

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

Alan Miranda Prestes

**AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL
ANGUS-NELORE**

**Santa Maria, RS
2017**

Alan Miranda Prestes

AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL ANGUS-NELORE

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Zootecnia, Área de concentração Produção Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Zootecnia**.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Roberto Nogara Rorato

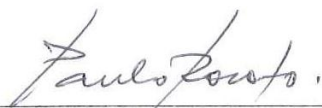
Santa Maria, RS
2017

Alan Miranda Prestes

AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL ANGUS-NELORE

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Zootecnia, Área de concentração Produção Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Zootecnia**.

Aprovado em 21 de fevereiro de 2017:



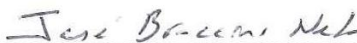
Paulo Roberto Nogara Rorato, Dr. (UFSM)
(Presidente/orientador)



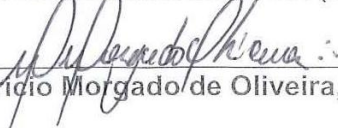
Eduardo Brum Schwengber, Dr. (UNIPAMPA)



Fernanda Cristina Breda Mello, Dra. (UFSM)



José Braccini Neto, Dr. (UFRGS)



Mauricio Morgado de Oliveira, Dr. (UFSM)

Santa Maria, RS
2017

AGRADECIMENTO

Primeiramente a minha mãe, fonte de inspiração para seguir os estudos e nunca desistir de alcançar meus objetivos.

Ao meu irmão por compartilhar de todos os adjetivos possíveis da utilização desta palavra.

Ao meu filho Bernardo, razão pela qual sempre busquei força nos momentos mais difíceis. Um anjo que veio para iluminar nossas vidas e nossos caminhos.

A minha namorada Daiane que a Pós-Graduação me trouxe. Desde o mestrado sendo minha a companheira mais fiel que poderia ter.

Aos professores Paulo Rorato e Fernanda Breda, pela orientação e ensinamento durante este período.

Aos colegas de laboratório, por todos os dias que compartilhamos nesses anos. Pelos mates da manhã e tarde que tivemos, junto de muitas conversas e aprendizados.

E a todos os amigos que, direto ou indiretamente, ajudaram nesta caminhada.

RESUMO

AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL ANGUS-NELORE

AUTOR: ALAN MIRANDA PRESTES
ORIENTADOR: PAULO ROBERTO NOGARA RORATO

Este estudo teve como objetivo avaliar o melhor modelo para a avaliação genética para a característica de ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDD) de uma população multirracial Nelore e Angus formada por 49.634 animais filhos de 34.006 matrizes e 793 touros, nascidos entre 1986 e 2015. A avaliação genética para esta população foi realizada através da metodologia de inferência Bayesiana por meio de um modelo animal e os critérios de escolha foram o Número de Parâmetros (Np), de Informação da Deviance (DIC) e Ordenada Preditiva (CPO). No primeiro capítulo foram testados três modelos: Modelo Animal Tradicional (MAT), Modelo Animal Multirracial sem (MAMRSS) e com segregação (MAMRCS). Com base nos critérios de escolha, o MAMRSS foi escolhido por apresentar melhores ajustes, além de apresentar o menor número de parâmetros, reduzindo assim a demanda computacional. No segundo capítulo foram testados modelos multirraciais (MAMR) homo e heteroscedástico. Foi utilizado um esquema fatorial 2x2 de dois modelos de variância residual (homoscedástica (HO) ou heteroscedástica (HE)) baseado em dois pressupostos distributivos (Gaussiano (G) e *t* de Student (T)). O MAMR-T-HE foi o que apresentou melhor ajuste para a população em questão. As correlações de ordenamento de Spearman dos valores genéticos preditos, para os reprodutores, foram altas quando consideradas todos animais (0,93 a 0,99). No entanto, quando separados estes reprodutores em TOPs (10%) estas correlações foram reduzidas drasticamente (de 0,05 a 0,96). Estes resultados apoiam a implementação de modelos multirraciais robustos que contabilizam fontes de heteroscedasticidade para aumentar a precisão de avaliações genéticas de populações multirraciais.

Palavras-chave: Bovinos de corte. Ganho médio diário. Heteroscedasticidade.

ABSTRACT

GENETIC EVALUATION OF A MULTIBREED POPULATION ANGUS-NELLORE

AUTHOR: ALAN MIRANDA PRESTES
ADVISOR: PAULO ROBERTO NOGARA RORATO

The objective of this study was to evaluate the best model for the genetic evaluation for the trait average daily gain of weaning to post weaning (ADGWP), of a multiple-breed Nellore and Angus population, comprised of 49.634 animals sired by 34.006 dams and 793 sire, born between 1986 and 2015. The genetic evaluation for this population was performed through the methodology of Bayesian inference with the animal model and the criteria of choice were the Number of Parameters (Np), Deviance Information (DIC) and the conditional predictive ordinate (CPO). In the first chapter three models were tested: Traditional Animal Model (TAM), Multiple-Breed Animal Model With (MBAMW) and without segregation (MBAMWS). Based on the selection criteria, the MBAMW was chosen because it presents better adjustments, besides presenting the smallest number of parameters, thus reducing the computational demand. In the second chapter, heteroscedastic multiple-breed models (HMBM) were tested. A 2x2 factorial scheme of two residual variance models (homoscedastic (HO) or heteroscedastic (HE)) was used based on two distributive assumptions (Gaussian (G) and Student's t (T)). The HMBM-T-HE presented the best fit for the population in question. The Spearman's ordering correlations of the breeding values predicted for the sires were high when all animals were considered (0.93 to 0.99). However, when these sires were separated in TOP (10%) these correlations were reduced drastically (from 0.05 to 0.96). These results support the implementation of robust multibreed models that account for sources of heteroscedasticity to increase the accuracy of genetic assessments of multiple-breed populations.

Keywords: Average daily gain. Beef cattle. Heteroscedasticity.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1 - Critérios de escolha de ajuste para os Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para a estimativa de parâmetros e avaliação genética para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore-Angus ..	26
Tabela 2 - Efeitos genéticos médios (Média \pm DP) estimados pelos Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para a característica de ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS, em gramas) para uma população multirracial Nelore-Angus	27
Tabela 3 - Parâmetros genéticos estimados pelo Modelo Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para uma população multirracial Nelore-Angus	28
Tabela 4 - Correlação de ordenamento (Spearman) dos valores genéticos estimados para os reprodutores, para a característica Ganho Médio Diário da Desmama ao Sobreano (GMDDS), pelos modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para uma população multirracial Nelore-Angus	29

CAPÍTULO 2

Tabela 1 - Critérios de escolha de ajuste para os modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para a estimativa de parâmetros e avaliação genética para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore-Angus	41
Tabela 2 - Parâmetros genéticos estimados pelos modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore e Angus	42
Tabela 3 - Correlação de ordenamento (Spearman) dos valores genéticos estimados de reprodutores, para a característica ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS), pelos modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para uma população multirracial Nelore-Angus	44

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1 - Valores genéticos preditos pelos Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para touros TOP10, 20 e 30, de uma população multirracial Nelore-Angus.....30

CAPÍTULO 2

Figura 1 - Distribuição a posteriori da herdabilidade para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) de acordo com os grupos genéticos (GG) e modelos utilizados para uma população multirracial Nelore (N) e Angus (A).....43

Figura 2 - Valores genéticos preditos, para a característica de ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS, em gramas), pelos modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para touros TOP10, TOP20 e TOP30, de uma população multirracial Nelore e Angus.....45

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	11
2.1 CRUZAMENTOS.....	11
2.2 POPULAÇÃO MULTIRRACIAL NELORE X ANGUS NO BRASIL	13
2.3 EFEITO GENÉTICO ADITIVO	13
2.4 EFEITO GENÉTICO NÃO ADITIVO - DOMINÂNCIA.....	14
2.5 EFEITO GENÉTICO NÃO ADITIVO - EPISTASIA	15
2.6 MODELO ANIMAL MULTIRRACIAL	15
2.7 METODOLOGIA E MODELOS NA AVALIAÇÃO GENÉTICA	17
2.8 HETEROGENEIDADE	18
ARTIGO 1.....	20
INFERÊNCIA MULTIRRACIAL PARA A AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO ANGUS-NELORE	20
Resumo:.....	21
Abstract:	22
Introdução	23
Material e Métodos.....	24
Resultados e Discussão.....	26
Conclusões.....	31
Agradecimentos	31
Referências Bibliográficas	31
ARTIGO 2.....	34
INFERÊNCIA HETEROsCEDÁSTICA NA AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL ANGUS-NELORE	34
Resumo:.....	35
Abstract:	36
Introdução	36
Material e Métodos.....	38
Resultados e discussão	41
Conclusão	46
Agradecimentos	46
Referências Bibliográficas	46
3. CONCLUSÃO.....	49
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
APÊNDICE A - Cartão de parâmetros para o modelo animal tradicional para o programa INTERGEN 1.2.....	55
APÊNDICE B - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial sem segregação para o programa INTERGEN 1.2.....	56
APÊNDICE C - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com segregação para o programa INTERGEN 1.2.....	57
APÊNDICE D - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição t de Student homoscedástico para o programa INTERGEN 1.2	58
APÊNDICE E - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição t de Student heteroscedástico para o programa INTERGEN 1.2	59
APÊNDICE F - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição Gaussiano heteroscedástico para o programa INTERGEN 1.2	60

1 INTRODUÇÃO

O agronegócio brasileiro apresentou um crescimento de 1,8% no ano de 2015 e foi responsável por 23% do Produto Interno Bruto nacional (IBGE, 2016), sendo uma parcela significativa deste valor devida a produção animal. A bovinocultura de corte, apesar de inúmeras dificuldades no que se refere a produtividade, transformou o Brasil em um dos maiores produtores de carne bovina do mundo.

Em 2015 o rebanho bovino de corte brasileiro alcançou 210 milhões de animais, com abate de 24.922.631 de cabeças e exportação equivalente a 1.399.259 de toneladas (ABIEC, 2016). Esta posição de destaque, para que seja mantida, demanda de programas de melhoramento genético eficientes, com avaliações genéticas que considerem características reprodutivas, produtivas e de qualidade da carne. Segundo a Associação Brasileira de Inseminação Artificial – ASBIA (2016), em 2015, as raças Nelore e Angus foram responsáveis por 82,14% do total de doses de sêmen vendidas no país (38,14% e 44,0%, respectivamente), totalizando mais de 6,2 milhões de unidades, mostrando a importância destas raças para a bovinocultura de corte brasileira.

Como em vários outros países produtores de carne, no Brasil, a utilização de populações multirraciais em explorações comerciais vem crescendo, devido ao aumento da eficiência de produção que pode ser promovido pela heterose e pela complementaridade entre as raças utilizadas no cruzamento.

O uso de compostos genéticos na bovinocultura de corte provém de longa data e o estudo das origens de inúmeras raças mostra que estas se formaram a partir do cruzamento. De acordo com Teixeira & Albuquerque (2003), é possível produzir animais eficientes em ambientes variados por intermédio da combinação de cruzamentos e seleção, processos independentes, mas que devem ser sinérgicos. 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 normalmente utilizados na avaliação genética de raças puras, uma vez que, além do mérito genético aditivo, também o não aditivo, tanto dentro como entre raças, contribui para o mérito genético total de um animal (MILLER,

2010). Diversos estudos sobre este tema foram realizados no Brasil, para raças puras e produtos de cruzamento (CARDOSO et al., 2005; CORRÊA et al., 2009; OLIVEIRA et al., 2010; MATTAR et al., 2011; AMBROSINI et al., 2012; RODRIGUES, 2012; NEPOMUCENO et al., 2013; CHIAIA et al., 2014).

Este trabalho foi realizado com o objetivo avaliar modelos para a identificação do potencial genético dos animais de uma população de bovinos produtos do cruzamento entre as raças Nelore e Angus.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 CRUZAMENTOS

O uso de animais mestiços vem, gradativamente, ganhando força na cadeia de produção de carne bovina. As raças puras estão pouco a pouco dividindo seu espaço com populações multirraciais. Uma população multirracial é uma população composta por animais de raças puras e cruzados que acasalam entre si (ELZO & WAKEMAN, 1998). Estas populações são o produto dos Sistemas de Cruzamentos, amplamente usados em programas de melhoramento genético. Esses sistemas consistem em um programa de acasalamentos entre indivíduos de raças distintas, com o propósito de explorar as diferenças genéticas entre raças, bem como, os efeitos de complementaridade e heterose.

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

A heterozigose 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).

Segundo Nitter (1978), a heterose pode ser classificada em: Heterose Individual (HI), que é a superioridade no desempenho de um indivíduo em relação à média de seus pais, que não pode ser atribuída a efeitos maternos, paternos ou ligados ao sexo; Heterose Materna (HM), na qual refere-se ao melhor desempenho de um animal atribuível ao fato de sua mãe ser produto de cruzamento ao invés de pura, e Heterose Paterna (HP), que diz respeito a qualquer vantagem no desempenho da progênie resultante do uso de touros mestiços em substituição a touros puros.

As várias teorias formuladas para explicar as bases genéticas da heterose foram resumidas por Sheridan (1981) como: Teoria da Dominância: em geral, a maioria das mutações são recessivas e os genes recessivos têm mais efeitos

desvantajosos do que vantajosos, notadamente para as características favorecidas pela heterose: viabilidade, sobrevivência, fertilidade, etc. Por outro lado, os genes dominantes, em geral, têm efeitos favoráveis, gerando vigor, enquanto que os recessivos tendem a reduzi-lo. Devido ao fato do vigor ser influenciado por muitos genes, é pouco provável que um animal seja portador de todos estes genes dominantes em homozigose. Pais pouco relacionados têm maior possibilidade de contribuir diferentemente com genes dominantes para a sua progênie, aumentando assim o vigor híbrido. Uma das pressuposições da teoria da dominância é a de que a heterose é linearmente relacionada com a heterozigosidade. A cada aumento de 1% na heterozigosidade corresponde a um aumento fixo no vigor híbrido ou heterose. Isto é verdade para quase a totalidade das características econômicas, com exceção apenas para as de limiar ("threshold traits"). Aceitando-se, então, a dominância como a explicação mais provável para justificar o fenômeno da heterose, a sua demonstração é bastante simples e de fácil entendimento.

A Teoria da Sobredominância sugere que o heterozigoto é superior a qualquer dos homozigotos. Pode ser facilmente visualizada na aceitação de que, no heterozigoto, ambos os genes podem competir, um com o outro, para a determinação do fenótipo. Na maioria dos casos, o alelo dominante manifesta o fenótipo a qual ele expressa. Outra versão desta teoria é de que o híbrido é mais adaptável e produtivo, porque tem maior versatilidade bioquímica, com maior número de genes e diferentes tipos de sistemas enzimáticos. Haveria assim uma complementaridade fisiológica.

Em geral, as teorias de dominância e sobredominância têm as mesmas expectativas teóricas que resultam em decréscimo do vigor com a endogamia e ganho nos cruzamentos.

Por outro lado, na teoria da epistasia supõe-se que haja interação entre genes não alélicos. A interação entre genes de loci diferentes resultaria em um efeito mais favorável do que aqueles situados no mesmo *locus*. A heterose, neste caso, pode ser o resultado da interação de diferentes genes de qualquer uma das duas raças paternas.

2.2 POPULAÇÃO MULTIRRACIAL NELORE X ANGUS NO BRASIL

O desenvolvimento de populações multirraciais depende, incondicionalmente, da identificação do potencial genético dos animais puros e dos cruzados, utilizados como reprodutores. A identificação do potencial genético dos animais para uma ou mais características de interesse e a classificação dos mesmos, de modo a possibilitar a escolha dos melhores, pode ser realizada por meio de avaliações genéticas. A utilização conjunta dos dados de desempenho dos animais das raças parentais e dos animais cruzados possibilita a comparação entre animais de diferentes composições genéticas (KLEI et al., 1996) e possibilitam melhor acurácia das avaliações genéticas.

O cruzamento no Brasil entre as raças Angus (AN) e Nelore (NE) teve início no ano de 1945, na Fazenda Experimental "Cinco Cruzes" do Ministério da Agricultura no município de Bagé, no estado do Rio Grande do Sul, utilizando reprodutores da raça Nelore provenientes do Mato Grosso e fêmeas da raça Angus locais, difundindo-se para diversas regiões do país.

A partir destes cruzamentos, é possível formar diversos grupos genéticos distintos, tais como: 3/4 AN, 5/8 Angus, 9/16 AN, 1/2 AN, 3/8 AN e 1/4 AN. Segundo Salomoni & Del Duca (2009), para a obtenção dos animais denominados Brangus (5/8AN e 3/8NE) foram utilizados quatro esquemas de cruzamento (Figura 1).

Tabela 1 - Sistema de cruzamento para a formação da raça Brangus ($\frac{5}{8}$ AN - $\frac{3}{8}$ NE)

Grupos genéticos	Composição racial do touro	Composição racial da vaca
PZ	Angus	$\frac{3}{4}$ NE – $\frac{1}{4}$ AN
ZP	$\frac{3}{4}$ NE – $\frac{1}{4}$ AN	Angus
ZA	$\frac{1}{2}$ NE – $\frac{1}{2}$ AN	$\frac{1}{4}$ NE – $\frac{3}{4}$ AN
AZ	$\frac{1}{4}$ NE – $\frac{3}{4}$ AN	$\frac{1}{2}$ NE – $\frac{1}{2}$ AN

P=animal puro; Z=raça zebuína (nelore).

2.3 EFEITO GENÉTICO ADITIVO

O valor genético aditivo resulta do somatório dos efeitos médios dos alelos, que um indivíduo possui em cada *locus*, e a maneira mais conveniente para ser

expresso é como desvio em relação à média da população (FALCONER & MACKAY, 1996).

Na avaliação genética multirracial, o valor genético aditivo total de um indivíduo pode ser representado por uma parte fixa, sendo esta uma combinação linear dos produtos entre as proporções das diferentes raças representadas no indivíduo (complementaridade) e os efeitos genéticos aditivos de cada raça, e por uma parte aleatória, ou seja, a diferença entre o valor genético do indivíduo e a média do grupo genético ao qual ele pertence (ARNOLD et al., 1992).

A seleção natural e/ou artificial ocorrida no longo prazo dentro de cada raça aumenta a frequência de genes não alélicos que, juntos, produzem efeitos favoráveis extras (FRIES et al., 2002). Este efeito aditivo de raça, é considerado na maioria dos modelos que envolvem a avaliação de animais cruzados (ARTHUR et al., 1999; PICCOLI et al., 2002; DEMEKE et al., 2003ab; ABDEL-AZIZ et al., 2003; CARVALHEIRO, et al., 2006; PIMENTEL et al., 2006; KIPPERT et al., 2008; CARDOSO et al., 2008; CUNHA et al., 2009; VERGARA et al., 2009ab; WILLIAMS et al., 2010; LEMA et al., 2011; BUENO et al., 2011). Quando este efeito não é incluído no modelo de avaliação genética, fatores de correção devem ser utilizados para permitir comparação entre touros de diferentes raças (ELZO & WAKEMAN, 1998).

2.4 EFEITO GENÉTICO NÃO ADITIVO - DOMINÂNCIA

A dominância completa é um tipo de interação entre os alelos de um mesmo *locus* em que, na sua presença, não é possível observar diferença significativa entre o fenótipo dos indivíduos heterozigotos e dos homozigotos portadores dos alelos dominantes (FALCONER & MACKAY, 1996).

Em geral, a dominância ocorre em situações em que o *locus* em questão é responsável pela produção de alguma enzima envolvida em um sistema multi-enzimático, de maneira que a alteração na funcionalidade de uma única enzima tem pouca influência sobre o coeficiente de sensibilidade e é imperceptível (KACSER & BURNS, 1981). Segundo esses autores, a relação entre o número de alelos 'normais', em um determinado *locus*, e o fenótipo pode ser não linear e, assim, seria difícil mensurar a diferença entre os fenótipos dos indivíduos, que possuem dois ou apenas um alelo normal.

2.5 EFEITO GENÉTICO NÃO ADITIVO - EPISTASIA

Se a heterose é o benefício advindo da recuperação da depressão por consanguinidade presente em populações puras, a epistasia é o balanço negativo trazido por esses benefícios e que vai seguir agindo nas gerações seguintes (FRIES et al., 2000a).

O efeito de perdas epistáticas compreende um desvio adicional do valor fenotípico, ocasionado pela combinação não aditiva, quando mais de um *lócus* é considerado na análise (FALCONER & MACKAY, 1996). Segundo Kinghorn (1987), perdas epistáticas são "efeitos negativos, em animais mestiços, resultantes da ação conjunta de genes, com funções diferentes, que interagem entre si em menor frequência". Para estimar os parâmetros de epistasia, ou testar modelos de epistasia com acurácia, grandes conjuntos de dados com boa estrutura são requeridos (KINGHORN, 1987).

A inclusão do efeito de perda epistática no modelo aditivo-dominante foi sugerida por Fries et al. (2000b) e confirmado por Piccoli et al. (2002) com o objetivo de obter uma melhor explicação para a variação genética existente entre as distintas composições genéticas dos animais cruzados. O genótipo de um *lócus* pode influenciar o efeito genotípico de um segundo *lócus* e pode, eventualmente, inibir a expressão gênica deste segundo *lócus* no fenótipo. Estudos recentes sugerem que os efeitos das perdas epistáticas influenciam forte e negativamente os níveis de produção dos animais multirraciais (PICCOLI et al., 2002; DEMEKE et al., 2003ab; CARDOSO et al., 2008; LEMA et al., 2011; BUENO et al., 2011) embora alguns pesquisadores optem por não incluir perdas epistáticas nos modelos utilizados, como Vergara et al. (2009b), Legarra et al. (2007) e Arthur et al. (1999), para não tornar o modelo muito parametrizado.

Segundo Hill (2010), em populações com acasalamento aleatório é muito difícil estimar a variância epistática porque os coeficientes são muito pequenos e muito correlacionados com os componentes não epistáticos.

2.6 MODELO ANIMAL MULTIRRACIAL

A disponibilidade de grandes bases de dados em associações de diferentes raças e cruzamentos de bovinos, bem como a demanda crescente dos produtores

por avaliações genéticas de animais de raças puras e produto de cruzamento têm renovado o interesse na implementação de procedimentos de avaliação genética multirracial (ELZO & BORJAS, 2004). Provavelmente, a maior parte das avaliações genéticas de populações bovinas, utiliza alguma variante de metodologia de predição linear e(ou) não-linear dentro de raça mediante programas como o MTDFREML (BOLDMAN et al., 1995).

No entanto, estas metodologias são utilizadas em avaliação genética independentemente da composição genética das populações em estudo. Os procedimentos intra-raciais ignoram os efeitos genéticos não-aditivos entre raças, e assumem que os parâmetros genéticos são os mesmos em todos os grupos raciais. Já os procedimentos de avaliação genética multirracial incluem ambos os aspectos, sendo, por isto, preferíveis para avaliar geneticamente populações compostas por animais puros e cruzados.

Os procedimentos de avaliação genética multirracial produzem predições genéticas aditivas mais acuradas, quando comparado com o modelo animal tradicional, o que permite a comparação direta de animais de diferente composição racial e viabilizam o melhoramento genético aditivo e não-aditivo em populações multirraciais. No entanto, esses procedimentos são computacionalmente mais complexos, requerem maior número de parâmetros a serem estimados, além de apresentar problemas quanto à multicolinearidade.

Os modelos de avaliação genética multirracial estimam valores em decorrência de efeitos genéticos aditivos e não aditivos. Segundo Elzo & Borjas (2004) podem ser calculados três tipos de diferença esperada na progênie multirracial (DEPM): aditiva (DEPMA), não-aditiva (DEPMNA) e total (DEPMT = DEPMA + DEPMNA).

As DEPMA são as equivalentes multirraciais das DEP's aditivas dentro de raça. As DEP's multirraciais não-aditivas (DEPMNA) são estimadas com base nas interações entre *loci* recriados a cada fecundação, por isto não seria aconselhável usá-las de forma única. Tanto os produtores comerciais quanto os criadores de raças puras obteriam vantagens diante do uso das DEP multirraciais (DEPM). Os criadores de raças puras poderiam usar as DEPMA para potencializar seus objetivos de seleção aditiva, e as DEPMT para obter informação sobre a habilidade combinatória dos touros quando acasalados com grupos raciais específicos de vacas.

2.7 METODOLOGIA E MODELOS NA AVALIAÇÃO GENÉTICA

Na teoria de cruzamentos, modelos de diferente complexidade são utilizados para estimar parâmetros para efeitos aditivos, de dominância e epistáticos, diferindo na definição e/ou no número de parâmetros utilizados para descrever estes efeitos (KOMENDER, 1988). Os modelos diferenciam-se nas bases teóricas que os sustentam, sendo as principais a inclusão (ou não) de interações epistáticas e a natureza das mesmas. Modelos que incluem efeitos epistáticos necessitam de maior número de parâmetros que aqueles que não os incluem. Dentro dos primeiros, quanto maior o número de efeitos, mais parâmetros serão necessários para obter suas soluções.

O modelo menos parametrizado é o modelo aditivo dominante que inclui somente efeitos das diferenças raciais e de dominância, não considerando os epistáticos. Segundo Hill (1982) a vantagem de modelos de um *locus* é que as predições de um tipo de cruzamento para outro são simples. Porém, segundo Kinghorn (1982), predições baseadas no modelo aditivo-dominante têm provado ser de baixa acurácia. Esta imprecisão afeta economicamente o sistema produtivo, no qual programas de melhoramento de longo prazo, são incentivados para estabelecer sistemas de produção envolvendo animais multirraciais e na formação de diferentes grupos genéticos.

De forma geral não existe um modelo apropriado para todas as situações. Para verificar o modelo de melhor ajuste são utilizadas diversas estatísticas. Dentre os critérios utilizados, podemos citar os critérios AIC (Akaike Information Criterion) (AKAIKE, 1974) e BIC (Bayesian Information Criterion) (SCHWARZ, 1978), que são as formas tradicionais de se escolher através da minimização de algum critério de informação que penalize a verossimilhança. Já o critério de informação da deviance (DIC) (SPIEGELHALTER et al., 2002) é o mais apropriado na seleção de modelos Bayesianos onde os problemas de distribuição *a posteriori* dos modelos que foram obtidos por métodos Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC).

Um dos programas que permite a avaliação de animais cruzados é o programa computacional INTERGEN (CARDOSO, 2010), que foi desenvolvido pela Embrapa Pecuária Sul em linguagem Fortran 90/95 com capacidade de implementar modelos hierárquicos de Bayes e estimar seus parâmetros por meio de MCMC (SORENSEN & GIANOLA, 2002). Esses modelos contemplam uma diversidade de

situações abordadas em estudos de genética quantitativa, utilizando dados de desempenho de animais domésticos, incluindo: incerteza de paternidade na presença de acasalamentos com reprodutores múltiplos, estrutura populacional com múltiplas composições raciais – populações cruzadas, interação genótipo-ambiente, heterogeneidade de variância residual e robustez a dados extremos.

2.8 HETEROGENEIDADE

Frequentemente, assume-se que as variâncias genéticas e residuais são homogêneas através dos ambientes nessas avaliações. Entretanto, quando a pressuposição de homogeneidade de variâncias é considerada, as avaliações genéticas podem ser viesadas e, portanto, podendo comprometer o progresso genético esperado pela seleção.

No melhoramento animal, diversos modelos foram utilizados para ajustar variâncias residuais heterogêneas, isto é, heterocedasticidade residual, frente às várias condições ou ambientes (FOULLEY & SAN CRISTOBAL, 1992; GIANOLA et al., 1992; SANCRISTOBAL et al., 1993).

A heteroscedasticidade foi relatada no desempenho de crescimento de bovinos de corte (GARRICK et al., 1989; NUNEZ-DOMINGUEZ et al., 1995; RODRIGUEZ-ALMEIDA et al., 1995) e características de carcaça (REVERTER & KAISER, 1997). Região, rebanho, nível de produção, tamanho do rebanho, ano, sexo e a classe da idade da vaca são possíveis fontes de heterogeneidade. Para o caso de populações cruzadas, a composição racial pode também ser considerada uma causa de heterocedasticidade (ARNOLD et al., 1992; CARDOSO et al., 2005; GARRICK et al., 1989; OLIVEIRA et al., 2001; RODRIGUEZ-ALMEIDA et al., 1995).

Um modelo parcimonioso para variâncias heterogêneas é essencial, entretanto, o número dos parâmetros a ser estimados pode aumentar, tornando tais análises impraticáveis (FOULLEY & QUAAS, 1995).

O efeito da heterogeneidade das variâncias é particularmente importante para a seleção de vacas, touros jovens e de novilhas, porque estes animais têm registros dentro de um único rebanho ou ambiente e assim sua avaliação pode ser extremamente afetada por diferenças nas variâncias ambientais (WINKELMAN & SCHAEFFER, 1988).

O tratamento preferencial, a formação inadequada de grupos contemporâneos, os erros de registros e identificação animal perdida são possíveis causas de dados extremos em populações de gado de corte. A presença de dados extremos (outliers) é normalmente pesquisada antes da análise dos dados. A consistência dos dados consiste geralmente da eliminação de observações que são consideradas extremamente distantes da média fenotípica de sua classe. Entretanto, essas consistências usadas em determinar quais registros são extremos precisam ser justificadas, ao criador afetado.

Como uma alternativa a eliminação das observações, algumas distribuições simétricas de cauda longa, tais como o t de Student e Slash, foram sugeridas e aplicadas no lugar da distribuição normal para a estimação robusta (LANGE & SINSHEIMER, 1993).

No melhoramento animal, Strandén & Gianola (1999) introduziram um modelo hierárquico de Bayes que especifica os resíduos tendo distribuição t de Student com melhores resultados que densidades normais. Eles apresentaram uma estratégia Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) para prover inferência nos valores genéticos. Resultados anteriores dos mesmos autores indicam que a distribuição t de Student acomoda melhor os dados que envolvem tratamento preferencial, comparada à distribuição normal (STRANDÉN & GIANOLA, 1998).

ARTIGO 1

INFERÊNCIA MULTIRRACIAL PARA A AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO ANGUS-NELORE

Inferência multirracial para a avaliação genética de uma população Angus-Nelore

Resumo: Objetivou-se identificar o modelo mais adequado na avaliação genética para a característica ganho de peso diário da desmama ao sobreano (GMDDS) em uma população multirracial Angus-Nelore, composta por 49.634 animais. Foram testados três modelos: Animal Tradicional (MAT), Animal Multirracial Sem (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS), considerando como fixo o efeito de grupo de contemporâneos, como aleatórios os efeitos genéticos aditivo direto e residual e como covariáveis os efeitos genéticos devido a dominância, epistasia (aditiva x aditiva) e o efeito aditivo de raça (Angus). Para escolher o melhor modelo foram utilizados os critérios: número de parâmetros (N_p), informação da deviance (DIC) e ordenada preditiva condicional (CPO). Com base nos valores genéticos preditos (VGP), pelos três modelos, foram estimadas correlações de ordenamento de Spearman considerando somente os reprodutores TOP10, 20 e 30. Dentre os modelos atestados, o MAT apresentou maiores valores de DIC e CPO. O modelo MAMRCS resultou em menor valor de DIC e o MAMRSS menor N_p e CPO, indicando também um bom ajuste, além de ser menos parametrizado. O MAT estimou herdabilidade de baixa magnitude ($0,14 \pm 0,01$) e as estimativas obtidas pelos MAMRSS e MAMRCS foram semelhantes ($0,29 \pm 0,02$ e $0,28 \pm 0,04$, respectivamente). A correlação de Spearman entre os VGPs dos reprodutores TOP10 pelo MAT e os obtidos pelos modelos multirraciais foram 0,87 e 0,88, respectivamente, já para os TOP20 e 30 as correlações foram ainda menores (de 0,58 a 0,65). Dos três modelos avaliados, os modelos multirraciais são mais eficientes na avaliação genética desta população, no entanto, o modelo MAMRSS é mais vantajoso por ser menos parametrizado.

Palavras-chave: Ganho médio diário. Modelo multirracial. Parâmetros genéticos.

Multibreed inference for the genetic evaluation of an Angus-Nellore population

Abstract: The objective of this study was to identify the most suitable model for genetic evaluation of the trait daily gain of weaning to the post-weaning (DGWP) in Angus and Nellore multiple-breed population, composed of 49.634 animals. Three models were tested: Traditional Animal (TAM), Multiple-Breed Animal Without (MBAMW) and With Segregation (MBAMWS), considering as fixed the contemporary groups effect, as random the effects genetic additive direct and residual and as covariates the genetic effects of the dominance, epistasis (additive \times additive) and the additive effect of breed (Angus). To choose the best model, the following criteria were used: Number of Parameters (Np), Deviance Information (DIC), Conditional Predictive Ordinate (CPO). Based on the Predicted Genetic Values (PGV), for the three models, Spearman's ranking correlations were estimated as follows: considering all sires evaluated and only the TOP10%, 20% and 30% sires, separately. Among the models tested, the TAM showed higher values of DIC and CPO. The MBAMWS presented lower DIC values, while the MBAMW model had the lowest Np and CPO, also indicating the good fit, besides being less parameterized. The TAM estimated low magnitude heritability (0.14 ± 0.01) and the estimates obtained by M2 and M3 were similar (0.29 ± 0.02 and 0.28 ± 0.04 , respectively). The Spearman correlation between the VGPs of the TOP10 sires by MAT and those obtained by the multiple-breed models were 0.87 and 0.88, respectively, already for the TOP20 and 30 the correlations were still smaller (from 0.58 to 0.65). Of the three models evaluated, the multiple-breed models are more efficient in the genetic evaluation of this population, however, the MBAMW model is more advantageous because it is less parameterized.

Key-works: Average daily gain. Genetic parameters. Multiple-breed model.

Introdução

O cruzamento é o método de acasalamento utilizado para reunir ou combinar características desejáveis, presentes em raças diferentes, com o objetivo de formar uma nova raça ou, simplesmente, explorar os efeitos da heterose. No Brasil, geralmente, realiza-se o cruzamento entre taurinos e zebuíno, buscando a produtividade e qualidade da carne de raças das raças taurinas e a maior capacidade de adaptação dos zebuínos às áreas subtropicais. Dentre os cruzamentos realizados no País, o mais utilizado envolve as raças Angus e Nelore.

Segundo Pimentel et al. (2006), quando se avalia características de crescimento de animais produtos de cruzamento 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) fornece 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 complementaridade entre as características que determinam crescimento.

Portanto, a análise genética de uma população multirracial requer a inclusão de efeitos genético aditivo de raça, heterozigose (CARDOSO et al., 2008; WILLIAMS et al., 2010), perda epistática (DIAS et al., 2011) e complementaridade entre diferentes raças (CARVALHEIRO et al., 2006; CARDOSO et al., 2008). No entanto, a utilização de todos estes efeitos pode acarretar problemas, tais como modelos muito complexos, demanda computacional elevada, dificuldade de convergência ou, até mesmo, estimativas com baixa acurácia. A fim de contornar estes problemas, os efeitos genéticos não aditivos são geralmente incluídos, no modelo tradicional, como covariável (DIAS et al., 2011). Este método diminui certos problemas na análise, em primeiro momento, mas não é a forma mais acurada de avaliação para uma população de animais oriundos de cruzamento (CARVALHEIRO et al., 2006).

Para resolver este problema, Cardoso & Tempelman (2004) propuseram um modelo animal multirracial que inclui efeitos genéticos “fixos” aditivos e não aditivos com desvios individuais aleatórios, baseados em Lo et al. (1993), como uma alternativa satisfatória e parcimoniosa para a avaliação genética de populações compostas.

O objetivo deste estudo foi avaliar diferentes modelos para a avaliação genética de uma população multirracial obtida pelo cruzamento entre as raças Angus e Nelore para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS).

Material e Métodos

A base de dados utilizada para este estudo estava constituída por informações mensuradas em 49.634 animais, filhos de 34.006 matrizes e 793 touros, nascidos entre 1986 e 2015, criados em 64 fazendas localizados em diferentes estados do Brasil e no Paraguai de diferentes grupos genéticos (GG), como segue: GG 1 (12.177) = Angus, GG2 (787) = 3/4 Angus (3/4AN x 3/4AN), GG3 (7.462) = 5/8 Angus (A x 3/4NA), GG4 (998) = 5/8 Angus (1/2AN x 1/4NA), GG5 (22.692) = 5/8 Angus (5/8AN x 5/8AN) e GG6 (5.518) = 9/16 Angus. A média de ganho de peso diário da desmama ao sobreano (GMDDS) foi de $418,70 \pm 204,91$ g.

Foram criados grupos de contemporâneos (GC) reunindo animais nascidos no mesmo ano e estação de nascimento, pertencentes ao mesmo grupo de manejo alimentar e sexo e criados na mesma fazenda. Para a consistência dos dados foram eliminados GC's com menos de 5 animais, touros com menos de 5 filhos, bem como animais que estavam fora de $\pm 3,5$ desvios padrões em relação à média para GMDDS dentro de cada GC. Posteriormente, foi testada a conectabilidade entre os grupos de contemporâneos baseado no número total de laços genéticos (mínimo 10), através do programa AMC (ROSO & SCHENKEL, 2006).

O modelo animal multirracial utilizado neste estudo foi baseado no modelo hierárquico bayesiano proposto por Cardoso & Tempelman (2004), que pressupõem variâncias genéticas específicas para cada raça e variância genética devida à segregação entre raças, que corresponde à variância adicional observada na geração F2 em relação a F1 (LO et al., 1993). O modelo é descrito como:

$$Y_{ijk} = \mu + gc_i + \beta_{IV}(IV_j) + \beta_{IV^2}(IV_j^2) + \beta_A(f_k) + \beta_{AD}(\delta_k) + \beta_{AAI}(2[1 - f_k]f_k) + u_k + e_{ijk}$$

em que, y_{ijk} é o registro de GMDDS no i -ésimo animal e do i -ésimo GC; μ é a constante; gc_i é o efeito do i -ésimo GC ($i = 1, 2, \dots, 1.383$), com $gc_i \sim N(0, \sigma_{gc}^2)$ para todo i ; β 's são os coeficientes de regressão associados com idade da vaca em anos

($3 \leq IV \leq 15$), A é o efeito aditivo “fixo” da raça Angus, D o efeito de dominância Nelore-Angus e AAI o efeito epistático aditivo x aditivo Nelore-Angus. O coeficiente f_k representa a proporção esperada de genes da raça Angus no animal k e δ_k é o coeficiente de heterozigosidade ($\delta_k = f_{k_A}^P f_{k_N}^M + f_{k_N}^P f_{k_A}^M$), obtida através da geração paterna (P) e materna (M) por meio da probabilidade que um dos alelos foi derivado da raça Nelore (f_{k_N}) e o outro alelo foi derivado da raça Angus (f_{k_A}) para um *locus* aleatoriamente escolhido de um indivíduo k . Além disso, $2[1 - f_k]f_k$ é o coeficiente epistático aditivo x aditivo para o animal k baseado na definição de perdas por recombinação de Kinghorn (1993). Por fim, u_k é o efeito genético aditivo do animal k , assumindo que $u = \{u_k\}_{k=1}^{78.719} \sim N(0, G)$, em que G é a matriz de (co)variância genética multirracial que é uma função das variâncias genéticas específicas por raça, para Angus $\sigma_{g(1)}^2$ e Nelore $\sigma_{g(2)}^2$, a variância de segregação entre as duas raças $\sigma_{s(12)}^2$ e o parentesco aditivo entre os animais. Por fim, e_{ijk} é o erro residual com distribuição normal homocedástica ($e_{ijk} \sim N(0, \sigma_e^2)$), para todas as combinações i, j e k .

Foram testados três diferentes modelos para a estimativa dos componentes de variâncias e avaliação genética, são eles: Modelo Animal Tradicional (MAT): modelo comumente utilizado pelos programas de melhoramento, não leva em consideração as variâncias genéticas entre raças ($\sigma_{g(1)}^2 = \sigma_{g(2)}^2$) e a variância de segregação igual a zero ($\sigma_{s(12)}^2=0$), considerando a população em avaliação como raça pura; Modelo Animal Multirracial Sem Segregação (MAMRSS): modelo que leva em consideração as diferenças entre as variâncias genéticas para as duas raças, no entanto, assume que a variância de segregação entre as mesmas é igual a zero ($\sigma_{s(12)}^2=0$); Modelo Animal Multirracial Com Segregação (MAMRCS): modelo mais completo, o qual considera que as variâncias genéticas entre as raças são diferentes e que existe segregação entre as mesmas ($\sigma_{s(12)}^2 \neq 0$).

Os componentes de (co)variâncias foram estimados por inferência Bayesiana baseada no Método de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC), com 600.000 iterações, descarte inicial das primeiras 10.000 iterações e período de reamostragem de 200 iterações, totalizando 2.950 amostras. O programa computacional utilizado foi o INTERGEN 1.2 (CARDOSO, 2010). A convergência da cadeia de Markov foi verificada por meio dos critérios de Heidelberger & Welch

(1983) e de GEWEKE (1992), através do pacote Bayesian Output Analysis (BOA), versão 2.15.2 (SMITH, 1997) do programa estatístico R (R Development Core Team, 2014).

Para a escolha do melhor modelo foram utilizados os critérios número de parâmetros, Np; de informação da deviance, DIC (SPIEGELHALTER et al., 2002); e da ordenada preditiva condicional, CPO (GELFAND, 1996).

Foram calculadas as correlações de ordenamento de Spearman com base nos valores genéticos estimados para GMDDS, pelos três modelos, de todos reprodutores da matriz e, separadamente, para os reprodutores TOP10, 20 e 30.

Resultados e Discussão

Dentre os três modelos testados, o MAT foi o que apresentou maiores valores de DIC e CPO, indicando o pior ajuste (Tabela 1). Este resultado vai ao encontro do observado por Oliveira et al. (2010) e por Cardoso & Tempelman (2004), os quais encontraram melhor ajuste para o modelo multirracial em populações Nelore-Angus e Nelore-Hereford, respectivamente. Quando comparados os dois modelos multirraciais, o MAMRCS apresentou menor valor de DIC, entretanto, o MAMRSS apresentou o menor Np e CPO, indicando um melhor ajuste além de ser menos parametrizado.

Tabela 1 - Critérios de escolha de ajuste para os Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para a estimativa de parâmetros e avaliação genética para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore-Angus

Modelo	Np	DIC	CPODEV
MAT	16816,4 (3 ^o)	602260,4 (3 ^o)	584088,3 (3 ^o)
MAMRSS	16635,3 (1 ^o)	601523,5 (2 ^o)	584005,0 (1 ^o)
MAMRCS	16702,9 (2 ^o)	601500,5 (1 ^o)	584013,4 (2 ^o)

Np=número de parâmetros; DIC= critério de informação da deviance; CPO=Deviance ordenada preditiva condicional; 1^o, 2^o e 3^o=ordem de ajuste dos modelos.

As estimativas de soluções para os efeitos genéticos aditivo de raça (Angus), de dominância e de epistasia, apresentaram o mesmo comportamento entre os três modelos, mostrando que o aumento do potencial produtivo para GMDDS tende a

aumentar à medida que a proporção gênica da raça Angus aumenta (Tabela 2). Como esperado, a dominância afetou favoravelmente o desempenho para a característica enquanto que a interação aditiva x aditiva (perda epistática) teve efeito adverso no GMDDS.

Tabela 2 - Efeitos genéticos médios (Média ± DP) estimados pelos Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para a característica de ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS, em gramas) para uma população multirracial Nelore-Angus

Efeitos	MAT	MAMRSS	MAMRCS
Aditivo	82,24±44,93	93,78±40,12	88,51±44,90
Dominância	178,67±9,42	178,66±9,84	178,97±9,61
Epistasia	-91,27±43,26	-80,36±39,86	-85,46±43,94

Cardoso & Tempelman (2004) encontraram resultados similares ao comparar o efeito aditivo, de dominância e a epistasia entre os modelos MAT e os modelos multirraciais (MAMR), em uma população produto do cruzamento entre as raças Nelore e Hereford e por Bertoli et al. (2015), Oliveira et al. (2010) e Lopes et al. (2010), para populações multirraciais Nelore-Angus.

A herdabilidade direta (h_a^2) estimada para GMDDS pelos três modelos (Tabela 3) foi de baixa magnitude quando o modelo MAT foi utilizado (0,14±0,01); entretanto as estimativas obtidas pelos modelos multirraciais foram maiores e semelhantes (0,29±0,02 e 0,28±0,04, respectivamente para MAMRSS e MAMRCS). Valores de h_a^2 próximos aos estimados pelos modelos multirraciais foram relatados por Pedrosa et al. (2014) para diferentes populações da raça Nelore (0,25) e Oliveira et al. (2010) para uma população multirracial Nelore e Angus (0,28).

A baixa herdabilidade estimada para a característica GMDDS pelo MAT pode ser explicada pela baixa variância genética, uma vez que este modelo não leva em consideração a diferença genética entre raças ($\sigma_{g(1)}^2 = \sigma_{g(2)}^2$). O mesmo foi observado por Peters et al. (2014) em que relataram uma variância genética aditiva, estimada pelo MAT, aproximadamente 2,16 vezes menor que a estimada pelo modelo multirracial.

Tabela 3 - Parâmetros genéticos estimados pelo Modelo Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para uma população multirracial Nelore-Angus

Variâncias	Média±DP (g)	Moda	RC (95%)
MAT			
Genética	1015,28±90,76	979,39	844,16 - 1199,34
Residual	6334,95±81,50	6321,79	6178,17 - 6490,51
Herdabilidade	0,14±0,01	0,13	0,11 – 0,16
MAMRSS			
Angus	707,66±100,66	698,77	520,00 - 913,23
Nelore	1857,47±240,07	1880,03	1385,51 - 2330,84
Residual	6309,12±81,76	6316,95	6157,94 - 6471,21
Herdabilidade	0,29±0,02	0,29	0,24 – 0,33
MAMRCS			
Angus	715,25±98,69	701,35	528,30 - 918,64
Nelore	1832,86±247,09	1863,70	1370,03 - 2321,78
Segregação	22,03±30,36	11,17	4,22 -110,32
Residual	6299,11±81,90	6292,68	6136,21 - 6453,83
Herdabilidade	0,28±0,04	0,27	0,20 – 0,36

RC=Região de credibilidade (95%).

As médias *a posteriori* das variâncias genéticas estimadas pelos modelos multirraciais foram semelhantes. A variância genética estimada para a raça Nelore foi aproximadamente duas vezes maior do que para a raça Angus, o que pode estar relacionado ao longo período em que esta vem sendo selecionada quando comparada a raça Nelore. Estes valores sugerem haver variabilidade genética aditiva necessária e suficiente para a obtenção de ganho genético expressivo para a característica avaliada.

As correlações de ordenamento de Spearman entre os valores genéticos preditos (VGPs) pelos três modelos, considerando todos os reprodutores avaliados, foram altas (Tabela 4). Resultados similares foram verificados por Oliveira et al. (2010) e Cardoso & Tempelman (2004) em que verificaram altas correlações para os VGPs considerando a amostra de todos os reprodutores avaliados.

Tabela 4 - Correlação de ordenamento (*Spearman*) dos valores genéticos estimados para os reprodutores, para a característica Ganho Médio Diário da Desmama ao Sobreano (GMDDS), pelos modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem Segregação (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para uma população multirracial Nelore-Angus

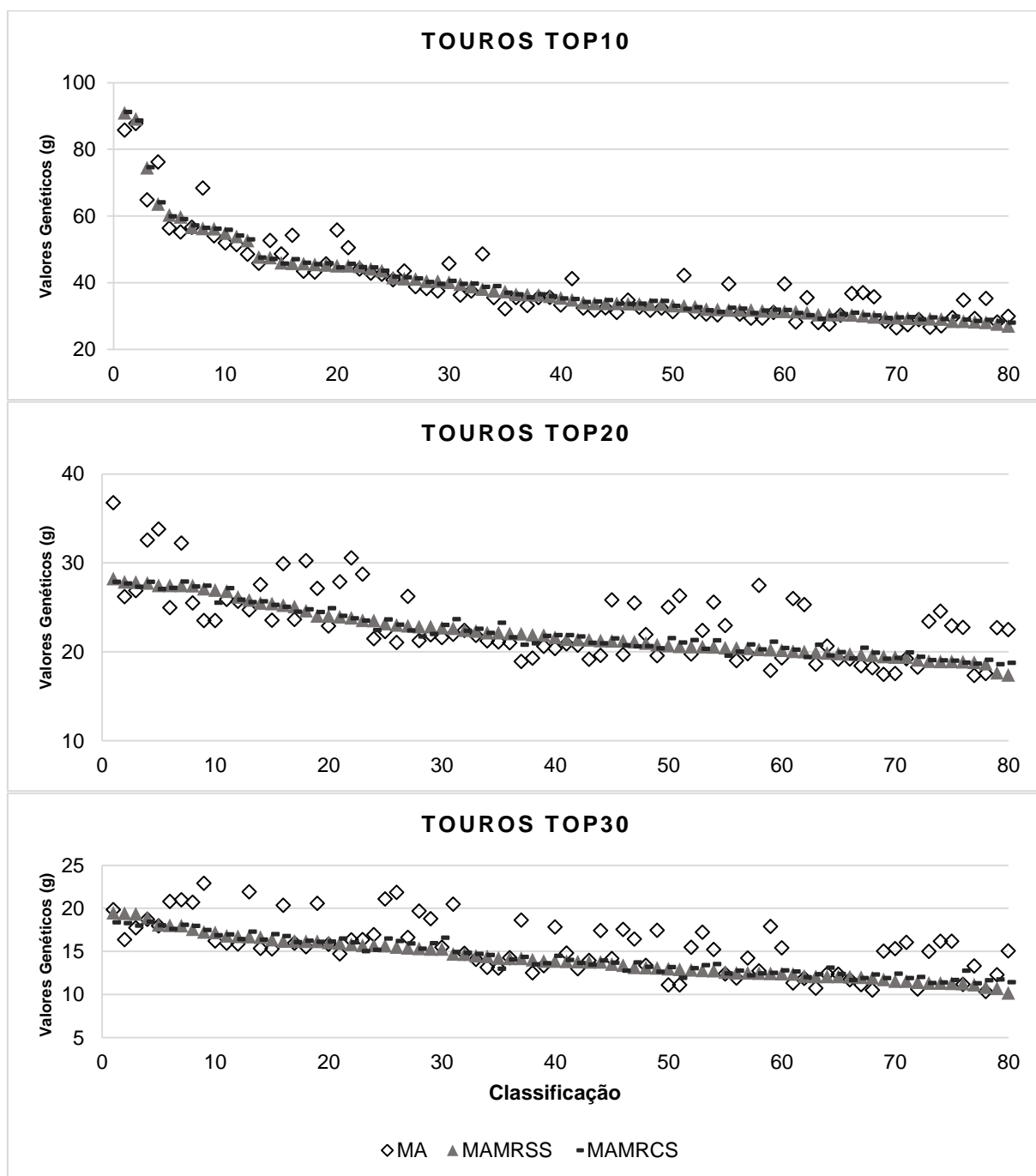
Modelos	Reprodutores			
	Todos reprodutores	TOP10	TOP20	TOP30
MAT x MAMRSS	0,995	0,872	0,605	0,643
MAT x MAMRCS	0,996	0,884	0,588	0,658
MAMRCS x MAMRSS	0,999	0,993	0,972	0,966

No entanto, quando os animais foram agrupados por TOPs, as correlações entre os VGPs pelos modelos multirraciais e MAT, diminuíram. Para os reprodutores TOP10, a correlação entre os VGPs obtidos pelo MAT vs MAMRSS e MAMRCS foram 0,87 e 0,88, respectivamente; já para os TOP20 e 30, as correlações foram ainda menores (de 0,58 a 0,65). Observa-se a inversão no ordenamento dos reprodutores quando o MAT é adotado na avaliação genética de uma população multirracial, provavelmente pelo fato do MAT não considerar a variação genética entre os diferentes grupos genéticos. Segundo Van Melis et al. (2003), o interesse dos criadores é que os animais de reprodução sejam avaliados e ordenados corretamente, de forma a maximizar o progresso genético no rebanho, bem como os lucros da atividade. Por outro lado, as correlações entre os modelos multirraciais foram altas independentemente da classificação dos reprodutores, indicando que os VGPs e a classificação dos animais foram iguais. Com isto, a escolha de qualquer um dos dois modelos pode ser realizada sem alteração na classificação.

Ao observar a dispersão dos valores preditos pelos três modelos, ordenados pelo MAMRSS, é possível verificar disparidade menor entre os touros TOP10, já para as TOP20 e 30 as diferenças ficaram maiores, principalmente pelo MAT (Figura 1). A pequena variação observada entre os reprodutores TOP10 pode ser explicada pela menor variabilidade genética para esta categoria. A medida que classificação aumenta, a variabilidade genética tende a aumentar juntamente. Isto, pode ser justificado pela diminuição da pressão de seleção sobre estes reprodutores. Segundo Araújo et al. (2011), na ausência de pressão de seleção, a variação entre os valores genéticos dos reprodutores tende a aumentar e, como consequência, a

correlação de ordem tende a diminuir, indicando assim alteração relevante no ordenamento em cada classe. Todavia, quanto maior for a intensidade de seleção, menor a variabilidade e a sobreposição entre o ordenamento dos reprodutores.

Figura 1 - Valores genéticos preditos pelos Modelos Animal Tradicional (MAT), Multirracial Sem (MAMRSS) e Com Segregação (MAMRCS) para touros TOP10, 20 e 30, de uma população multirracial Nelore-Angus



Estas alterações têm grande influência no valor de comercialização do sêmen destes animais, principalmente na alteração do ordenamento nas primeiras colocações. Deste modo, o maior impacto da escolha do melhor modelo sobre a avaliação genética dos reprodutores reside sobre a classificação dos animais considerados elites.

Conclusões

Os modelos multirraciais apresentam melhor ajuste na avaliação genética desta população multirracial, no entanto, o modelo sem segregação é mais vantajoso por ser menos parametrizado.

A utilização do modelo multirracial na estimação dos parâmetros e na avaliação genética de populações animais produto de cruzamentos pode aumentar o progresso genético.

Agradecimentos

A empresa Gensys Consultores Associados S/S e ao programa Natura pela cedência do banco de dados.

Referências Bibliográficas

ARAÚJO, C. V. et al. Estudo de heterogeneidade de variâncias na avaliação genética de bovinos de corte da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.40, n.9, p.1902-1908, 2011. DOI: 10.1590/S1516-35982011000900009.

BERTOLI, C. D. et al. Modeling breed additive and non-additive genetic effects using a Angus x Nelore crossbred population. **Livestock Science**, n.176, p.1-13, 2015. DOI: 10.1016/j.livsci.2015.03.020.

CARDOSO, F. F.; TEMPELMAN, R. J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v.82, n.6, p.1589-1601, 2004. DOI: 10.2527/2004.8261589x.

CARDOSO, F.F. **Aplicação da Inferência Bayesiana no Melhoramento Animal Usando o Programa InterGen: Manual da Versão 1.2**. Embrapa Pecuária Sul, 34p, 2010.

CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A.; FRIES, L.A. Estimates of genotypic effects on pre and post-weaning performance in HerefordxNelore populations. **Revista Brasileira de Zootecnia**, n. 37, p.1763–1773, 2008. DOI: 10.1590/S1516-35982008001000008.

CARVALHEIRO, R. et al. Genetic effects on preweaning weight gain of Nelore-Hereford calves according to different models and estimation methods. **Journal Animal Science**, n. 84, p.2925–2933, 2006. DOI: 10.2527/jas.2006-214.

DIAS, R.A.P., et al. Multicollinearity in genetic effects for weaning weight in a beef cattle composite population. **Livestock Science**, n.142, p.188–194, 2011. DOI: 10.1016/j.livsci.2011.07.016.

GELFAND, A. E. Model determination using sampling-based methods. In: W. R. Gilks, S. Richardson, et al (Ed.). **Markov Chain Monte Carlo in practice**. London: Chapman & Hall, 1996. Model determination using sampling-based methods, p.145-161.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments. In: BERNARDO, J.M. et al. **Bayesian statistics**. New York: Oxford University, 1992. Cap. 4, p.625-631.

HEIDELBERGER, P.; WELCH, P.D. Simulation run length control in the presence of an initial transient. **Operations Research**, v.31, p.1109-1144, 1983.

KINGHORN, B.P. Theory of breed utilization. In: **Design of livestock breeding programs: short course in animal Breeding**. Armidale: AGBU, 1993. p.187-204.

LO, L. L.; FERNANDO, R. L.; GROSSMAN, M. Covariance between relatives in multibreed populations: additive model. **Theoretical and Applied Genetics**, v.87, n.4, p.423-430, 1993.

LOPES, J.S. et al. Avaliação do desempenho na pós-desmama para uma população bovina multirracial Aberdeen Angus x Nelore utilizando-se diferentes modelos genéticos. **Arquivos Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.62, n.6, p.1439-1447, 2010. DOI: 10.1590/S0102-09352010000600021.

OLIVEIRA, M. M.; CARDOSO, F.F.; OSÓRIO, J.C.S. Componentes de variância e parâmetros genéticos em uma população multirracial Nelore-Angus sob enfoque Bayesiano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.39, n.11, p.2426-2433, 2010. DOI: 10.1590/S1516-35982010001100015.

PEDROSA, V.B. et al. Utilização de modelos unicaracterística e multicaracterística na estimação de parâmetros genéticos na raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.66, n.6, p.1802-1812, 2014. DOI: 10.1590/1678-6170

PETERS, S.O. et al. Use of robust multivariate linear mixed models for estimation of genetic parameters for carcass traits in beef cattle. **Journal Animal Breeding and Genetics**, p. 1-9, 2014. DOI: 10.1111/jbg.12093.

PIMENTEL, E.C.G. 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. DOI: 10.1590/S1516-35982006000400012.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

ROSO, V. M.; SCHENKEL, F. S. **AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups**. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, MG, Brasil. August 13-18, 2006. Communication n.27, 26 p.

SMITH, B.J. BOA: An R Package for MCMC Output Convergence Assessment and Posterior Inference. **Journal of Statistic Software**, v.21, n.2, p.37, 1997.

SPIEGELHALTER, D. J. et al. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology**, v.64, p.583-616, 2002. DOI: 10.1111/1467-9868.00353.

VAN MELIS, M.H. et al. Estimação de Parâmetros Genéticos em Bovinos de Corte Utilizando os Métodos de Máxima Verossimilhança Restrita e R. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.6, p.1624-1632, 2003. DOI: 10.1590/S1516-35982003000700011

WILLIAMS, J. L. et al. Estimation of breed and heterosis effects for growth and carcass traits in cattle using published crossbreeding studies. **Journal Animal Science**, n.88, p. 460–466, 2010. DOI: 10.2527/jas.2008-1628.

ARTIGO 2

INFERÊNCIA HETEROSCEDÁSTICA NA AVALIAÇÃO GENÉTICA DE UMA POPULAÇÃO MULTIRRACIAL ANGUS-NELORE

Inferência heteroscedástica na avaliação genética de uma população multirracial Angus-Nelore

Resumo: O objetivo deste estudo foi avaliar o melhor modelo multirracial (MAMR) para a avaliação genética para característica ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore e Angus. Foi utilizado um esquema fatorial 2x2 de dois modelos de variância residual (homoscedástica (HO) ou heteroscedástica (HE)) baseado em dois pressupostos distributivos (Gaussiano (G) e *t* de Student (T)) para 49.634 animais, filhos de 34.006 matrizes e 793 touros, nascidos entre 1986 e 2015, criados em 64 fazendas no Brasil e Paraguai. Os critérios para a escolha do melhor modelo foram o Número de Parâmetros (Np), Informação da Deviance (DIC), Ordenada Preditiva Condicional (CPO) e os valores genéticos preditos (VGP) para os reprodutores. De acordo com os critérios de escolha, o MAMR-T-HE apresentou menores valores de DIC e CPO, indicando melhor ajuste para a população em questão. A raça Nelore apresentou maior variabilidade genética em comparação com a Angus sob todos os modelos avaliados, entretanto, a maior amplitude observada foi a estimada a partir do MAMR-G-HE ($2950,00 \pm 383,12$ e $525,09 \pm 87,43g^2$, respectivamente). As correlações de ordenamento de Spearman dos VGP, utilizados para comparar a ordem de seleção dos modelos *t* de Student e Gaussiana, foram altas (0,93 a 0,99) quando considerados todos os touros. No entanto, ao considerar apenas os reprodutores TOP10 (10% melhores) estas correlações foram reduzidas (0,47 a 0,96); Para os TOP20 e 30 estes valores foram reduzidos drasticamente (0,05 a 0,94). Estes resultados apoiam a implementação de modelos robustos que contabilizam fontes de heteroscedasticidade para aumentar a precisão de avaliações genéticas de populações multirraciais.

Palavras-chaves: Correlação de Spearman. Ganho médio diário. Variância heterogênea.

Heteroscedastic inference in the genetic evaluation of a population multiple-breed Angus-Nellore cattle

Abstract: The objective of this study was to evaluate the best multiple-breed model (MBM) for the genetic evaluation of the trait average daily gain of weaning to post weaning (ADGWW) for a multiple-breed Nellore and Angus population. A 2x2 factorial scheme of two residual variance models (homoscedastic (HO) or heteroscedastic (HE)) based on two distributive assumptions (Gaussian (G) and Student's *t* (T)) for 49.634 sired by of 34.006 dams and 793 sire, born between 1986 and 2015, created in 64 farms in Brazil and Paraguay. The criteria for choosing the best model were the Number of Parameters (Np), Deviance Information (DIC), Conditional Predictive Order (CPO) and breeding values predicted (BVP) for the sires. According to the selection criteria, the MBM-T-HE presented lower values of DIC and CPO, indicating a better fit for the population in question. The Nellore breed presented greater genetic variability compared to Angus under all models, however, the highest amplitude observed was estimated from MBM-G-HE (2950.00 ± 383.12 and 525.09 ± 87.43 g², respectively). The Spearman's ranking correlations of BVP, used to compare the order of selection of the Student's *t* and Gaussian models, were high (0.93 to 0.99) when all sires were considered. However, when considering only TOP10% (10% better), these correlations were reduced (0.47 to 0.96); For TOP20% and 30%, these values were dramatically reduced (0.05 to 0.94). These results support the implementation of robust models that account for sources of heteroskedasticity to increase the accuracy of genetic assessments of multiple-breed populations.

Key-works: Average daily gain. Heterogeneous variance. Spearman's correlation

Introdução

O sucesso do melhoramento genético animal depende, essencialmente, da predição dos valores genéticos e seleção dos animais da forma mais acurada possível. O procedimento de predição de valores genéticos denominado BLUP (melhor predição linear não viciada) foi desenvolvido por HENDERSON (1973) e, juntamente com desenvolvimento da tecnologia computacional, o BLUP associado ao modelo animal tornou-se padrão de avaliação genética. Essa metodologia

pressupõe homogeneidade de variâncias, sendo mais adequada para a avaliação genética de populações formadas por raças puras.

A precisão dos valores genéticos depende da qualidade dos dados fenotípicos e de genealogia disponíveis. Estes registros fenotípicos são influenciados por diversos fatores que, em muitos casos, não são especificados no modelo estatístico. No entanto, estes efeitos apresentam grande influência sobre a característica avaliada e, se não considerados, podem prejudicar as estimativas dos parâmetros genéticos e as avaliações genéticas (STRANDEN & GIANOLA, 1998). Tratamento preferencial, doença, formação inadequada de grupos de contemporâneos e identificação errada de animais são exemplos potenciais de registros incompletos em populações de bovinos de corte (CARDOSO et al., 2007).

As diferenças encontradas nos sistemas de criação também devem ser consideradas na avaliação genética das populações em seleção e sua desconsideração conduz a uma inferência ineficiente (WIGGANS & VANRADEN, 1991). Segundo Belasco et al. (2009ab), a identificação destas fontes de heteroscedasticidade podem resultar em benefícios adicionais, pois permitem modelar os lucros ao levar em conta os riscos decorrentes da variabilidade dos preços de produção.

A utilização de modelos hierárquicos bayesianos é uma alternativa para as avaliações genéticas de populações com registros de dados caracterizados por diferentes tipos de heterogeneidade em múltiplos níveis (SORENSEN & GIANOLA, 2002). No melhoramento animal esses modelos são utilizados para ajustar variâncias residuais heterogêneas, isto é, heterocedasticidade residual, frente às várias condições ou ambientes.

Modelos robustos de erros heterocedásticos, propostos por CARDOSO et al. (2005) para avaliações genéticas, combinam características de modelos de variância estrutural (FOULLEY & SAN CRISTOBAL, 1992, KIZILKAYA & TEMPELMAN, 2005) com aqueles de densidades de cauda pesada da família normal-independente (LANGE & SINSHEIMER, 1993; ROSA et al., 2003), como as distribuições *t* de Student. Estas estruturas representam uma alternativa à supressão de registros que poderiam ser utilizados, mas considerados extremos em relação à suposição de normalidade.

Este estudo teve como objetivo avaliar modelos multirraciais homo e heteroscedástico para estimativa de parâmetros e valores genéticos para a

característica ganho médio diário da desmama ao sobreano em uma população multirracial Nelore-Angus.

Material e Métodos

A base de dados utilizada para este estudo estava constituída por informações mensuradas em 49.634 animais, filhos de 34.006 matrizes e 793 touros, nascidos entre 1986 e 2015, criados em 64 fazendas localizados em diferentes estados do Brasil e no Paraguai de diferentes grupos genéticos (GG), como segue: GG 1 (12.177) = Angus, GG2 (787) = 3/4 Angus (3/4AN x 3/4AN), GG3 (7.462) = 5/8 Angus (A x 3/4NA), GG4 (998) = 5/8 Angus (1/2AN x 1/4NA), GG5 (22.692) = 5/8 Angus (5/8AN x 5/8AN) e GG6 (5.518) = 9/16 Angus. A média de ganho de peso diário da desmama ao sobreano (GMDDS) foi de $418,70 \pm 204,91$ g.

Foram criados grupos de contemporâneos (GC) reunindo animais nascidos no mesmo ano e estação de nascimento, pertencentes ao mesmo grupo de manejo alimentar e sexo e criados na mesma fazenda. Para a consistência dos dados foram eliminados GC's com menos de 5 animais, touros com menos de 5 filhos, bem como animais que estavam fora de $\pm 3,5$ desvios padrões em relação à média para GMDDS dentro de cada GC. Posteriormente, foi testada a conectabilidade entre os grupos de contemporâneos baseado no número total de laços genéticos (mínimo 10), através do programa AMC (ROSO & SCHENKEL, 2006).

O modelo animal multirracial (MAMR) utilizado no presente estudo foi baseado no modelo hierárquico bayesiano proposto por Cardoso & Tempelman (2004), sendo adotado o seguinte modelo linear misto:

$$Y_{ijk} = \mu + gc_i + \beta_{IV}(IV_j) + \beta_{IV^2}(IV_j^2) + \beta_A(f_k) + \beta_{AD}(\delta_k) + \beta_{AAI}(2[1 - f_k]f_k) + u_k + e_{ijk}$$

em que, y_{ijk} é o registro de GMDDS no i -ésimo animal e do i -ésimo GC; μ é a constante; gc_i é o efeito do i -ésimo GC ($i = 1, 2, \dots, 1.383$), com $gc_i \sim N(0, \sigma_{gc}^2)$ para todo i ; β 's são os coeficientes de regressão associados com idade da vaca em anos ($3 \leq IV \leq 15$), A é o efeito aditivo "fixo" da raça Angus, D o efeito de dominância Nelore-Angus e AAI o efeito epistático aditivo x aditivo Nelore-Angus. O coeficiente f_k representa a proporção esperada de genes da raça Angus no animal k e δ_k é o

coeficiente de heterozigiosidade ($\delta_k = f_{k_A}^P f_{k_N}^M + f_{k_N}^P f_{k_A}^M$), obtida através da geração paterna (P) e materna (M) por meio da probabilidade que um dos alelos foi derivado da raça Nelore (f_{k_N}) e o outro alelo foi derivado da raça Angus (f_{k_A}) para um *locus* aleatoriamente escolhido de um indivíduo k . Além disso, $2[1 - f_k]f_k$ é o coeficiente epistático aditivo \times aditivo para o animal k baseado na definição de perdas por recombinação de Kinghorn (1993). Por fim, u_k é o efeito genético aditivo do animal k , assumindo que $u = \{u_k\}_{k=1}^{78.719} \sim N(0, G)$, em que G é a matriz de (co)variância genética multirracial que é uma função das variâncias genéticas específicas por raça, para Angus $\sigma_{g(1)}^2$ e Nelore $\sigma_{g(2)}^2$, a variância de segregação entre as duas raças $\sigma_{s(12)}^2$ e o parentesco aditivo entre os animais. Neste caso (conforme avaliado no capítulo 1), foi adotado o modelo sem segregação (MAMRSS) assumindo que a variância de segregação entre as mesmas é igual à zero ($\sigma_{s(12)}^2=0$). Por fim, e_{ijk} representa o resíduo e sua distribuição caracteriza os diferentes modelos avaliados neste estudo.

Para isso, foram testados quatro modelos em um arranjo fatorial 2x2. O primeiro considerando variância residual homocedástica e heterocedástica e o segundo fator a distribuição marginal dos resíduos, Gaussiano (G) e t de Student (T). Os tipos de pressuposições possíveis foram descritos em detalhe por Cardoso et al. (2005). Sucintamente, tem-se:

MAMR-T-HO: Neste modelo, os resíduos são especificados de forma independente e densidades t de Student uniformemente distribuídos, com os parâmetros escalares σ_e^2 e graus de liberdade (v_e) comuns. Esta especificação é condicionalmente equivalente a $e_k \sim N\left(0, \frac{\sigma_e^2}{w_k}\right)$, com w_k para $k=1, 2, \dots, n$, uma variável de ponderação específica para o registro do animal k , cuja distribuição *a priori* é definida como $w_k \sim \text{Gamma}\left(\frac{v_e}{2}, \frac{v_e}{2}\right)$, sendo $w_k > 0$ e $v > 0$.

MAMR-T-HE: Como com anterior, os resíduos são especificados para serem distribuídos independentemente como t de Student, com graus de liberdade v_e comuns, mas com parâmetro de escala heterogêneo. Assumiu que a variância residual específica para o registro do animal k era determinada por uma função multiplicativa da variância residual global (σ_e^2) e fatores escalares multiplicativos específicos para GC (r_{GCi}), proporção da raça Angus (γ_A) e heterozigiosidade (γ_D): $\sigma_{e_{ik}}^2 = \sigma_e^2 r_{GCi} (\gamma_A)^{f_k} (\gamma_D)^{\delta_k} w_k^{-1}$. A distribuição do GC sobre a variância residual (r_{GCi})

foi considerada uma variável aleatória com distribuição a priori $r_{Gci} \sim \text{Gamma}^{-1}(n, n-1)$, sendo $n > 1$, em que n é o parâmetro desconhecido que define em função do grupo de contemporâneo a que pertence o animal k , uma vez que $E(r_{Gci}) = 1$, e $Var(r_{Gci}) = \frac{1}{n-2}$, a influência do efeito aleatório de GC na heterocedasticidade.

MAMR-G-HO: Este modelo foi utilizado anteriormente por Cardoso & Tempelman (2004), onde os resíduos foram assumidos como sendo normais, independentes e identicamente distribuídos com variância residual comum (σ_e^2).

MAMR-G-HE: Neste modelo o erro também foi considerado heteroscedástico, entretanto, a distribuição marginal dos resíduos foi considerada Gaussiana. Assumiu-se $w_k = k$ para todo k , isto é, todos os registros tiveram a mesma ponderação.

Os componentes de (co)variâncias foram estimados por inferência Bayesiana baseada no Método de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC), com 600.000 iterações, descarte inicial das primeiras 10.000 iterações e período de reamostragem de 200 iterações, totalizando 2.950 amostras. O programa computacional utilizado foi o INTERGEN 1.2 (CARDOSO, 2010). A convergência da cadeia de Markov foi verificada por meio dos critérios de Heidelberger & Welch (1983) e de GEWEKE (1992), através do pacote Bayesian Output Analysis (BOA), versão 2.15.2 (SMITH, 1997) do programa estatístico R (R Development Core Team, 2014).

A variância genética (σ_g^2) de um grupo genético foi obtida pela média das variâncias raciais ponderadas pela composição racial do grupo ($\sigma_g^2 = f_1^g \sigma_{g(1)}^2 + f_2^g \sigma_{g(2)}^2$), em que f_1^g e f_2^g são as frações raciais e $\sigma_{g(1)}^2$ e $\sigma_{g(2)}^2$ as variâncias genéticas das raças utilizadas. A variância residual marginal específica para um grupo racial g ($\sigma_{e(g)}^2$) de acordo com o modelo proposto. Para MAMR-G-HO tem-se $\sigma_{e(g)}^2 = \sigma_e^2$; para MAMR-T-HO $\sigma_{e(g)}^2 = \frac{v_e}{v_e - 2} \sigma_e^2$; para MAMR-G-HE $\sigma_{e(g)}^2 = \sigma_e^2 r_{Gci} (Y_A)^{fk} (Y_D)^{\delta k}$ e para MAMR-T-HE $\sigma_{e(g)}^2 = \sigma_e^2 r_{Gci} (Y_A)^{fk} (Y_D)^{\delta k} w_k^{-1}$. E a herdabilidade estimada para cada grupo genético foi obtido através de $h_a^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_{e(g)}^2}$.

Para a escolha do melhor modelo foram utilizados os critérios número de parâmetros, N_p ; de informação da deviance, DIC (SPIEGELHALTER et al., 2002); e da ordenada preditiva condicional, CPO (GELFAND, 1996).

Foram calculadas as correlações de ordenamento de Spearman com base nos valores genéticos estimados para GMDDS, pelos três modelos, de todos reprodutores da matriz e, separadamente, para os reprodutores TOP10, 20 e 30.

Resultados e discussão

Os critérios adotados para comparar o ajuste dos modelos, DIC e CPO mostraram melhor ajuste para os modelos multirraciais heteroscedásticos em detrimento aos modelos multirraciais homoscedástico (Tabela 1). Com relação à avaliação da importância da densidade marginal dos resíduos, os modelos com resíduos t de Student foram melhores. O MAMR-T-HE foi o modelo mais adequado para ambos os critérios. Esses resultados concordam com os obtidos por Cardoso et al. (2007) e Oliveira et al. (2010), que aplicaram os mesmos modelos na análise do ganho pós desmama de bovinos, produto de cruzamentos entre a raça Nelore e as raças Hereford e Angus, respectivamente.

Tabela 1 - Critérios de escolha de ajuste para os modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para a estimativa de parâmetros e avaliação genética para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore-Angus

MODELO	N_p	DIC	CPO
MAMR-T-HE	25040,14 (4 ^o)	591203,85 (1 ^o)	577895,93 (1 ^o)
MAMR-T-HO	24838,64 (3 ^o)	591572,96 (2 ^o)	578051,86 (2 ^o)
MAMR-G-HE	17597,76 (2 ^o)	601307,84 (3 ^o)	584003,58 (3 ^o)
MAMR-G-HO	16635,31 (1 ^o)	601523,50 (4 ^o)	584005,01 (4 ^o)

N_p =número de parâmetros; DIC= critério de informação da deviance; CPO=Deviance ordenada preditiva condicional; 1^o, 2^o, 3^o e 4^o=ordem de classificação dos modelos.

As variâncias genéticas estimadas para as raças Nelore e Angus diferiram entre os diferentes modelos (Tabela 2). A raça Angus teve uma variância genética *a posteriori* entre 2,6 a 5,6 vezes menor do que a obtida para a raça Nelore. O mesmo foi relatado por Cardoso et al. (2005) em estudo com uma população Nelore-Hereford, em que observaram variância genética para a raça Nelore aproximadamente três vezes maior que para a raça Hereford.

Tabela 2 - Parâmetros genéticos estimados pelos modelos multirraciais t de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) para uma população multirracial Nelore e Angus

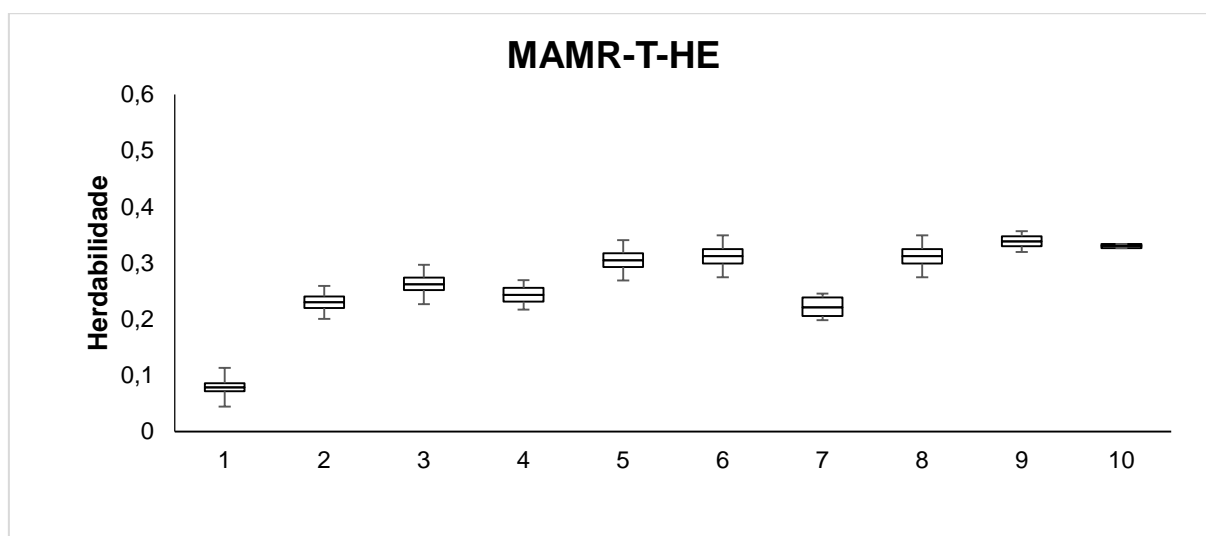
Componentes de variâncias	Média±DP	Moda	RC (95%)
MAMR-G-HO			
Angus	707,66±100,66	698,77	520,00 - 913,23
Nelore	1857,47±240,07	1880,03	1385,51 - 2330,84
Residual	6309,12±81,76	6316,95	6157,94 - 6471,21
MAMR-T-HO			
Angus	711,87±101,08	710,00	531 - 918
Nelore	1851,00±231,15	1851,00	1392 - 2286
Residual	6309,00±93,01	6307,00	6151 - 6478
MAMR-G-HE			
Angus	525,09±87,43	525,09	371 - 706
Nelore	2950,00±383,12	2952,00	2189 - 3681
Residual	8363,00±943,34	8364,00	6692- 10363
MAMR-T-HE			
Angus	604,71±84,47	604,00	448 - 786
Nelore	1574,00±272,00	1574,00	1036 - 2165
Residual	3084,00±423,68	3084,00	2330 - 4012

RC=Região de credibilidade (95%).

Embora a amplitude de variâncias estimadas pelos três modelos tenha diminuído em relação ao MAMR-G-HE, é notável a maior variabilidade genética observada na raça Nelore, elevando, conseqüentemente, a herdabilidade estimada da característica em questão. Diversos estudos relataram herdabilidade de média a alta magnitude, para GMDDS, para populações da raça Nelore criadas no Brasil (CEACERO et al., 2016; TUNUSSI et al., 2015; NEVES et al., 2011), indicado que estas populações da raça apresentam variabilidade suficiente para responder à seleção e esta característica ser utilizada como critério de seleção nos programas de melhoramento genético para a raça.

As estimativas de herdabilidade pelo MAMR-T-HE, de acordo com os grupos genéticos, aumentaram com o incremento na proporção de genes da raça Nelore (Figura 1).

Figura 1 - Distribuição *a posteriori* da herdabilidade para o ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS) de acordo com os grupos genéticos (GG) e modelos utilizados para uma população multirracial Nelore (N) e Angus (A).



GG 1: Angus; **GG2:** 3/4 Angus; **GG3:** 3/4 Angus (3/4AN x 3/4AN); **GG4:** 5/8 Angus (A x 3/4NA); **GG5:** 5/8 Angus (1/2AN x 1/4NA); **GG6:** 5/8 Angus (5/8AN x 5/8AN); **GG7:** 1/2 Angus; **GG8:** 3/8 Angus; **GG9:** 1/4 Angus; **GG10:** Nelore

Pode ser observado na figura 1 as baixas magnitudes das estimativas de herdabilidade, para o grupo genético Angus, como consequência, da baixa variabilidade genética verificada para a raça. Todavia, a medida que aumenta a contribuição da raça Nelore, as herdabilidades tendem a aumentar, podendo ser explicado pela grande variabilidade genética observada na população da raça em questão.

A correlação de ordem entre os valores genéticos estimados, para todos os reprodutores avaliados, pelos modelos testados foi alta ($r > 0,93$), indicando concordância entre os ordenamentos desses modelos (Tabela 3).

Tabela 3 - Correlação de ordenamento (Spearman) dos valores genéticos estimados de reprodutores, para a característica ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS), pelos modelos multirraciais *t* de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para uma população multirracial Nelore-Angus

Modelos	Reprodutores			
	Todos reprodutores	TOP10	TOP20	TOP30
MAMR-G-HO X MAMR-G-HE	0,99	0,93	0,85	0,94
MAMR-G-HO X MAMR-T-HO	0,94	0,58	0,46	0,11 ^{NS}
MAMR-G-HO X MAMR-T-HE	0,94	0,59	0,53	0,16 ^{NS}
MAMR-G-HE X MAMR-T-HO	0,93	0,47	0,24	0,05 ^{NS}
MAMR-G-HE X MAMR-T-HE	0,94	0,55	0,46	0,19
MAMR-T-HO X MAMR-T-HE	0,99	0,96	0,91	0,86

NS= Não significativo ($p < 0,05$).

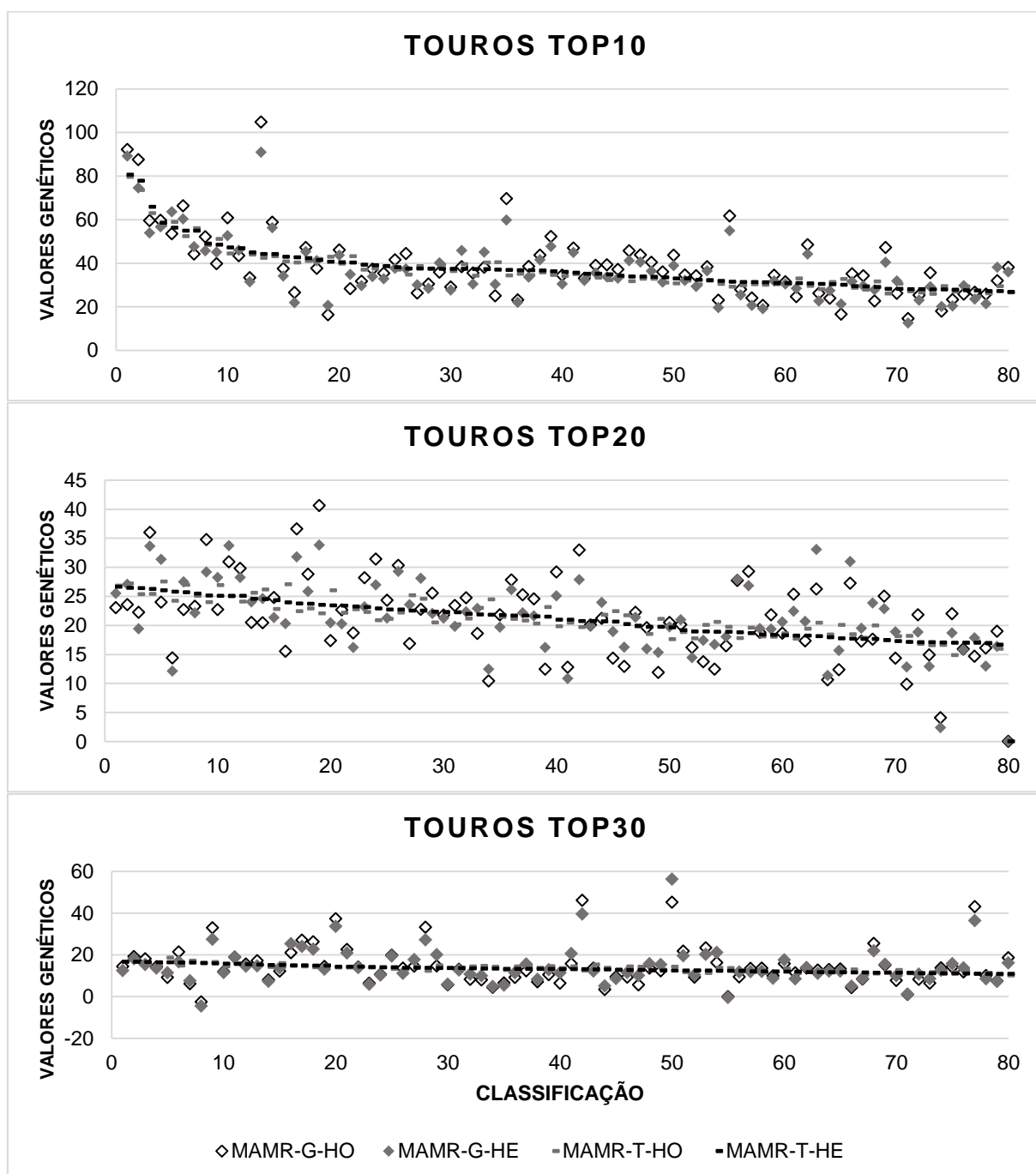
No entanto, quando considerado apenas os touros TOP10, a correlação de ordem entre os valores genéticos destes animais diminuiu consideravelmente. Estes resultados são de grandes relevâncias para a avaliação genética e a seleção destes animais. Isso porque estes reprodutores superiores para GMDDS (TOP10) são os mais utilizados pelos produtores e centrais de inseminação. Com isso, uma avaliação equivocada prejudica o progresso genético para a característica em questão.

Correlações ainda menores comparados aos TOP10 foram encontradas entre a classificação dos reprodutores TOP20 e 30. Isso pode ser explicado pela menor variabilidade existente entre os animais superiores (TOP10). Segundo Carneiro et al. (2009), o fluxo de genes na população, considerando-se um sistema piramidal, é determinado pela transferência de genes dos núcleos de seleção, caracterizados pela contribuição genética de poucos indivíduos aos rebanhos multiplicadores e comerciais. Logo, com a implementação de programas de melhoramento animal e o emprego de modernas tecnologias reprodutivas, causa uma utilização com maior frequência de determinados reprodutores, alterando assim a estrutura genética de uma população.

Quando analisada a dispersão dos valores genéticos estimados é possível observar alteração de ranking dos modelos Gaussiano (MAMR-G) em relação aos modelos *t* de Student (MAMR-T) (Figura 2). Segundo Cardoso et al. (2007), a

distribuição Gaussiana conduz às previsões mais extremas do mérito genético do animal, em relação a distribuição *t* de Student, onde as caudas longas atenuam dados extremos.

Figura 2 - Valores genéticos preditos, para a característica de ganho médio diário da desmama ao sobreano (GMDDS, em gramas), pelos modelos multirraciais *t* de Student (MAMR-T-HO) e Gaussiano homoscedástico (MAMR-G-HO) e heteroscedásticos (MAMR-T-HE e MAMR-G-HE) para touros TOP10, TOP20 e TOP30, de uma população multirracial Nelore e Angus



Entre os modelos MAMR-G-HE e MAMR-G-HO é possível verificar alterações entre a classificação dos reprodutores, principalmente nos animais TOP20 e 30. Nesse caso, o desempenho esperado de suas progênes e suas diferenças, que são funções dos coeficientes genéticos (proporção de raça, heterozigidade e perda de recombinação), podem variar de acordo a avaliação e o genótipo de seu parceiro potencial (CARDOSO et al., 2007). Isto, na prática pode reduzir o potencial produtivo da população, juntamente com as baixas qualidades no manejo nutricional, porque estes animais são comercializados entre os produtores de menor poder aquisitivo, uma vez que por não serem reprodutores superiores, seu material genético tende a ser mais acessível economicamente.

Conclusão

O modelo multirracial t de Student com variâncias residuais heterogêneas é o mais apropriado para a avaliação genética de animais mestiços Nelore-Angus.

A escolha entre modelos de variâncias homogêneas ou heterogêneas tende a alterar o ordenamento dos valores genéticos preditos dos reprodutores.

Agradecimentos

A empresa Gensys Consultores Associados S/S e ao programa Natura pela cedência do banco de dados.

Referências Bibliográficas

BELASCO, E. J.; GHOSH, S. K.; GOODWIN, B. K. A multivariate evaluation of ex ante risks associated with fed cattle production. **American Journal of Agricultural Economics**, v.91, p.431–443, 2009a.

BELASCO, E.J. et al Probabilistic models of yield, price and revenue risk for fed cattle production. **Journal of Agricultural and Applied Economics**, v.41, p.91–105, 2009b.

CARDOSO, F. F.; ROSA, G. J. M.; TEMPELMAN, R. J. Accounting for outliers and heteroskedasticity in multibreed genetic evaluations of postweaning gain of Nelore-Hereford cattle. **Journal Animal Science**, v.85, p.909–918, 2007.
DOI:10.2527/jas.2006-668

CARDOSO, F. F.; ROSA, G. J. M.; TEMPELMAN, R. J. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, Aug, p.1766-1779, 2005.

CARDOSO, F. F.; TEMPELMAN, R. J. Hierarchical Bayes multiple-breed inference with an application to genetic evaluation of a Nelore-Hereford population. **Journal of Animal Science**, v.82, n.6, p.1589-1601, 2004. DOI: 10.2527/2004.8261589x.

CARDOSO, F.F. **Aplicação da Inferência Bayesiana no Melhoramento Animal Usando o Programa InterGen: Manual da Versão 1.2**. Embrapa Pecuária Sul, 34p, 2010.

CARNEIRO, P.L.S. et al. A raça Indubrasil no Nordeste brasileiro: melhoramento e estrutura populacional. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.38, p.2327- 2334, 2009.

CEACERO, T. M. et al. Phenotypic and genetic correlations of feed efficiency traits with growth and carcass traits in Nelore cattle selected for postweaning weight. **PLoS ONE**, v.11, n.8, 2016. DOI: 10.1371/journal.pone.0161366

FOULLEY, J. L.; CRISTOBAL, M. S. Marginal likelihood and Bayesian approaches to the analysis of heterogeneous residual variances in mixed linear Gaussian models. **Computational Statistics & Data Analysis**, v.13, n.3, p.291-305, 1992.

GELFAND, A. E. Model determination using sampling-based methods. In: W. R. Gilks, S. Richardson, et al (Ed.). **Markov Chain Monte Carlo in practice**. London: Chapman & Hall, 1996. Model determination using sampling-based methods, p.145-161.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments. In: BERNARDO, J.M. et al. **Bayesian statistics**. New York: Oxford University, 1992. Cap. 4, p.625-631.

HEIDELBERGER, P.; WELCH, P.D. Simulation run length control in the presence of an initial transient. **Operations Research**, v.31, p.1109-1144, 1983.

HENDERSON, C.R. Sire evaluation and genetic trends. In: Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of J. Lush. **American Society of Animal Science**, Champaign, Ill, p.10-41, 1973.

KINGHORN, B.P. Theory of breed utilization. In: **Design of livestock breeding programs: short course in animal Breeding**. Armidale: AGBU, 1993. p.187-204.

KIZILKAYA, K.; TEMPELMAN, R. J. A general approach to mixed effects modeling of residual variances in generalized linear mixed models. **Genetics Selection Evolution**, v.37, n.1, p.31-56, 2005.

LANGE, K. L.; SINSHEIMER, J. S. Normal/independent distributions and their applications in robust regression. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v.2, p.175–198, 1993.

NEVES, H.H.R. et al. Genetic variability on residual variance of production traits in Nelore beef cattle. **Livestock Science**, v.142, p.164-169, 2011. DOI: 10.1016/j.livsci.2011.07.010

OLIVEIRA, M. M.; CARDOSO, F.F.; OSÓRIO, J.C.S. Componentes de variância e parâmetros genéticos em uma população multirracial Nelore-Angus sob enfoque Bayesiano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.39, n.11, p.2426-2433, 2010. DOI: 10.1590/S1516-35982010001100015.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

ROSA, G. J.; PADOVANI, C.R.; GIANOLA, D. Robust linear mixed models with normal/independent distributions and Bayesian MCMC implementation. **Biometrical Journal**, v.45, p.573–590, 2003.

ROSO, V. M.; SCHENKEL, F. S. **AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups**. 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Belo Horizonte, MG, Brasil. August 13-18, 2006. Communication n.27, 26 p.

SMITH, B.J. BOA: An R Package for MCMC Output Convergence Assessment and Posterior Inference. **Journal of Statistic Software**, v.21, n.2, p.37, 1997.

SORENSEN, D. A.; GIANOLA, D. **Likelihood, Bayesian, and MCMC Methods in Quantitative Genetics**. New York: Springer-Verlag. 2002.

SPIEGELHALTER, D.J. et al. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology**, v.64, p.583-616, 2002. DOI: 10.1111/1467-9868.00353.

STRANDEN, I.; GIANOLA, D. Attenuating effects of preferential treatment with Student's-*t* mixed linear models: A simulation study. **Genetics Selection Evolution**, v. 30, p.565–583, 1998.

TUNUSSI, R.L. et al. Genetic association of growth traits with carcass and meat traits in Nelore cattle. **Genetics and Molecular Research**, v.14, n.4, p.18713-18719, 2015. DOI: 10.4238/2015.December.28.20

WIGGANS, G.H.; VAN RADEN, P.M. Method and effect of adjustment for heterogeneous variance. **Journal of Dairy Science**, v.74, n.2, p.4350-4357, 1991.

3. CONCLUSÃO

O modelo animal multirracial é o mais indicado para a avaliação genética para a característica ganho médio diário da desmama ao sobreano na população em questão, em especial, o modelo animal multirracial sem segregação, por apresentar bom ajuste além de ser menos parametrizado.

As heterocedasticidade encontrada na população de animais cruzados favorece a utilização de uma modelo multirracial heteroscedástico, sendo o modelo de distribuição *t* de Student o mais indicado para a avaliação genética da população avaliada, permitindo também a estimativa de herdabilidade para cada grupo genético.

A escolha equivocada do modelo a ser utilizado na avaliação genética acarreta em interpretação errada na escolha do melhor reprodutor.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDEL-AZIZ, M.; SCHOEMAN, S.J.; JORDAAN, G.F. Estimation of additive, maternal and non-additive genetic effects of preweaning growth traits in a multibreed beef cattle project. **Animal Science Journal**, v. 74, p. 169-179, 2003.

ABIEC – Associação Brasileira das Indústrias Exportadoras de Carnes. **Estatística**. Disponível em: 07/12/2016. Disponível em: <http://www.abiec.com.br/download/relatorio-anual-2015.pdf>

AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE Transactions on Automatic Control**. v.19, n.6, p.716-723, 1974.

AMBROSINI, D.P. et al. Interação genótipo-ambiente para peso ao ano em bovinos Nelore Mocho no Nordeste do Brasil. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v.47, p.1489-1495, 2012.

ARNOLD, J. W.; BERTRAND, J. K.; BENYSHEK, L. L. Animal model for genetic evaluation of multibreed data. **Journal of Animal Science**, v.70, n.11, 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, 231–241, 1999.

ASBIA - **Associação Brasileira de Inseminação Artificial**. Disponível em: <http://www.asbia.org.br/novo/upload/mercado/index2014.pdf>. Acesso em: 12 de Abril de 2016.

BOLDMAN, K.G.L.A. et al. **A manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variances and covariances.** Nebraska, USA: USDAARS. Clay Center, 1995.

BUENO, R.S. et al. Inclusão da epistasia em modelo de avaliação genética de bovinos de corte compostos. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 63, n. 4, p. 948–953, 2011.

CARDOSO, F. F.; ROSA, G. J. M.; TEMPELMAN, R. J. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, p.1766-1779, 2005.

CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A.; FRIES, L.A. Estimativas de efeitos genotípicos sobre os desempenhos pré e pós- desmama de populações Hereford x Nelore **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 10, p. 1763–1773, 2008.

CARDOSO, F.F. **Aplicação da Inferência Bayesiana no Melhoramento Animal Usando o Programa Intergen: Manual da Versão 1.2.** Embrapa Pecuária Sul, 34p, 2010.

CARVALHEIRO, R. et al. Genetic effects on preweaning weight gain of Nelore-Hereford calves according to different models and estimation methods. **Journal of Animal Science**, v. 84, n. 11, p. 2925–2933, 2006.

CHIAIA, H. L. J. **Interação genotipo-ambiente para idade ao primeiro parto, perímetro escrotal e peso ao sobreano em bovinos da raça Nelore utilizando normas de reação.** Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal, 2014. 48p.

CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Caracterização da interação genótipo- ambiente e comparação entre modelos para ajuste do ganho pós- desmama de bovinos Devon via normas de reação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.38, p.1468- 1477, 2009.

CUNHA, E. E. et al. Impacts of ignoring the non-additive genetic effects of dominance on animal genetic evaluation. **Revista Brasileira De Zootecnia- Brazilian Journal of Animal Science**, v. 38, n. 12, p. 2354–2361, 2009.

DEMEKE, S.; NESER, F.W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of Bos taurus X Bos indicus cattle crosses in Ethiopia: estimation of individual crossbreeding effects. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 120, p. 245–257, 2003a.

DEMEKE, S.; NESER, F.W.C.; SCHOEMAN, S.J. Early growth performance of Bos taurus x Bos indicus cattle crosses in Ethiopia: Evaluation of different crossbreeding models. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 120, p. 39–50, 2003b.

DIAS, R. A. P. et al. Multicollinearity in genetic effects for weaning weight in a beef cattle composite population. **Livestock Science**, v. 142, n. 1-3, p. 188–194, 2011.

ELZO, M. A.; BORJAS, A.R. Perspectivas da avaliação genética multirracial em bovinos no Brasil. **Ciência Animal Brasileira**. v. 5, n.4, p.171-185, 2004.

ELZO, M. A.; WAKEMAN, D. L. Covariance components and prediction for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. **Journal of Animal Science**, v.76, n.5, p.1290-302, 1998.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: Longman group Ltd. 1996. 464p.

FOULLEY, J. L.; CRISTOBAL, M. S. Marginal likelihood and Bayesian approaches to the analysis of heterogeneous residual variances in mixed linear Gaussian models. **Computational Statistics & Data Analysis**, v.13, n.3, p.291-305, 1992.

FOULLEY, J. L.; QUAAS, R. L. Heterogeneous Variances in Gaussian Linear Mixed Models. **Genetics Selection Evolution**, v.27, n.3, p.211-228, 1995.

FRIES, L. A. et al. **"EPISTAZYGOSITY" AND EPISTATIC EFFECTS**, In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7th, 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: France. 2002. p. 19-23.

FRIES, L. A. et al. Predicting results of advanced generations of *Bos Indicus* x *Bos Taurus* synthetics with allowance for epistatic effects at a sub-tropical location. **Asian-Australasian Journal of Animal Science**, v. 13, n. B, p. 243, 2000a.

FRIES, L. et al. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Science**, v.13, p.242, 2000b.

GARRICK, D.J. et al. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. **Journal of Animal Science**, v.67, n.10, p.2515-2528, 1989.

GIANOLA, D. et al. Estimation of heterogeneous variances using empirical Bayes methods - Theoretical considerations. **Journal of Dairy Science**, v.75, n.10, p.2805-2823, 1992.

GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V; KOCH, R.M. Breed effects and heterosis in advanced generations of composite populations for preweaning traits of beef cattle. **Journal Animal Science**, v.69, 947-960, 1991.

HILL, W.G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift für Tierzucht und Züchtungsbiologie**, v. 99, p. 161-168, 1982.

HILL, W.G. Understanding and using quantitative genetic variation. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences**, v. 365, n. 1537, p. 73-85, 2010.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e estatística. Acesso em: 07/12/2016. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/ppm/2015/>

- KACSER, H.; BURNS, J.A. The molecular basis of dominance. **Genetics**, v.97, n.3-4, p.639-666, 1981.
- KINGHORN, B. Genetics effects in crossbreeding. I. Model of merits. **Zeitschrift für Tierzucht und Züchtungsbiologie**, v.99, p. 59-68, 1982.
- KINGHORN, B. P. The nature of 2-locus epistatic interactions in animals - Evidence from Sewall Wright Guinea-Pig data. **Theoretical and Applied Genetics**, v.73, n.4, p.595-604, 1987.
- KIPPERT, C.J. et al. Efeitos genéticos aditivos diretos e maternos e heterozigóticos sobre os desempenhos pré e pós-desmama em uma população multirracial Aberdeen Angus x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 8, p. 1383–1391, 2008.
- KLEI, L. et al. **Multiple breed evaluation**. In: Proceedings of Research Symposium and Annual Meeting, Beef Improvement Federation, Birmingham, AL, USA, pp. 106–113, 1996.
- KOMENDER, P. Crossbreeding in farm animals. III. A general method of comparing models to estimate crossbreeding parameters with an application to diallele crossbreeding experiments. **Journal of Animal Breeding and Genetics**. v.105, p. 362-371, 1988.
- LANGE, K.; SINSHEIMER, J. S. Normal/independent distributions and their applications in robust regression. **Journal of the American Statistical Association**, v.2, n.2, p.175-198, 1993.
- LEGARRA, A. et al. Multi-breed genetic evaluation in a Gelbvieh population. **Journal Animal Breeding Genetics**, v.124, p.286–295, 2007.
- LEMA, O. M. et al. Pre-weaning performance of Hereford, Angus, Salers and Nelore crossbred calves: Individual and maternal additive and non-additive effects. **Livestock Science**, v. 142, n. 1-3, p. 288–297, 2011.
- MATTAR, M. et al. Genotype x environment interaction for long-yearling weight in Canchim cattle quantified by reaction norm analysis. **Journal of Animal Science**, v.89, p.2349-2355, 2011.
- MILLER, S. Genetic improvement of beef cattle through opportunities in genomics. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.39, p.247-255, 2010.
- NEPOMUCENO, L. L. et al. Interação genótipo-ambiente para características sob efeito maternal na raça Nelore nos estados do Maranhão, Mato Grosso e Pará. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, v.14, p.269-276, 2013.
- NITTER, G. Breed utilization for meat production in sheeo. **Animal Breeding Abstracts**, v.46, n.3, p.131-143. 1978.
- NUNEZ-DOMINGUEZ, R.; VAN VLECK, L. D.; CUNDIFF, L. V. Prediction of genetic

values of sires for growth traits of crossbred cattle using a multivariate animal model with heterogeneous variances. **Journal Animal Science**, v.73, n.10, p.2940- 2950, 1995.

OLIVEIRA, C.A.L. et al. Heterogeneidade de variâncias nos grupos genéticos formadores da raça Canchim. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.30, n.4, p.1212-1219, 2001.

OLIVEIRA, M.M. et al. Componentes de variância e parâmetros genéticos em uma população multirracial Nelore-Angus sob enfoque Bayesiano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.39, n.11, p.2426-2433, 2010.

PICCOLI, M.L. et al. Additive, complementarity (additive*additive), dominance, and epistatic effects on preweaning weight gain of Hereford x Nelore calves. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 7th, 2002, Montpellier. **Proceedings...** Montpellier: France. 2002.

PIMENTEL, E.C.G. 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.

REVERTER, A.; KAISER, C. J. The role of different pedigree structures on the sampling variance of heritability estimates. **Journal Animal Science**, v.75, n.9, p.2355-2361, 1997.

RODRIGUES, D.T. **Interação genótipos ambientes em animais via modelos de normas de reação**. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 70p. 2012.

RODRIGUEZ-ALMEIDA, F.A. et al. Heterogeneity of variance by sire breed, sex, and dam breed in 200-day and 365- day weights of beef-cattle from a top cross experiment. **Journal of Animal Science**, v.73, n.9, p.2579-2588. 1995.

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.

SALOMONI, E.; DEL DUCA, L. O. A. **Ontem Ibagé hoje Brangus: a história de uma raça**. Bagé: Embrapa Pecuária Sul: São Miguel, 2009. 60p.

SANCRISTOBAL, M.; FOULLEY, J. L.; MANFREDI, E. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef-cattle breeding. **Genetics Selection Evolution**, v.25, n.1, p.3-30, 1993.

SCHWARZ, G. Estimating the dimensional of a model. **Annals of Statistics**. v.6, n.2, p.461-464, 1978.

SHERIDAN, A.K. Crossbreeding and heterosis. **Animal Breeding Abstracts**, v.49, p.131-144. 1981.

SORENSEN, D. A.; GIANOLA, D. **Likelihood, Bayesian and MCMC methods in quantitative genetics**. New York: Springer-Verlag, 2002. 740p.

SPIEGELHALTER, D.J. et al. Bayesian measures of model complexity and fit (with discussion). **Journal of the Royal Statistical Society**. n.64, p.583–639, 2002.

STRANDEN, I.; GIANOLA, D. Attenuating effects of preferential treatment with Student-t mixed linear models: a simulation study. **Genetics Selection Evolution**, v.30, n.6, p.565-583, 1998.

STRANDEN, I.; GIANOLA, D. Mixed effects linear models with t-distributions for quantitative genetic analysis: a Bayesian approach. **Genetics Selection Evolution**, v.31, n.1, p.25-42, 1999.

TEIXEIRA, R.A.; ALBUQUERQUE, L.G. Efeitos ambientais que afetam o ganho de peso pré-desmama em animais Angus x Nelore e Hereford x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.4, p.887-890, 2003.

VERGARA, O.D. et al. Direct genetic, maternal genetic, and heterozygosity effects on weaning weight in a Colombian multibreed beef cattle population. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 2, p. 516–21, 2009a.

VERGARA, O. D. et al. Weaning weight and post-weaning gain genetic parameters and genetic trends in a Blanco Orejinegro–Romosinuano–Angus–Zebu multibreed cattle population in Colombia. **Livestock Science**, v. 124, n. 1-3, p. 156–162, 2009b.

WILLIAMS, J. L. et al. Estimation of breed and heterosis effects for growth and carcass traits in cattle using published crossbreeding studies. **Journal of Animal Science**, v. 88, n. 2, p. 460–6, 2010.

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

APÊNDICE A - Cartão de parâmetros para o modelo animal tradicional para o programa INTERGEN 1.2

```

# Modelo animal
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #aa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
homogeneous 1
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_animal 1
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_ma.txt 78719 1
(CO)VARIANCES
1266.0

```


APÊNDICE B - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial sem segregação para o programa INTERGEN 1.2

```

# Modelo animal multirracial sem segregação
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #eaa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
homogeneous 1
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_an_mb 6
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_mr.txt 78719 0 2
MULTIPLE_SIRES: MAXN_FULL [FILE: NAME DIMENSION] [ALPHA_PRIORS]
0
METROPOLIS_STEP_OF_MULTIBREED_(CO)VARIANCES: ROUNDS_WITHIN_CYCLE
TUNING_SKIP
5 10
(CO)VARIANCES
150 0
0 150
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
diagonal 1
FILE: NAME N_ANIMAL N_BREEDS N_GENETIC_GROUPS

(CO)VARIANCES
1266.0

```

APÊNDICE C - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com segregação para o programa INTERGEN 1.2

```

# Modelo animal multirracial com segregação
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #eaa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
homogeneous 1
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_an_mb 6
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_mr.txt 78719 0 2
MULTIPLE_SIRES: MAXN_FULL [FILE: NAME DIMENSION] [ALPHA_PRIORS]
0
METROPOLIS_STEP_OF_MULTIBREED_(CO)VARIANCES: ROUNDS_WITHIN_CYCLE
TUNING_SKIP
5 10
(CO)VARIANCES
150 15
15 150
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
diagonal 1
FILE: NAME N_ANIMAL N_BREEDS N_GENETIC_GROUPS

(CO)VARIANCES
1266.0

```

APÊNDICE D - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição t de Student homoscedástico para o programa INTERGEN 1.2

```

#MAMR-T-HO
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS:      POSITIONS_IN_DATAFILE      NUMBER_OF_LEVELS      TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #eaa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
student_t 1
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_an_mb 8
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_mr.txt 78719 0 2
MULTIPLE_SIRES: MAXN_FULL [FILE: NAME DIMENSION] [ALPHA_PRIORS]
0
METROPOLIS_STEP_OF_MULTIBREED_(CO)VARIANCES:      ROUNDS_WITHIN_CYCLE
TUNING_SKIP
1 10
(CO)VARIANCES
150 0
0 150

```

APÊNDICE E - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição t de Student heteroscedástico para o programa INTERGEN 1.2

```

#MAMR-T-HE
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS: POSITIONS_IN_DATAFILE NUMBER_OF_LEVELS TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #eaa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
struct_student_t 1
METROPOLIS_STEP_OF_STRUCTURAL_EFFECTS: ROUNDS_WITHIN_CYCLE TUNING_SKIP
5 10
NUMBER_OF_STRUCTURAL_EFFECTS
3
STRUCTURAL_EFFECTS: LINE_FROM_EFFECTS_SECTION SAVE_SAMPLES?
3 y
4 y
5 y
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_an_mb 8
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_mr.txt 78719 0 2
MULTIPLE_SIRES: MAXN_FULL [FILE: NAME DIMENSION] [ALPHA_PRIORS]
0
METROPOLIS_STEP_OF_MULTIBREED_(CO)VARIANCES: ROUNDS_WITHIN_CYCLE
TUNING_SKIP
5 10
(CO)VARIANCES
150 0
0 150

```

APÊNDICE F - Cartão de parâmetros para o modelo animal multirracial com distribuição Gaussiano heteroscedástico para o programa INTERGEN 1.2

```

#MAMR-G-HE
MCMC_CHAIN: TOTAL_CYCLES BURN_IN THINNING_INTERVAL
600000 10000 200
SEED
123
RESTART: Y/N? [CYCLE_TO_RESTART]
n
DATAFILE NAME N_RECORDS
dados.txt 49634
NUMBER_OF_TRAITS
1
NUMBER_OF_EFFECTS
8
OBSERVATION(S)
7
WEIGHT(S)

EFFECTS:      POSITIONS_IN_DATAFILE      NUMBER_OF_LEVELS      TYPE_OF_EFFECT
SAVE_SAMPLES? [EFFECT NESTED]
1 78719 cross n #efeito-animal
2 1 cov y #intercepto
3 1383 cross n #grupo-de-contemporaneos
4 1 cov y #a3
5 1 cov y #d34
6 1 cov y #eaa34
8 1 cov y #idv
9 1 cov y #idv2
RANDOM_RESIDUAL: TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
structural 1
METROPOLIS_STEP_OF_STRUCTURAL_EFFECTS: ROUNDS_WITHIN_CYCLE TUNING_SKIP
5 10
NUMBER_OF_STRUCTURAL_EFFECTS
3
STRUCTURAL_EFFECTS: LINE_FROM_EFFECTS_SECTION SAVE_SAMPLES?
3 y
4 y
5 y
RESIDUAL_PRIOR_(CO)VARIANCES
6201.4
RANDOM_GROUP
1
RANDOM_TYPE PRIOR_DEGREES_OF_BELIEF
add_an_mb 8
PEDIGREEFILE: NAME N_ANIMAL N_GENETIC_GROUPS [N_BREEDS]
pedigree_mr.txt 78719 0 2
MULTIPLE_SIRES: MAXN_FULL [FILE: NAME DIMENSION] [ALPHA_PRIORS]
0
METROPOLIS_STEP_OF_MULTIBREED_(CO)VARIANCES:      ROUNDS_WITHIN_CYCLE
TUNING_SKIP
1 10
(CO)VARIANCES
150 0
0 150

```