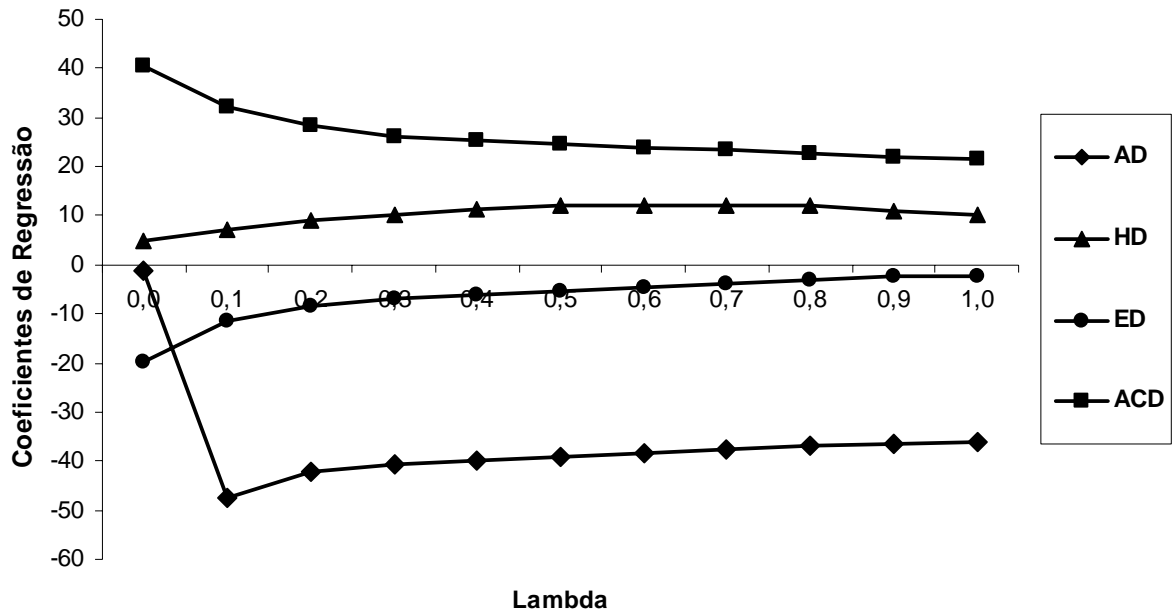
ANEXOS

ANEXO 1 – Alteração nas estimativas dos parâmetros genéticos para valores do coeficiente lambda variando de 0 a 1, estimados por regressão de cumeeira para a característica peso a desmama



AD, AM, HD, HM, ED, EM, ACD e ACM = efeitos genéticos fixos aditivo direto, aditivo materno, heterozigótico direto, heterozigótico materno, epistático direto, epistático materno, aditivo-conjunto direto e aditivo-conjunto materno, respectivamente.

ANEXO 2 – Alteração nas estimativas dos parâmetros genéticos para valores do coeficiente lambda variando de 0 a 1, estimados por regressão de cumeira para a característica peso ao sobreano



AD, HD, ED e ACD = efeitos genéticos fixos aditivo direto, heterozigótico direto, epistático direto e aditivo-conjunto direto, respectivamente.