

BRUNO DOURADO VALENTE

ESTRUTURAS DE COVARIÂNCIA DE PESO EM FUNÇÃO  
DA IDADE DE ANIMAIS NELORE DAS REGIÕES SUDESTE E  
CENTRO-OESTE

Dissertação apresentada à Escola de Veterinária da  
Universidade Federal de Minas Gerais como  
requisito parcial para obtenção do grau de Mestre  
em Zootecnia.

Área de concentração: Genética e Melhoramento  
Animal

Orientador: Martinho de Almeida e Silva

Belo Horizonte  
UFMG – Escola de Veterinária  
2007

V154e Valente, Bruno Dourado, 1981-

Estruturas de covariância de peso em função da idade de animais Nelore das regiões Sudeste e Centro-Oeste / Bruno Dourado Valente. – 2007.  
39 p. : il.

Orientador: Martinho de Almeida e Silva  
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Escola de Veterinária  
Inclui bibliografia

1. Nelore (Zebu) – Aspectos genéticos – Teses. 2. Nelore (Zebu) – Melhoramento genético – Teses. 3. Genética animal – Teses. I. Silva, Martinho de Almeida e. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Escola de Veterinária. III. Título.

CDD – 636.082

Dissertação defendida e aprovada em 02 de fevereiro de 2007 pela Comissão Examinadora constituída por:

---

Prof. Martinho de Almeida e Silva  
(Orientador)

---

Prof. Robledo de Almeida Torres

---

Prof. Fernando Enrique Madalena



Aos meus pais, pelo que representam.

**Dedico**

“The Universe is a grand book which cannot be read until one first learns to comprehend the language and become familiar with the characters in which it is composed. It is written in the language of mathematics”.

Galileo Galilei

“God created everything by number, weight and measure”.

Sir Isaac Newton



## **Agradeço...**

Á minha esposa, Ana Angélica, pelo companheirismo, amizade e por ser minha maior motivação.

Aos meus pais, José (*in memoriam*) e Berenice, pelo exemplo de integridade e trabalho, pelo estímulo e por tornarem esta caminhada possível.

Aos meus irmãos Renato e Daniela, e demais familiares, pelo apoio e amizade.

Ao prof. Martinho de Almeida e Silva, pelos valiosos ensinamentos, orientação eficaz e pelo exemplo de pessoa.

Ao professor Fernando Enrique Madalena, pelas sugestões e pelo exemplo de profissionalismo.

Ao prof. Robledo de Almeida Torres pelas sugestões e ensinamentos oferecidos.

À EMBRAPA – Gado de corte, em especial ao Dr. Luís Otávio Campos Silva, pela disponibilização dos dados da ABCZ utilizados no presente estudo

Aos Drs. Paulo Nobre e Eduardo Shiguero Sakaguti, pelos conselhos e disponibilidade.

Ao Dr. Marcelo Freitas, por apresentar em grupo de discussão da área de Melhoramento Animal a utilização do programa REMLF90, o que foi essencial à realização deste trabalho.

Aos colegas de Pós-Graduação e aos participantes do Grupo de Estudos de Melhoramento Animal, pelo apoio e amizade.

Á CAPES pela bolsa concedida.

Á Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais, pela oportunidade de realização deste estudo.

A todos que direta ou indiretamente colaboraram com a realização deste trabalho.



---

---

## SUMÁRIO

---

---

	<b>RESUMO</b> .....	11
<b>1.</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	13
<b>2.</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	13
2.1	Avaliação de características longitudinais .....	14
2.2	Modelos de repetibilidade.....	14
2.3	Modelos multi-características.....	15
2.4	Modelo de regressões aleatórias.....	16
2.5	Interação genótipo X ambiente.....	18
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	20
3.1	Origem dos dados.....	20
3.2	Edição do arquivo de dados e arquivo de pedigree.....	21
3.3	Modelo.....	22
3.4	Recursos computacionais.....	24
3.5	Funções de covariância.....	24
3.6	Herdabilidades.....	25
3.7	Correlações .....	26
<b>4</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	26
4.1	Efeitos fixos.....	26
4.2	Componentes de (co)variância.....	26
4.3	Variância dos efeitos aleatórios.....	27
4.4	Covariância dos efeitos aleatórios.....	30
4.5	Razão entre variâncias de diferentes regiões.....	30
4.6	Correlação genética aditiva direta-materna.....	31
4.7	Herdabilidades.....	32
4.8	Correlações dos efeitos aleatórios.....	34
4.9	Implicações.....	35
<b>5</b>	<b>CONCLUSÕES</b> .....	36
<b>6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	37

---

---

## LISTA DE TABELAS

---

Tabela 1 -	Descrição dos arquivos contendo as observações coletadas na região Sudeste (SE), na região Centro-Oeste (CO) e o arquivo com todas as observações (T).....	22
Tabela 2 -	Componentes de (co)variância (diagonal e acima da diagonal), correlações (abaixo da diagonal) atribuídos aos coeficientes de regressão do intercepto ( $b_0$ ), linear ( $b_1$ ) e quadrático ( $b_2$ ), variâncias residuais e autovalores das matrizes de covariância dos efeitos genético aditivo direto, genético aditivo materno e do efeito permanente de ambiente, estimados para todos os dados (T), para dados coletados na região Sudeste (SE) e na região Centro-Oeste (CO).....	28

---

---

## LISTA DE FIGURAS

---

Figura 1 -	Distribuição (%) dos dados ao longo do intervalo de idade considerado (90 a 450 dias).....	21
Figura 2 -	Efeito fixo em função de idade (dias) atribuídos à amostra de 6 grupos contemporâneos considerados na análise dos dados referentes a ambas as regiões (T).....	27

Figura 3	Variâncias ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto, genético aditivo materno e permanente de ambiente (superior esquerdo, superior direito e inferior esquerdo, respectivamente) em função da idade estimadas para ambas as regiões (T) e para as regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO); e variâncias dos efeitos genético aditivo direto (D), genético aditivo materno (M) e permanente de ambiente (P) para ambas as regiões (inferior direito).....	29
Figura 4	Estruturas de covariância ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para ambas as regiões (T).....	31
Figura 5	Estruturas de covariância ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para a região Sudeste (SE).....	32
Figura 6	Estruturas de covariância ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para a região Centro-Oeste (CO).....	33
Figura 7	Razão entre variâncias da região Centro-Oeste (CO) e Sudeste (SE) nos efeitos genético aditivo direto (D) e genético aditivo materno (M) (superior esquerdo), correlação entre efeitos genético aditivo direto e materno (superior direito), herdabilidades direta (inferior esquerdo) e materna (inferior direito) em função da idade do animal estimadas para ambas as regiões (T) e para as regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO).....	34
Figura 8	Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para ambas as regiões (T).....	35
Figura 9	Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para a região Sudeste (SE).....	36
Figura 10	Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para a região Centro-Oeste (CO).....	37

---

## RESUMO

Dados de peso de animais da raça Nelore dos 90 aos 450 dias de idade das regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO) foram utilizados para comparar estruturas de (co)variância de efeitos aleatórios em função de idade estimadas para as duas regiões por meio de modelos de regressões aleatórias. Componentes de (co)variância dos coeficientes de regressões aleatórias foram estimados por EMREML por meio do programa REMLF90. Efeitos fixos de grupo contemporâneo e aleatórios genético aditivo direto, genético aditivo materno e permanente de ambiente foram modelados por polinômios quadráticos de Legendre. As comparações envolveram estruturas de covariância e de correlação dos efeitos aleatórios, herdabilidades direta e materna, correlações direto/materno e a razão entre variâncias genéticas de diferentes regiões. As herdabilidades e estruturas de covariância e de correlação apresentaram comportamento semelhante nas duas regiões. A variância residual e as variâncias de efeito permanente de ambiente foram menores em CO, bem como a variância genética aditiva materna dos 150 aos 400 dias de idade. A herdabilidade direta estimada para CO foi pouco maior em relação à estimada para SE em todo o intervalo de idades. Trajetórias dos efeitos fixos em função de idade de diferentes grupos contemporâneos apresentaram diferentes formas, sugerindo a necessidade de estimar um conjunto de coeficientes de regressão específico para cada grupo contemporâneo. A variância do efeito genético aditivo materno apresentou maior heterogeneidade entre regiões do que a variância genética aditiva direta.

Palavras-chave – funções de covariância, gado de corte, regressão aleatória, trajetória de crescimento

#### ABSTRACT

*Body weight records from 90 to 450 days of age of Nellore animals from the Southeast and Center West regions were used to estimate covariance structures of age dependent random effects for each region using random regression models. Covariance components of the regression coefficients were estimated by EMREML using the software REML90. The fixed effects of contemporary groups and direct additive genetic, maternal additive genetic and permanent environment random effects were modeled by quadratic Legendre polynomials. The comparisons included structures of covariance and correlation of random effects, direct and maternal heritability, direct and maternal correlations and the ratio between genetic variances from different regions. The heritability, covariance and correlation structures showed similar patterns for both regions. The residual variance and the permanent environment were smaller for Center West region as well as the maternal additive genetic from 150 to 400 days of age. The estimated body weight direct heritabilities were slightly greater for animals from Center West than of those from Southeast region in all evaluated age interval. Fixed effect trajectories in function of age of different contemporary groups showed different patterns, suggesting the necessity of specific set of regression coefficients for each contemporary group. The maternal additive genetic variance showed greater heterogeneity between regions than the direct additive genetic variance.*

*Key words – beef cattle, covariance function, growth trajectory, random regression*

## 1. INTRODUÇÃO

A magnitude de ganhos genéticos de um programa de seleção depende de diversos fatores. Um deles é a eficiência na identificação dos animais com maior valor genético aditivo nas características ponderais a serem consideradas no critério de seleção. Baixa disponibilidade de dados, má utilização dos dados disponíveis e a utilização de modelos estatísticos e metodologias de avaliação não adequadas levam à queda da acurácia de avaliação. A queda da eficiência de avaliação tem como consequência a predição de ganhos genéticos menos expressivos por parte do programa de seleção.

Em gado de corte, os pesos dos animais são as principais fontes de informação para a avaliação genética. Esta característica é considerada longitudinal e se modifica continuamente à medida em que o animal fica mais velho. Considerando que o fenótipo de um animal é a soma de efeitos fixos e aleatórios, a magnitude destes efeitos (bem como os parâmetros a eles atribuídos) também se modificam à medida em que o animal fica mais velho.

A raça Nelore é, atualmente, a que ocupa posição de maior destaque na bovinocultura de corte do Brasil. Os mais importantes programas de avaliação genética de animais desta raça avaliam as características ponderais relativas a apenas algumas idades-padrão pré-definidas do ciclo de vida do animal de produção. Ajustes do peso para animais que não foram avaliados exatamente na idade-padrão (a maioria) e eliminação de observações coletadas em idades distantes das consideradas padrão são procedimentos necessários. A utilização de dados ajustados, a eliminação de informações e a abordagem descontínua (em pontos) de uma característica que se modifica continuamente podem comprometer a acurácia da avaliação e o resultado da seleção.

Modelos de regressão aleatória são mais adequados para a modelagem de características ponderais, pois consideram a modificação contínua do fenótipo e de todos os efeitos fixos e aleatórios que o compõem (bem como seus parâmetros) em função da idade do indivíduo, não necessitam de ajustes (o que preserva a qualidade das informações) e evitam a

eliminação de dados por serem coletados em idades distantes das definidas como padrão. Este modelo permite a estimativa de uma estrutura de covariância em função da idade com relativamente poucos parâmetros.

Estudos a respeito da trajetória de crescimento genética de bovinos Nelore por meio de modelos de regressão aleatória já foram realizados, o que permitiu caracterizar as estruturas de covariância, correlação e herdabilidades em função da idade. Porém, não foi considerada a possibilidade de que as estruturas de variância podem ser diferentes em diferentes ambientes. Estruturas de covariância genética diferentes para cada ambiente exigem estratégias de seleção particulares para diferentes ambientes, pois critérios de seleção estabelecidos com valores genéticos preditos com base em estruturas genéticas não adequadas poderiam resultar em ganhos genéticos diferenciados para cada ambiente do que seria esperado. Diferenças na estrutura de covariância entre coeficientes de regressão aleatória levariam também a diferentes resultados caso os coeficientes de regressão aleatória fossem utilizados como critério de seleção. Torna-se necessário pois caracterizar estruturas de covariância de diferentes ambientes.

O objetivo do presente estudo foi comparar as estruturas de (co)variância estimadas para dados das regiões Centro-Oeste e Sudeste, que são as duas regiões mais importantes na criação de bovinos da raça Nelore no Brasil.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

O objetivo do melhoramento animal é modificar as frequências gênicas nos indivíduos do sistema de produção de modo que este sistema se torne mais lucrativo. Dentre os métodos de se alcançar este objetivo, destaca-se a seleção, que se baseia na escolha de animais para a reprodução, que serão a fonte de genes para a próxima geração.

Para que a seleção alcance seu objetivo, é necessária a escolha de animais que apresentam maior probabilidade de transmitir genes economicamente desejáveis para a próxima geração, ou seja, aqueles animais com maior valor genético aditivo, para maximizar a resposta

à seleção de determinada característica por geração.

Porém, o valor genético aditivo de cada indivíduo não é conhecido. A solução é estimar o valor genético aditivo dos animais com base nos fenótipos e considerar esta estimativa como critério de seleção. Esta predição deve ser feita com a máxima acurácia possível, ou seja, com máxima correlação entre o valor genético aditivo real e o estimado. Quanto menor a acurácia de predição menor é a probabilidade de que o grupo de animais selecionados com base em valores genéticos estimados corresponda ao grupo de animais com maiores valores genéticos. Quanto maior a discrepância entre estes dois grupos, menor é o ganho genético por geração em relação ao ganho genético possível com a seleção baseada em valores genéticos estimados com máxima acurácia (Falconer, 1989).

Desta maneira, a eficiência dos programas de seleção depende de avaliações genéticas precisas, que permitam identificar os valores genéticos dos animais com maior acurácia. Vários fatores podem interferir nesta eficiência, como a qualidade e quantidade de informações e a escolha do modelo estatístico e da metodologia de avaliação utilizada.

### 2.1 Avaliação de características longitudinais

Os pesos corporais observados ao longo da vida dos animais são as principais fontes de informação das avaliações genéticas de gado de corte. Estas informações podem ser classificadas como características longitudinais, pois podem ser medidas diversas vezes durante a vida do animal. O peso corporal dos animais pode ser representado por um conjunto potencialmente infinito de pontos em diferentes idades, altamente correlacionados, que se modificam gradualmente até atingir um platô. O desafio é condensar estas informações de um animal em um conjunto manipulável de parâmetros com significado biológico (Arango et al., 2004). Modelos diversos com base nas equações de modelos mistos têm sido utilizados para avaliação genética de características desta natureza. Estes modelos permitem a obtenção dos melhores preditores lineares não viesados (BLUP) correspondentes aos valores genéticos dos animais avaliados. Dentre os vários métodos de avaliação, destacam-se os modelos de

repetibilidade, os modelos multi-características e, mais recentemente, os modelos de regressões aleatórias.

### 2.2 Modelos de repetibilidade

Os modelos de repetibilidade são as mais simples alternativas de avaliar características que são medidas diversas vezes ao longo da vida do animal. Todas as mensurações feitas são consideradas pertencentes à mesma característica. Desta maneira, o valor genético aditivo do animal é constante para todas as idades, bem como o valor de efeito permanente de ambiente.

O modelo em notação matricial é descrito como:

$$y = Xb + Z_1a + Z_2p + e$$

em que  $y$  é o vetor das observações,  $b$  é o vetor dos efeitos fixos,  $a$  é o vetor dos valores genéticos aditivos,  $p$  é o vetor de efeito de ambiente permanente dos animais que possuem observações e  $e$  é o vetor dos resíduos. As matrizes  $X$ ,  $Z_1$  e  $Z_2$  são matrizes de incidência que associam observações a níveis particulares dos efeitos fixos e aleatórios aditivo genético e de ambiente permanente, respectivamente. O efeito de idade é considerado fixo para idades padronizadas.

No presente modelo,  $Z$  não é igual à matriz identidade, pois observações obtidas em diferentes idades de um animal avaliado são atribuídas à mesma coluna. Além disso,

$$a \sim N(0, A\sigma_a^2)$$

$$p \sim N(0, I\sigma_p^2)$$

$$V \begin{matrix} a \\ p \end{matrix} = \begin{vmatrix} A\sigma_a^2 & 0 \\ 0 & I\sigma_p^2 \end{vmatrix}$$

Neste modelo, pressupõe-se que as observações em diferentes idades apresentam correlações genéticas e de ambiente permanente iguais à unidade. Isto significa que cada indivíduo avaliado apresenta um efeito genético aditivo e de ambiente permanente que se repete em observações coletadas em diferentes idades-padrão. Porém, é possível que um animal  $A$  seja geneticamente superior a um animal  $B$  em determinada idade, mas não em outra, no que diz

respeito à característica peso. Isso ocorre porque a mesma característica pode ser determinada por diferentes genes em diferentes idades. Desta forma, a correlação genética entre estas medidas seria menor do que a unidade. Da mesma forma, considerar o mesmo efeito de ambiente para todas as idades não parece ser adequado. Este efeito aleatório em particular provavelmente se acumula com o tempo. É possível que algo (evento fonte de efeito permanente de ambiente) aconteça com o animal entre as idades em que a primeira e a segunda observações foram coletadas. Este efeito de ambiente permanente influiria na segunda observação e nas subsequentes, mas não na primeira (Schaeffer, 2001).

### 2.3 Modelos multi-características

Uma alternativa para avaliação genética de características ponderais é a utilização dos modelos multi-características, com covariâncias não estruturadas, assumindo que a produção em cada idade-padrão é uma característica diferente. Desta maneira, o valor genético aditivo dos animais não seria necessariamente o mesmo para todas as idades. Seria possível avaliar a característica em cada idade separadamente por meio de modelos uni-característica, mas esta estratégia não consideraria a covariância genética que existe entre idades-padrão na característica longitudinal avaliada, o que pode comprometer a qualidade da avaliação (Schaeffer, 2001). No modelo multi-características, as correlações genéticas entre as produções nas diversas idades variam e, portanto, podem ser menores que a unidade. O modelo utilizado é o seguinte:

$$y_i = X_i b_i + Z_i a_i + e_i$$

em que  $y_i$  é o vetor das observações das medidas observadas nas idades-padrão  $i$ ,  $b_i$  é o vetor dos efeitos fixos nas observações mensuradas na idade  $i$ ,  $a_i$  é o vetor dos valores genéticos aditivos dos animais avaliados para a idade  $i$ ;  $X_i$  e  $Z_i$  são as matrizes de incidência dos efeitos de  $b_i$  e  $a_i$  no vetor de observações  $y_i$ , e  $e_i$  é o vetor dos resíduos associados às observações na idade  $i$ . A covariância genética entre idades-padrão é considerada neste modelo. Para  $n$  idades avaliadas:

$$a_i \sim N(0, A\sigma_{a_i}^2)$$

$$V \begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A\sigma_{a_1}^2 & A\sigma_{a_1 a_2} & \cdots & A\sigma_{a_1 a_n} \\ A\sigma_{a_1 a_2} & A\sigma_{a_2}^2 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ A\sigma_{a_1 a_n} & & & A\sigma_{a_n}^2 \end{pmatrix}$$

As mais importantes avaliações genéticas das características ponderais de bovinos da raça Nelore feitas atualmente no Brasil consideram características diferentes as observações coletadas em cada idade-padrão, como por exemplo, 205, 365 e 550 dias. Na prática, nem todos os animais são pesados precisamente nas idades padronizadas pelos programas de avaliação. Torna-se, então, necessário um ajuste da observação, uma vez que animais que desmamaram mais velhos, por exemplo, tiveram mais tempo para crescer do que os que desmamaram mais jovens, o que poderia prejudicar a avaliação do valor genético destes animais. Este ajuste pode ser semelhante ao utilizado por Faria et al. (2000) para o peso aos 205 dias (desmama):

$$\text{peso ajustado}_{205d} = \left( \left( \frac{(\text{peso à desmama} - \text{peso ao nascimento})}{\text{idade à desmama}} \right) 205 \right) + \text{peso ao nascimento}$$

Este ajuste linear é feito para cada idade-padrão e gera os dados utilizados no modelo animal, que predizem o valor genético para cada indivíduo, correspondente ao peso à idade padrão. Padronização de idades e ajustes também são necessários nos modelos de repetibilidade.

#### 2.4 Modelo de regressões aleatórias

Os modelos de regressões aleatórias representam opção mais recente para avaliação genética de características longitudinais. Estes modelos não predizem valores genéticos em uma idade padrão, e sim coeficientes de regressão que representam o comportamento do valor genético de cada animal na característica peso em função do tempo (idade). Em outras palavras, o modelo prediz para cada indivíduo avaliado a trajetória genética aditiva de crescimento, representada pelos coeficientes de regressão genéticos aditivos atribuídos a cada indivíduo. Porém, ao contrário da estimativa de curvas de crescimento, este modelo não exige um número mínimo de mensurações por indivíduo e considera as informações provenientes dos parentes do animal avaliado (Albuquerque e Meyer, 2001).

Kirkpatrick e Heckman (1989) introduziram o conceito de características de “dimensão infinita” para modelar as características que são descritas por função contínua (e, conseqüentemente, por infinitos pontos) e não por um conjunto finito de mensurações. Como exemplo de características de dimensão infinita, os autores citam a trajetória de crescimento de um animal em função de sua idade, uma vez que existem infinitos pontos dentro do intervalo de idade considerado.

Este modelo apresenta algumas vantagens em relação às abordagens anteriores. Ao se adotar o modelo multi-características, um estudo detalhado do crescimento dos animais deveria considerar um número grande de idades-padrão para incorporar as informações de várias idades abrangidas pelo período estudado. Porém esta estratégia iria hiperparametrizar o modelo e aumentar a exigência de esforço computacional, o que poderia inviabilizar a análise (Sakaguti, 2000; Arango et al., 2004). As covariâncias entre as idades seriam consideradas, porém o modelo não conseguiria descrever a estrutura de covariância de dados longitudinais (Albuquerque, 2004). Desta forma, não é possível fazer considerações sobre o

comportamento dos valores genéticos, além de variâncias e covariâncias genéticas nos longos intervalos entre idades-padrão. Já o modelo de regressões aleatórias permite ajustar funções suaves e parcimoniosas que permitem não apenas a predição dos valores genéticos em qualquer idade dos animais avaliados, mas também descrever a estrutura de covariância dos efeitos aleatórios do modelo para qualquer ponto (ou combinação de pontos) do intervalo de idade considerado (Gilmour, 2006). O mesmo se aplica à herdabilidade, e correlações de qualquer efeito aleatório estruturado para qualquer combinação de duas idades dentro do intervalo considerado.

No modelo multi-características, bem como no modelo de repetibilidade, um ajuste das observações a serem vinculadas à idade padrão é necessário quando estas são coletadas em um intervalo de idades. Isso faz com que a observação atribuída ao indivíduo provavelmente não represente de fato o seu peso na idade-padrão. Observações coletadas em idades distantes daquelas consideradas como padrão podem ser ignoradas na avaliação. Porém, nestas situações a padronização é necessária, pois o modelo considera que as observações dos diferentes animais foram coletadas exatamente na mesma idade e estão submetidas aos mesmos parâmetros de (co)variância. Os modelos de regressões aleatórias consideram, porém, a mudança gradual e contínua dos parâmetros de covariância em função da idade, o que elimina a necessidade de padronização de idades e de ajustes (Robbins, et al., 2005). O aproveitamento efetivo dos dados disponíveis é importante, pois o registro destas informações é um processo oneroso, que requer tempo, recursos humanos e financeiros nas etapas de criação dos animais, coleta dos dados no campo e posterior armazenamento em arquivos (Sakaguti, 2000). O melhor aproveitamento qualitativo e quantitativo das informações apresenta impacto positivo na acurácia das avaliações (Albuquerque, 2004; Bertrand et al., 2006).

Os modelos de regressões aleatórias permitem a utilização de novas estratégias de seleção e a modificação da trajetória de crescimento como um todo. Análises de autovalores e autofunções (obtidas por autovetores) da matriz de covariância dos coeficientes de regressão aleatória permitem avaliar quais as modificações na forma da trajetória genética de crescimento

poderiam ser feitas de forma eficiente (Kirkpatrick et al., 1990). Segundo Albuquerque e Meyer (2001), funções apropriadas da trajetória de crescimento podem ser usadas com o objetivo de identificar animais de rápido crescimento e maturação precoce.

Um modelo simples de regressões aleatórias seria, em notação matricial (Albuquerque, 2004):

$$y = Xb + Z_1a + Z_2p + e$$

Em que  $y$  é o vetor de observações,  $b$  o vetor de efeitos fixos (incluindo os coeficientes de regressão fixos para modelar a trajetória média populacional),  $a$  o vetor com os coeficientes de regressão aleatórios genéticos aditivos diretos de cada animal avaliado,  $p$  o vetor com os coeficientes de regressões aleatórios do efeito de ambiente permanente atribuído a cada animal com observações, e  $e$  é o vetor de resíduos. As matrizes  $X$ ,  $Z_1$  e  $Z_2$  são as matrizes de incidência correspondentes a  $b$ ,  $a$  e  $p$ .

As matrizes de incidência possuem não apenas os elementos 0 e 1, mas covariáveis relativas à idade exata do animal em que a observação foi coletada. Esta informação dispensa a necessidade de padronização de idades e ajustes de observações. Desta maneira, observações coletadas em idades diferentes daquela considerada padrão podem ser utilizadas sem prejuízo na acurácia de avaliação. A variância residual atribuída ao modelo pode ser considerada constante para todas as observações ou pode ser modelada em função da idade de maneira semelhante aos demais efeitos aleatórios, como foi feito por Albuquerque e Meyer (2001) e Nobre et al. (2003a). Desta maneira, a trajetória de crescimento fenotípica pode ser considerada uma soma de funções relativas a cada efeito fixo e aleatório considerado no modelo (Kirkpatrick et al., 1990)

Ajustando-se um modelo de regressões dos efeitos aleatórios em função da idade, assume-se determinada estrutura de covariâncias entre os coeficientes de regressão (Albuquerque, 2004), cujos coeficientes (componentes) podem ser determinados por REML (Máxima Verossimilhança Restrita). Covariâncias entre as infinitas combinações de pontos possíveis no intervalo de idade podem ser estimadas em função da matriz de covariáveis relativas às

idades analisadas e da matriz de covariância entre os coeficientes de regressão do efeito aleatório estruturado, o que constitui a função de covariância.

A eficiência do modelo na avaliação genética foi relatada por Meyer (2004), ao comparar modelos de regressões aleatórias aos modelos multi-características na avaliação genética para características de crescimento em bovinos de corte. Os modelos de regressões aleatórias apresentaram acurácia com superioridade até 5%, aproximadamente, em relação às características analisadas pelo modelo multi-características.

Grande parte das avaliações que utilizam regressões aleatórias para modelar trajetórias de crescimento o faz em função de polinômios ortogonais de Legendre e de valores de idades padronizadas de -1 a 1. Existem outras classes de polinômios ortogonais que são utilizadas para valores padronizados, mas os polinômios de Legendre são provavelmente os mais fáceis de calcular (Schaeffer, 2001). A escolha da família de polinômios ortogonais a ser utilizada pode influir na predição dos valores das variáveis aleatórias na interpolação de pontos onde a coleta de dados se concentra. Porém, o efeito de arbitrariedade introduzido na escolha da família de polinômios ortogonais diminui com o aumento do número de idades em que as observações são coletadas (Kirkpatrick et al., 1990).

Os modelos de regressões aleatórias também apresentam algumas desvantagens. Segundo Nobre et al. (2003a), o critério de convergência da estimativa dos componentes de covariância deve ser muito rigoroso na obtenção de valores genéticos com acurácia. Gilmour (2006) alerta que, mesmo considerando polinômios ortogonais entre si (como os polinômios de Legendre), os coeficientes de regressão podem ser altamente correlacionados e a matriz de covariância entre eles pode não ser positiva definida. Outro problema apontado pelo autor é o fato de que a estrutura de covariância geralmente apresenta grandes mudanças nos extremos do intervalo de idades considerado. Tal comportamento se trata de um artefato do modelo polinomial, e não de uma tendência da covariância estruturada em si. As prováveis causas destes artefatos são a falta de flexibilidade do modelo em modelar adequadamente a curva de crescimento, o menor

número de observações nos extremos do intervalo ou propriedades gerais dos métodos de regressão, em que observações nos extremos do intervalo têm importante efeito na estimação dos coeficientes de variância (Arango et al., 2004). Estes artefatos nos extremos podem ser observados em Albuquerque e Meyer (2001) e Nobre et al. (2003b). Modelos que utilizam excessos de parâmetros também devem ser evitados, pois além de apresentarem problemas amostrais (Kirkpatrick et al., 1990), exigem alta capacidade computacional, o que pode inviabilizar a utilização em programas de avaliação nacional (Albuquerque e Meyer, 2001). Porém, se a ordem do modelo de regressão for muito baixa, os polinômios podem não apresentar habilidade suficiente para representar todas as curvas de (co)variância (Nobre et al., 2003b). Os polinômios de Legendre, apesar de apresentarem a vantagem de serem ortogonais entre si, o que não ocorre com os polinômios “naturais”, apresentam algumas deficiências. Estes polinômios não conseguem modelar padrões cíclicos típicos de trajetórias de crescimento sujeitas a algum tipo de variação sazonal. Além disso, as curvas descritas por estes polinômios não são assintóticas, o que é obstáculo à modelagem de trajetórias de crescimento que alcançam um platô à maturidade (Arango et al., 2004).

## 2.5 Interação genótipo X ambiente

O valor fenotípico de determinada característica em um indivíduo é função de seu valor genético e da influência de ambiente. Deste modo, o valor fenotípico poderia ser representado por:

$$P = G + E,$$

em que P é o valor fenotípico, G é o valor genético e E é o desvio de ambiente.

Neste modelo o valor de P é o resultado dos efeitos aditivos de G e E. Isso significa que uma modificação específica do valor de E causaria sempre o mesmo efeito em P, independente do genótipo envolvido. É possível, porém, que uma modificação específica de ambiente possa causar um efeito mais intenso em um genótipo do que em outro, ou até mesmo uma mudança na ordem de classificação (*ranking*) dos valores genéticos quando estes são mensurados em diferentes ambientes. Quando P não é definido pelos efeitos

aditivos de G e E, existe interação entre genótipo e ambiente. (Falconer, 1989).

Quando ocorre interação genótipo x ambiente há necessidade de se incluir termo adicional de interação à expressão matemática apresentada anteriormente.

$$P = G + E + I_{GE}$$

É possível que entre dois ambientes distintos sejam notadas modificações apenas na diferença entre expressões fenotípicas de diferentes genótipos, mantendo a ordem da classificação dos valores genéticos. Neste caso, apenas a variância genética se altera. Ambientes menos favoráveis apresentam de maneira geral menor variância fenotípica e, conseqüentemente, genética. A utilização de material genético de um reprodutor em ambiente onde a variância genética é menor do que o local onde ele ou seus parentes foram avaliados limita o desempenho de seus filhos e o retorno econômico que estes podem oferecer (Blake et al., 1988, Stanton et al., 1991). Por outro lado, é possível que a variância genética seja a mesma em dois ambientes distintos, mas que a ordem da classificação dos melhores genótipos seja diferente. Quando ocorre alguma das duas situações citadas (ou ambas, com alteração de ordem de classificação e variância), existe interação genótipo x ambiente para a característica considerada. A alteração nas estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos implica na possibilidade de mudança dos critérios de seleção, dependendo do ambiente. Desta maneira, identificar interação genótipo x ambiente pode contribuir para o aumento da eficiência de seleção (Alencar et al., 2005).

Programas de avaliação e melhoramento de animais de produção estão se tornando cada vez mais internacionais. Em razão da maior variedade de ambientes envolvidos, o conhecimento da conseqüência dos efeitos de interação genótipo x ambiente no ganho genético destes programas tem crescente importância (Mulder e Bijma, 2005). Nos programas brasileiros de avaliação e melhoramento genético a interação genótipo x ambiente é ignorada e, conseqüentemente, as variâncias genéticas e residuais são consideradas constantes para todos os ambientes (Ribeiro, et al., 2006). Isso se torna preocupante pelo fato do Brasil ser um país de grandes dimensões, com enorme diversidade de

climas, solos, topografias e sistemas de produção. Se existir interação genótipo x ambiente na característica analisada, o efeito da interação pode ser confundido com o mérito genético, o que limita a capacidade de estimar diferenças entre animais avaliados (Buchanan e Nielsen, 1979).

Mulder e Bijma (2005) testaram por meio de simulações os efeitos da interação genótipo x ambiente sobre os ganhos genéticos obtidos em vários tipos de programas de seleção. Considerando dois ambientes diferentes (ambiente de seleção e ambiente de produção), os autores demonstraram que quanto menor a proporção de animais testados no ambiente de produção, menor é o ganho genético obtido no programa quando o objetivo de seleção é o aumento do desempenho no ambiente de produção. Se o reprodutor testado se encontra em ambiente de seleção, mas possui parentes em ambiente de produção que contribuem para sua avaliação genética, as características com menor herdabilidade e/ou cuja avaliação é baseada exclusivamente em dados provenientes da avaliação de parentes apresentam menor perda de ganho genético relativo. Piores desempenhos em ganhos genéticos foram determinados principalmente pela perda de acurácia na identificação dos melhores reprodutores.

A avaliação da existência de interação genótipo x ambiente em determinada característica pode ser feita utilizando diferentes métodos. Se for possível a obtenção de repetições de determinados genótipos e a criação em classes específicas de ambientes, um delineamento fatorial entre classes de genótipos e de ambientes pode ser feito para que a interação genótipo x ambiente possa ser estudada. Este delineamento permite que a análise de variância possa estimar os efeitos atribuídos ao ambiente, ao genótipo e à interação entre estes. Se não há interação significativa, o melhor genótipo em um ambiente específico será o melhor em todos os ambientes. Mas se há interação significativa, é necessária a procura dos melhores genótipos em ambientes específicos (Falconer, 1989). Esta metodologia foi utilizada por Corrêa et al. (2006) na investigação de interação entre efeitos de linhagem e níveis de proteína na dieta em codornas de corte e por Olson et al. (1991) para comprovar a existência de interação entre o efeito de diferentes tipos de cruzamentos e dois

ambientes diferentes de criação (Nebraska e Florida) em características produtivas e reprodutivas de bovinos de corte.

Outro modo de avaliar a interação genótipo x ambiente seria por intermédio da correlação genética (Falconer, 1989). Para isso, uma característica medida em dois ambientes diferentes seria considerada como um par de características diferentes. Os mecanismos fisiológicos que definem o alto desempenho de uma característica em cada ambiente podem ser diferentes entre si, e o mesmo ocorre com o conjunto de genes que determinam este desempenho. Se a correlação genética for alta, o desempenho nos dois ambientes é determinado praticamente pelo mesmo conjunto de genes. Se a correlação for baixa, o desempenho em cada ambiente é determinado por um grupo diferente de genes. Isto explicaria a razão das filhas de um touro criadas em um ambiente alternativo não conseguirem o desempenho predito a partir do valor genético deste reprodutor (Stanton et al., 1991). Este tipo de análise pode ser empregado em número indefinido de ambientes e é utilizado principalmente em dados de campo, quando é possível a estimativa dos componentes de (co)variância por REML que permitem o cálculo da correlação. Essa metodologia foi utilizada por Fridrich et al. (2005) e por Boettcher et al. (2003), os primeiros autores na investigação de interação genótipo x ambiente nas diferentes regiões do Brasil para as características de peso aos 205 e 365 dias em bovinos Tabapuã, e os últimos na investigação de interação entre genótipo e diferentes sistemas de produção no Canadá para características de produção e reprodução de bovinos de leite.

Porém, este tipo de metodologia pode não considerar interação genótipo x ambiente, se a interação modifica apenas a dispersão dos valores genéticos, e não a ordem de classificação (Strandberg, 2006). Costa et al. (2000) analisaram a existência de interação genótipo x ambiente em valores genéticos de touros da Raça Holandesa avaliados por meio de informações de progênie no Brasil e nos EUA para características de produção de leite e de gordura. Considerando o desempenho em cada país como características diferentes, as correlações genéticas entre os países foram altas (acima de 0,8) e não sugeriram modificações significativas na ordem de classificação dos valores genéticos,

mas os componentes de variância do efeito de touro foram bem menores no Brasil em relação aos obtidos nos EUA, o que caracteriza existência de interação genótipo x ambiente.

Utilizando o conceito de que a interação genótipo x ambiente ocorre em razão de diferentes genótipos apresentarem diferentes sensibilidades à modificação de ambiente, a investigação de sua existência pode ser feita por intermédio de regressões aleatórias. Esta metodologia permite avaliar a sensibilidade de cada indivíduo à mudanças de ambientes e investigar a existência de heterogeneidade de sensibilidades. A abordagem por regressões aleatórias pode ser utilizada para a descrição de normas de reação de valores genéticos dos animais avaliados em função de um gradiente contínuo de ambiente. O modelo permite considerar sensibilidades individuais dos valores genéticos à modificações de qualidade de ambiente, bem como a modificação contínua e gradual de variância genética nos diferentes pontos do intervalo de qualidade ambiental. A utilização de funções de covariância permite a estruturação da variância genética em função do ambiente.

Para que seja possível a predição desta sensibilidade individual, os valores genéticos no modelo de predição devem ser regredidos em função do valor do ambiente em que a observação foi coletada. Segundo Falconer (1989), o valor da qualidade do ambiente deveria ser representado pelo desempenho médio nele obtido, o que foi feito por Kolmodin et al. (2002) na investigação da existência de interação genótipo x ambiente nas características produção total de leite e período de serviço em bovinos de leite dos países nórdicos por intermédio de normas de reação. Outra abordagem de avaliação do valor do ambiente foi feita por Calus et al. (2002) em bovinos leiteiros de rebanhos da Holanda. Ao avaliar as normas de reação dos valores genéticos aditivos de produção total de proteína, o valor de ambiente utilizado como covariável foi obtido a partir do efeito fixo estimado de cada grupo contemporâneo. Estes efeitos foram obtidos em uma análise prévia das observações por meio de modelo reprodutor simples. Desta maneira, há correção para possíveis efeitos genéticos, pois o material genético utilizado em rebanhos não é aleatoriamente distribuído.

Este modelo de avaliação atribui a cada animal avaliado dois coeficientes de regressão aleatórios (intercepto e linear) que predizem o valor genético em função da qualidade do ambiente. Maiores valores de coeficientes de regressão linear significam maior sensibilidade à mudança de valor ambiental. Como a interação genótipo x ambiente pressupõe diferença de sensibilidade nos indivíduos avaliados, a magnitude do componente de variância atribuído ao coeficiente de regressão linear é a chave para avaliar a existência da interação. Altos valores pressupõem heterogeneidade de sensibilidades, ou seja, normas de reação com diferentes inclinações. Situações como esta apresentam modificações de variância genética ou até modificações na ordem de classificação nos diferentes pontos do intervalo de qualidade de ambiente considerados. Baixos valores pressupõem normas de reação quase paralelas entre si, sem modificações de variância genética aditiva e de ordem de classificação em diferentes pontos do intervalo. Nesta situação, não há necessidade de se procurar os melhores genótipos em ambientes diferentes.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 Origem dos dados

As informações utilizadas neste estudo são provenientes do Controle de Desenvolvimento Ponderal da Associação Brasileira de Criadores da Raça Zebu (ABCZ) e cedidas pela EMBRAPA-CNPGC, localizada em Campo Grande – MS. O conjunto de dados utilizado constitui de pesagens registradas de 926391 animais da raça Nelore entre 90 e 450 dias de idade, filhos de 15721 touros e 376509 vacas. A distribuição das informações, ao longo do intervalo de idade considerado, é representada na fig. 1. O banco de dados contém a identificação do animal, sexo, data de nascimento, identificação do pai e mãe (além de respectivas datas de nascimento), o valor e a data da coleta da observação, o regime alimentar (estabulado, semi-estabulado ou à pasto), a condição de criação (mamando ou desmamado), e a idade do animal na ocasião da coleta da observação. Também constam no arquivo o código da propriedade, cidade e UF da propriedade. Os dados foram coletados entre 1975 e 2003.

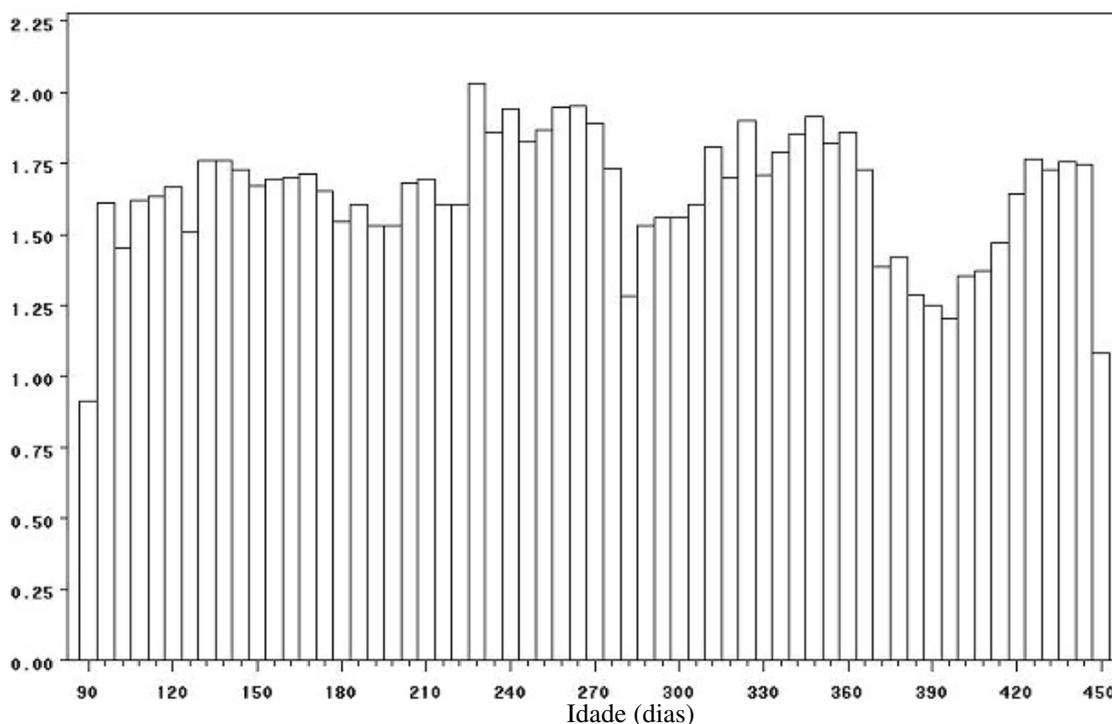


Figura 1. Distribuição (%) dos dados ao longo do intervalo de idade considerado (90 a 450 dias).

### 3.2 Edição do arquivo de dados e arquivo de pedigree

O arquivo de dados original foi editado para o formato exigido pelo programa REMLF90 (Miszta, 2001a), utilizado para executar a avaliação genética. A edição dos dados foi feita por meio do pacote *Statistical Analysis System*, (SAS, 1997). Para comparar as estruturas de covariância estimadas nas regiões Centro-Oeste e Sudeste, foi feita a classificação dos dados em cinco grandes regiões do Brasil (Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul) e a eliminação das observações provenientes das regiões Norte, Nordeste e Sul. As duas regiões remanescentes no arquivo de dados são as mais importantes na criação de bovinos de corte da raça Nelore.

Posteriormente, os animais foram divididos em grupos contemporâneos, definidos por sexo, ano de nascimento, propriedade e estação de nascimento (janeiro a março, abril a junho, julho a setembro, outubro a dezembro). Foram

eliminadas observações de animais com menos de três pesos registrados; cujos pais ou mães apresentavam-se com menos de 450 dias na data de nascimento ou mães com mais de 20 anos de idade; animais sem registro de pai ou mãe, ou sem registro de propriedade. Apenas observações dos animais sob regime à pasto foram consideradas. Após divisão das idades à pesagem em 12 classes de 30 dias, foram eliminadas as observações que apresentavam valores maiores ou menores do que três unidades de desvio padrão de diferença em relação à média da classe.

Para garantir estimativa acurada da trajetória de crescimento fixa atribuída a cada grupo contemporâneo, apenas os grupos com maior número de informações foram considerados na análise. Para isso, foram eliminados os grupos contemporâneos com menos de 200 animais. O efeito fixo da idade da mãe ao parto foi representado por covariáveis lineares e quadráticas.

Três arquivos de dados foram definidos após a edição das informações: o primeiro arquivo com todas as observações coletadas na região Sudeste (SE), o segundo arquivo com todas as observações coletadas na região Centro-Oeste (CO) e o terceiro arquivo com observações das duas regiões (T). A descrição dos três arquivos se encontra na tab. 1. A divisão regional das observações possibilita avaliações distintas, o que permite comparar as estruturas de covariância dos efeitos aleatórios, herdabilidades direta e materna das duas regiões. A existência de heterogeneidade de variâncias indicaria existência de interação genótipo x região.

Para cada uma das três bases de dados foi gerado um arquivo de observações com informações do código do animal, código da mãe (para predição de efeito genético aditivo materno), código do grupo contemporâneo, idade da mãe ao parto, quadrado da idade da mãe ao parto, valor da observação, e polinômios de Legendre em função da idade atribuídos aos

efeitos constante, linear e quadrático. Desta maneira, o arquivo apresentou uma linha para cada observação considerada. Também foi gerado um arquivo de pedigree contendo 3 colunas, com o código do animal com observação, código do pai e código da mãe, respectivamente. Desta maneira, o número de linhas deste arquivo corresponde ao número total de animais com observações na região Sudeste ou Centro-Oeste. A recodificação dos animais e a eliminação dos indivíduos que não contribuem para a avaliação genética em cada um dos três arquivos de observações, bem como a formatação necessária ao arquivo de pedigree para que este pudesse ser interpretado pelo REMLF90, foi feita pelo programa RENUMF90 (Mizstal, 2001b). Desta maneira, apesar da disponibilização das mesmas informações de pedigree para as três análises, a matriz de numeradores dos coeficientes de parentesco de Wright considerada em cada análise foi diferente.

Tabela 1. Descrição dos arquivos contendo as observações coletadas na região Sudeste (SE), na região Centro-Oeste (CO) e o arquivo com todas as observações (T)

	SE	CO	T
Observações	49742	32838	82580
Animais com observações	13863	9424	23287
Animais incluídos na matriz de parentesco	24750	16092	40741
Grupos contemporâneos	49	36	85
Propriedades	14	9	23
Reprodutores	577	432	917
Matrizes	10574	6691	17256

### 3.3 Modelo

O modelo de regressões aleatórias utilizado teve como efeitos fixos os grupos contemporâneos formados pela combinação de propriedade, ano, estação de nascimento e sexo além dos efeitos linear e quadrático de idade da mãe ao parto. A cada grupo contemporâneo foi atribuída uma trajetória fixa de crescimento entre as idades de 90 a 450 dias, partindo da pressuposição de que diferentes grupos contemporâneos podem apresentar diferentes formas de trajetória de crescimento. Da mesma maneira, o efeito fixo da idade da mãe ao parto foi estimado para cada grupo contemporâneo.

Todos os efeitos considerados como função da idade do animal que produz a observação são representados por coeficientes de regressão constante, linear e quadrático sobre os respectivos polinômios de Legendre. A escolha feita pelo modelo quadrático para descrever as variáveis aleatórias se baseou no fato de que análises semelhantes, como a realizada por Nobre (2003b), demonstraram boa representação dos efeitos por polinômios cúbicos, sendo que as matrizes de covariâncias entre coeficientes de regressão aleatórias dos diferentes efeitos aleatórios apresentaram sistematicamente valores muito baixos em um dos autovalores e o intervalo de idade avaliado pelo autor era o dobro do utilizado no presente estudo. A

operacionalidade computacional também foi considerada na escolha do modelo, uma vez que a utilização de maiores ordens polinomiais apresentam, como consequência, o aumento dos custos computacionais da análise. Para fazer a conversão das covariáveis de idade para polinômios de Legendre é necessária a transformação da idade para uma escala de -1 a 1. A idade transformada  $i$  pode ser definida como:

$$i = -1 + 2 \left( \frac{\text{idade na coleta da observação} - \text{idade mínima}}{\text{idade máxima} - \text{idade mínima}} \right)$$

Os polinômios de Legendre, definidos em função da idade padronizada  $i$ , foram definidos como (Schaeffer, 2001):

$$P_0(i) = 1$$

$$P_1(i) = i$$

$$P_{n+1}(i) = \frac{1}{n+1} \left( (2n+1) i P_n(i) - n P_{n-1}(i) \right)$$

$$P_2(i) = \frac{1}{2} (3i^2 - 1) = \frac{3}{2} i^2 - \frac{1}{2}$$

Após o processo de ortogonalização, os polinômios foram normalizados:

$$\phi_n(i) = \left( \frac{2n+1}{2} \right)^{1/2} P_n(i)$$

$$\phi_0(i) = \left( \frac{1}{2} \right)^{1/2} \quad 1 = 0,70710671$$

$$\phi_1(i) = \left( \frac{3}{2} \right)^{1/2} \quad i = 1,224744871i$$

$$\phi_2(i) = \left( \frac{5}{2} \right)^{1/2} \left( \frac{3}{2} i^2 - \frac{1}{2} \right) \\ = -0,790569415 + 2,371708245i^2$$

Apresentados os polinômios de Legendre em função da idade  $i$ , o modelo pode ser definido como:

$$y_{fghij} = \sum_{k=0}^2 g c_{fk} \phi_k(i) + \sum_{n=1}^2 b_{fn} m_n(g) + \sum_{k=0}^2 d_{hk} \phi_k(i) + \\ \sum_{k=0}^2 mat_{jk} \phi_k(i) + \sum_{k=0}^2 p_{hk} \phi_k(i) + e_{fghij}$$

Em que  $y_{fghij}$  é a observação  $i$  do animal  $h$  no grupo contemporâneo  $f$ , da mãe  $j$  com idade  $g$ ,  $g c_{fk}$  é o coeficiente de regressão fixo  $k$  atribuído

ao grupo contemporâneo  $f$ ,  $b_{fn}$  é o coeficiente de regressão fixo  $n$  de efeito da idade da mãe ao parto no grupo contemporâneo  $f$ ,  $d_{hk}$  e  $p_{hk}$  são os coeficientes de regressão aleatórios  $k$  de efeito genético aditivo direto e permanente de ambiente atribuídos ao animal  $h$ ,  $mat_{jk}$  é o coeficiente de regressão aleatória  $k$  do efeito genético aditivo materno atribuído à mãe  $j$ ,  $\phi_k(i)$  é o polinômio de Legendre  $k$  normalizado atribuído à idade transformada na coleta da observação  $i$ ,  $m_n(g)$  é o polinômio "natural"  $n$  atribuído à idade da mãe ao parto  $g$ , e  $e_{fghij}$  é o efeito residual atribuído a cada observação  $y_{fghij}$ . No modelo apresentado, a cada grupo contemporâneo são atribuídos efeitos fixos no peso em função da idade de animal representado por polinômios de Legendre além de covariáveis lineares e quadráticas em função da idade da mãe ao parto.

Em notação matricial o modelo pode ser representado da seguinte forma:

$$y = X_1 c + X_2 b + Z_1 d + Z_2 m + Z_3 p + e$$

em que  $y$  é o vetor com as observações,  $c$  é o vetor com os coeficientes de regressões relativos aos efeitos fixos de grupos contemporâneos,  $b$  é o vetor com os coeficientes de regressão relativos à idade da mãe ao parto;  $d$ ,  $m$  e  $p$  são vetores com coeficientes de regressão aleatórios relativos aos efeitos genético aditivo direto, aditivo materno, e permanente de ambiente, respectivamente;  $X_1$ ,  $X_2$ ,  $Z_1$ ,  $Z_2$ ,  $Z_3$  são matrizes de incidência nas observações dos efeitos nos vetores  $c$ ,  $b$ ,  $d$ ,  $m$  e  $p$ , respectivamente, contendo os polinômios de Legendre relativos a cada efeito e idade (à exceção de  $X_2$ , que contém polinômios naturais relativos aos efeitos lineares e quadráticos de idade da mãe ao parto), e  $e$  é o vetor dos resíduos.

Adicionalmente foi considerado que

$$V(y) = Z_1 (A \otimes G_d) Z_1' + Z_2 (A \otimes G_m) Z_2' \\ + Z_3 (I_h \otimes P) Z_3' + Z_1 (A \otimes G_{dm}) Z_2' + I_n \sigma_e^2 \\ E(y) = X_1 c + X_2 b$$

$$V \begin{pmatrix} d \\ m \\ p \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A \otimes G_d & A \otimes G_{dm} & 0 & 0 \\ A \otimes G'_{dm} & A \otimes G_m & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_h \otimes P & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_n \sigma_e^2 \end{pmatrix}$$

em que  $G_d$ ,  $G_m$  e  $P$  são as matrizes 3x3 de covariância entre os coeficientes de regressão aleatórios que modelam o efeito genético aditivo direto, genético aditivo materno e permanente de ambiente,  $\sigma_e^2$  é a variância residual,  $G_{dm}$  é a matriz de covariância entre os coeficientes de regressão atribuídos aos efeitos genético aditivo direto e materno,  $A$  é a matriz de numeradores do coeficiente de parentesco de Wright,  $h$  é o

número de animais que possuem observações e  $n$  é o número total de observações. Desta maneira, a covariância entre os efeitos genético aditivo direto e materno foi considerada na análise.

O sistema de equações de modelo misto utilizado para obter estimativa dos efeitos fixos e a predição dos efeitos aleatórios foi:

$$\begin{pmatrix} X_1'R^{-1}X_1 & X_1'R^{-1}X_2 & X_1'R^{-1}Z_1 & X_1'R^{-1}Z_2 & X_1'R^{-1}Z_3 \\ X_2'R^{-1}X_1 & X_2'R^{-1}X_2 & X_2'R^{-1}Z_1 & X_2'R^{-1}Z_2 & X_2'R^{-1}Z_3 \\ Z_1'R^{-1}X_1 & Z_1'R^{-1}X_2 & Z_1'R^{-1}Z_1 + A^{-1} \otimes G_d^{-1} & Z_1'R^{-1}Z_2 + A^{-1} \otimes G_{dm}^{-1} & Z_1'R^{-1}Z_3 \\ Z_2'R^{-1}X_1 & Z_2'R^{-1}X_2 & Z_2'R^{-1}Z_1 + A^{-1} \otimes G_{dm}^{-1} & Z_2'R^{-1}Z_2 + A^{-1} \otimes G_m^{-1} & Z_2'R^{-1}Z_3 \\ Z_3'R^{-1}X_1 & Z_3'R^{-1}X_2 & Z_3'R^{-1}Z_1 & Z_3'R^{-1}Z_2 & Z_3'R^{-1}Z_3 + I_h \otimes P^{-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \hat{c} \\ \hat{b} \\ \hat{d} \\ \hat{m} \\ \hat{p} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_1'R^{-1}y \\ X_2'R^{-1}y \\ Z_1'R^{-1}y \\ Z_2'R^{-1}y \\ Z_3'R^{-1}y \end{pmatrix}$$

O modelo foi utilizado para estimação de componentes de (co)variância, efeitos fixos e predição de efeitos aleatórios nos três arquivos anteriormente definidos. O número de equações envolvidas em cada avaliação pode ser determinado pela soma dos níveis dos efeitos fixos de grupo contemporâneo e dos efeitos aleatórios genético aditivo direto, genético aditivo materno e de ambiente permanente multiplicada por 3 em razão do número de coeficientes de regressão atribuído a cada efeito, adicionado ainda ao número de equações atribuídos à covariável fixa de idade da mãe ao parto, determinado pelo número de níveis do efeito fixo multiplicado por 2. Desta maneira, foram 190334 equações atribuídas à análise do arquivo contendo os dados da região Sudeste (SE), 125004 equações atribuídas à análise do arquivo contendo os dados da região Centro-Oeste (CO) e 314732 equações atribuídas à análise do arquivo completo (T).

### 3.4 Recursos computacionais

Os elementos das matrizes  $G_d$ ,  $G_m$ ,  $G_{dm}$  e  $P$ , bem como  $\sigma_e^2$ , foram estimados por meio do programa REMLF90 (Miztal, 2001a) que utiliza a Maximização da Esperança da Função de Máxima Verossimilhança Restrita (EMREML) com aceleração de convergência. O critério de

convergência utilizado, definido pelo quadrado médio das diferenças entre soluções consecutivas, foi de  $1 \times 10^{-11}$ . O número total de componentes de (co)variância estimados foi 28, ou seja, seis componentes relativos à variância e covariância entre coeficientes de regressão de cada um dos três efeitos aleatórios, nove componentes de covariância entre coeficientes de regressão dos efeitos genético aditivo direto e materno e o componente de variância residual. Os valores iniciais dos componentes de variância atribuídos ao resíduo e aos coeficientes de regressões aleatórias utilizados pelo EMREML foram obtidos por análise prévia do próprio programa REMLF90 sobre uma amostra de 5000 observações do arquivo completo (T). As avaliações foram feitas em dois microcomputadores, o primeiro com processador Intel Pentium 4 3.40 GHz e o segundo com processador AMD Sempron Processor 3000+ 1.81GHz, ambos com 1024 MB RAM.

### 3.5 Funções de covariância

Após as estimativas dos componentes de (co)variância necessários para a obtenção das soluções do sistema de equações de modelos mistos, as estimativas das matrizes 3x3  $G_d$ ,  $G_m$ ,  $G_{dm}$  e  $P$  se tornam conhecidas e permitem, por meio de funções de covariância, representar a estrutura de (co)variância dos efeitos aleatórios

em todo o intervalo de idade considerado. Com as covariâncias estruturadas, é possível estimar os valores de variância ou covariância para qualquer ponto ou combinações de pontos do intervalo de idade considerado, bem como correlações e herdabilidades direta e materna.

A covariância genética aditiva direta entre idades transformadas  $i$  e  $j$ , representada por  $\sigma_{Dij}$ , pode ser estimada da seguinte maneira:

$$\sigma_{Dij} = Z_i G_d Z_j'$$

em que

$$Z_i = \begin{bmatrix} \phi_0(i) & \phi_1(i) & \phi_2(i) \end{bmatrix}$$

$$Z_j' = \begin{bmatrix} \phi_0(j) \\ \phi_1(j) \\ \phi_2(j) \end{bmatrix}$$

que por sua vez corresponde a:

$$\sigma_{Dij} = \sum_{k=0}^2 \sum_{l=0}^2 \phi_k(i) \phi_l(j) t_{G_{dkl}}$$

em que  $t_{G_{dkl}}$  corresponde ao elemento  $kl$  da matriz de (co)variância dos coeficientes de regressão aleatória atribuídos ao efeito genético aditivo direto ( $G_d$ ).

Para calcular a variância genética na idade  $i$  basta considerar  $j=i$ . É possível estimar simultaneamente variâncias e covariâncias para  $n$  idades. Para isso é necessário construir uma matriz  $Z_n$  com  $n$  linhas, cada qual contendo polinômios de Legendre em função de cada uma das  $n$  idades. Efetuando-se a expressão

$$V = Z_n G_d Z_n'$$

o resultado será uma matriz  $V$  simétrica  $n \times n$  com valores de variância para cada uma das idades nos  $n$  elementos da diagonal principal e valores de covariância para todas as demais  $(n(n-1))/2$  possíveis combinações de idade. Com esta matriz  $V$  é possível a representação gráfica em três dimensões de toda a estrutura de covariância no intervalo de idades considerado, ou a representação gráfica dos valores de variância genética aditiva em função da idade (utilizando os valores da diagonal). O mesmo procedimento pode ser empregado para estruturar as covariâncias genética aditiva materna e de

ambiente permanente, bastando substituir  $G_d$  por  $G_m$  e  $P$ , respectivamente.

Na comparação das estruturas de variância genética aditiva e materna estimadas nas duas regiões, é necessário investigar a presença de heterogeneidade de variâncias, que indicaria presença de interação entre genótipo x região. A seguinte função é utilizada:

$$\frac{\sigma_{DiCO}^2}{\sigma_{DiSE}^2} = \frac{Z_i G_{dCO} Z_i'}{Z_i G_{dSE} Z_i'}$$

em que  $G_{dSE}$  e  $G_{dCO}$  são as matrizes  $G_d$  atribuídas às regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO), respectivamente;  $\sigma_{DiSE}^2$  e  $\sigma_{DiCO}^2$  são as variâncias genéticas aditivas diretas na idade  $i$  estimadas nas regiões Sudeste e Centro-Oeste, respectivamente. Se não existe heterogeneidade de variâncias entre regiões, o valor desta função será 1. Quanto maior a diferença entre 1 e o valor da função, maior a magnitude da heterogeneidade de variância genética aditiva e, conseqüentemente, maior a magnitude da interação genótipo x região. Este estudo foi realizado para todo o intervalo de idades considerado. A mesma função foi utilizada para investigar heterogeneidade de variância do efeito genético aditivo materno, substituindo-se a matriz de covariância do coeficientes de regressão aleatórios do efeito genético aditivo direto pela matriz de covariância dos coeficientes de regressão aleatórios do efeito genético aditivo materno.

### 3.6 Herdabilidades

As herdabilidades direta e materna do peso dos animais podem ser estimadas para qualquer idade do intervalo considerado na análise com base nas funções de covariância. A herdabilidade direta representa a fração da variância fenotípica explicada pela variância do valor genético aditivo direto dos animais avaliados. A herdabilidade direta para a idade  $i$  foi estimada como:

$$h_{di}^2 = \frac{Z_i G_d Z_i'}{Z_i G_d Z_i' + Z_i G_m Z_i' + Z_i G_{dm} Z_i' + Z_i P Z_i' + \sigma_e^2}$$

sendo  $Z_i = \begin{bmatrix} \phi_0(i) & \phi_1(i) & \phi_2(i) \end{bmatrix}$

A herdabilidade materna é a proporção da variância fenotípica causada pela variância genética aditiva materna dos animais avaliados. A herdabilidade materna para a idade  $i$  foi estimada como:

$$h_{mi}^2 = \frac{Z_i G_m Z_i'}{Z_i G_d Z_i' + Z_i G_m Z_i' + Z_i G_{dm} Z_i' + Z_i P Z_i' + \sigma_e^2}$$

sendo  $Z_i = \begin{vmatrix} \phi_0(i) & \phi_1(i) & \phi_2(i) \end{vmatrix}$

### 3.7 Correlações

O estudo das correlações mede a magnitude da associação linear entre duas variáveis, com possíveis valores entre  $-1$  e  $1$ . Valores positivos ou negativos indicam se as variáveis estudadas são diretamente ou inversamente relacionadas. Quanto mais distante de  $0$  for o valor da correlação, mais as variáveis estudadas são relacionadas (diretamente ou inversamente). Com covariâncias estruturadas, pode-se estimar a correlação genética aditiva entre quaisquer combinações de idades dentro do intervalo considerado na análise.

A correlação genética aditiva direta entre as idades  $i$  e  $j$ , representada por  $r_{Dij}$ , foi estimada da seguinte maneira:

$$r_{Dij} = \frac{\sigma_{DiDj}}{\sqrt{\sigma_{Di}^2} \sqrt{\sigma_{Dj}^2}} = \frac{Z_i G_d Z_j'}{\sqrt{Z_i G_d Z_i'} \sqrt{Z_j G_d Z_j'}}$$

em que

$$Z_i = \begin{vmatrix} \phi_0(i) & \phi_1(i) & \phi_2(i) \end{vmatrix}$$

$$Z_j = \begin{vmatrix} \phi_0(j) \\ \phi_1(j) \\ \phi_2(j) \end{vmatrix}$$

De maneira semelhante, foi possível estimar a correlação dos efeitos genético aditivo materno e permanente de ambiente para qualquer combinação de idades  $i$  e  $j$  utilizando, no lugar de  $G_d$ , as matrizes  $G_m$  e  $P$ , respectivamente.

A exemplo do procedimento descrito no estudo da estrutura de covariância das variáveis aleatórias, pode-se realizar o estudo simultâneo de correlações de  $n$  idades. Desta maneira, obtém-se uma matriz  $C$  de dimensão  $n \times n$  com

valores de correlação em cada combinação possível de idades. A partir desta matriz, obteve-se a representação gráfica em três dimensões da estrutura de correlação de cada variável aleatória.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Efeitos fixos

Efeitos fixos em função da idade de uma amostra arbitrária de seis grupos contemporâneos considerados na análise dos dados referentes a todos os animais (T) estão representados na fig. 2. Os efeitos fixos variam com a idade, o que torna adequado considerá-los como funções da idade, e não como efeitos constantes ao longo do tempo (Sakaguti, 2000). Adicionalmente, as curvas que representam os efeitos de diferentes grupos contemporâneos apresentam formas variadas, o que indica que é apropriado estimar para cada grupo contemporâneo um conjunto de coeficientes de regressão, partindo da pressuposição de que pode existir interação entre níveis de efeito fixo e forma da trajetória de crescimento. Albuquerque e Meyer (2001), ao avaliarem trajetórias de crescimento de bovinos de corte da raça Nelore do nascimento aos 630 dias de idade, atribuíram a cada grupo contemporâneo um efeito fixo simples, que é somado à curva que modela a trajetória média de crescimento da população, definida por um conjunto único de coeficientes de regressão. Esta estratégia de estimar os efeitos fixos em função da idade considera que as trajetórias de crescimento fixas atribuídas a diferentes grupos contemporâneos podem apresentar diferentes alturas no gráfico, mas não diferentes inclinações ou diferentes curvaturas na trajetória de crescimento.

### 4.2 Componentes de (co)variância

Os componentes de (co)variância atribuídos aos coeficientes de regressões que estruturam cada efeito aleatório, estimados com critério de convergência definido por quadrado médio das diferença entre soluções consecutivas menores que  $1 \times 10^{-11}$ , são apresentados na tab. 2. Como observado por Albuquerque e Meyer (2001), o coeficiente de regressão aleatória relativo ao intercepto é o que apresenta maior variância em todos os efeitos aleatórios estruturados. As autoras ainda relatam que as correlações entre os coeficientes de regressão relativos ao intercepto e

ao efeito linear foram positivas para todos os efeitos aleatórios, com valores moderados a altos. No presente estudo, as correlações entre estes dois coeficientes de regressão nos diferentes efeitos aleatórios foram sempre positivas, mas altos valores só foram estimados para o efeito de ambiente permanente (acima de 0,996). Nos demais efeitos as correlações entre os coeficientes de regressão de intercepto e coeficientes lineares foram positivas, e com valores pequenos ou próximos a 0 (0,0837 a 0,2609). Já as correlações entre interceptos e coeficientes quadráticos foram sempre negativas

e, conforme relatado por Albuquerque e Meyer (2001), são valores que variam de próximos a zero a próximos da unidade. A tendência citada pelas autoras de obtenção de estimativas de correlações entre estes coeficientes mais negativas para o efeito genético aditivo materno em relação ao efeito genético aditivo direto se confirmam nas três análises realizadas no presente estudo. As correlações entre os coeficientes de regressão lineares e quadráticos foram positivas, exceto para o efeito permanente de ambiente.

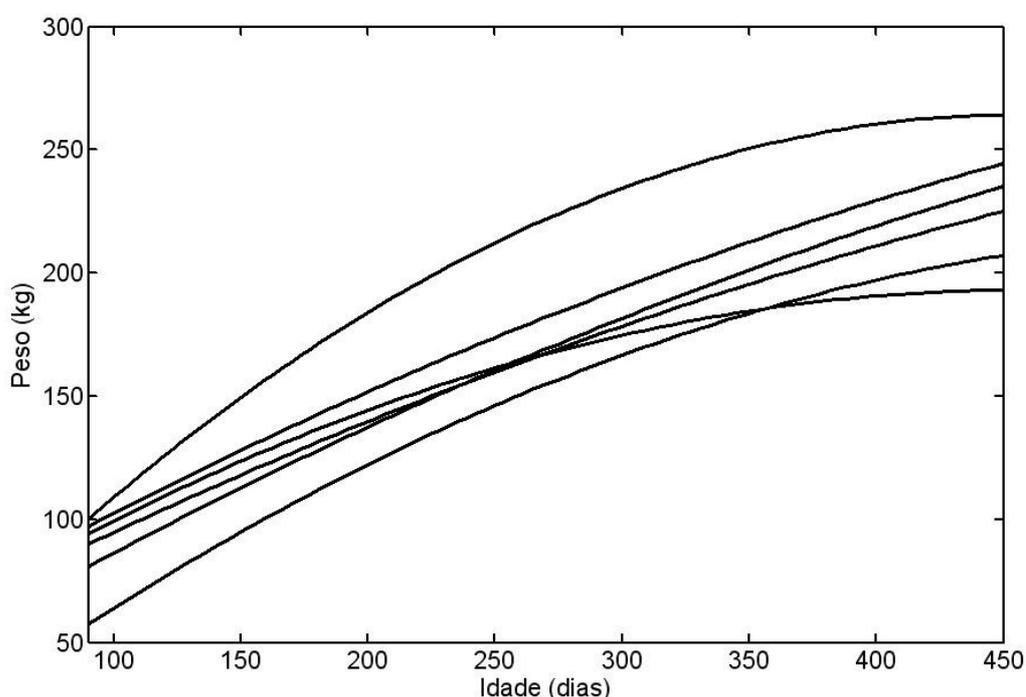


Figura 2 – Efeito fixo em função de idade (dias) atribuído à amostra de 6 grupos contemporâneos considerados na análise dos dados referentes a ambas as regiões (T).

Os autovalores atribuídos às matrizes de covariância dos coeficientes de regressão dos efeitos aleatórios estão apresentados na tab. 2. A existência de pelo menos um autovalor muito pequeno em cada efeito aleatório (menor que 0,29% em relação ao maior autovalor) indica que a equação quadrática proporcionou ajuste suficiente de todos os efeitos nas três análises (Nobre et al., 2003b).

#### 4.3 Variância dos efeitos aleatórios

As variâncias estimadas dos efeitos aleatórios em função da idade estão representadas na fig. 3.

Todos os efeitos aleatórios apresentam heterogeneidade de variância ao longo do intervalo de idade considerado, com comportamento semelhante para SE, CO e T. A variância atribuída ao efeito genético aditivo foi a que apresentou menor heterogeneidade. Nas análises relativas a T e SE, a variância genética aditiva direta apresentou leve queda no início do intervalo, e voltou a crescer, aproximadamente, a partir dos 200 dias de idade. Esta depressão na estrutura de variância não foi observada no estudo dos demais autores nesta idade. Uma possível explicação para este comportamento da variância é que este modelo de avaliação pode

apresentar artefatos (problemas intrínsecos do modelo de regressão aleatória) nas estimativas de variância nos extremos do intervalo de idade considerado (Arango et al., 2004; Gilmour, 2006), o que pode estar causando superestimativa de variância no extremo inicial. A variância genética aditiva direta atribuída a T apresenta, ao final do intervalo, crescimento menos acelerado do que o apresentado na análise de SE e CO. Porém, nas três análises, a variância

do efeito apresenta clara tendência de crescimento ao final do intervalo, o que corresponde aos resultados obtidos por Albuquerque e Meyer (2001), Nobre et al., (2003b), ao avaliarem trajetória de crescimento de bovinos da raça Nelore do nascimento aos 683 dias, e Legarra et al., (2004), ao avaliarem trajetória de crescimento de bovinos de corte da raça Gelbvieh.

Tabela 2 – Componentes de (co)variância (diagonal e acima da diagonal), correlações (abaixo da diagonal) atribuídos aos coeficientes de regressão do intercepto ( $b_0$ ), linear ( $b_1$ ) e quadrático ( $b_2$ ), variâncias residuais e autovalores das matrizes de covariância dos efeitos genético aditivo direto, genético aditivo materno e do efeito permanente de ambiente, estimados para todos os dados (T), para dados coletados na região Sudeste (SE) e na região Centro-Oeste (CO)

T									
	Genético Aditivo Direto			Genético Aditivo Materno			Permanente de Ambiente		
	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$
$b_0$	204.2	6.154	-1.661	157.6	5.572	-58.85	409.1	172.5	-0.4535
$b_1$	0.1230	12.26	0.5084	0.1307	11.53	5.318	0.9966	73.24	-0.1838
$b_2$	-0.5506	0.6880	0.0445	-0.8970	0.2996	27.32	-0.4730	-0.4531	0.0022
Autovalores	204.41	120.890	0.0052	180.31	15.817	0.32218	481.91	0.4280	0.0016
Residual	215.6								
SE									
	Genético Aditivo Direto			Genético Aditivo Materno			Permanente de Ambiente		
	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$
$b_0$	216.6	10.54	-1.884	155.8	8.104	-63.61	457.2	184.7	-1.338
$b_1$	0.1656	18.68	1.124	0.1713	14.36	3.747	0.9963	75.2	-0.5279
$b_2$	-0.3938	0.7999	0.1056	-0.9254	0.1796	30.32	-0.8212	-0.7989	0.0058
Autovalores	217.18	18.203	0.0078	182.62	17.325	0.5338	531.9	0.50293	0.0016
Residual	231.8								
CO									
	Genético Aditivo Direto			Genético Aditivo Materno			Permanente de Ambiente		
	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_0$	$b_1$	$b_2$
$b_0$	220.2	13.82	-1.645	126.3	3.262	-43.81	323.2	136.8	-0.2227
$b_1$	0.2609	12.75	0.2902	0.0837	12.03	8.097	0.9967	58.31	-0.0887
$b_2$	-0.6198	0.4544	0.0319	-0.8159	0.4885	22.84	-0.2865	-0.2688	0.0018
Autovalores	221.13	11.847	0.0066	142.36	18.516	0.2943	381.17	0.3452	0.0016
Residual	188.1								

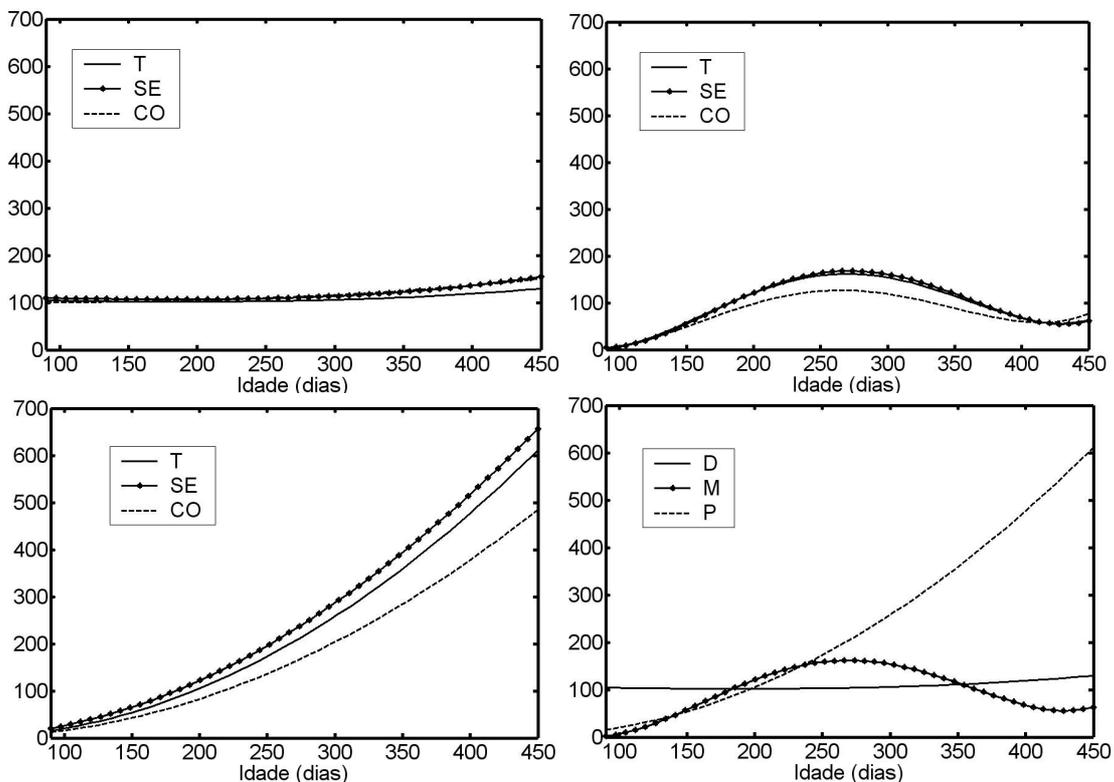


Figura 3 – Variâncias ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto, genético aditivo materno e permanente de ambiente (superior esquerdo, superior direito e inferior esquerdo, respectivamente) em função da idade estimadas para ambas as regiões (T) e para as regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO); e variâncias dos efeitos genético aditivo direto (D), genético aditivo materno (M) e permanente de ambiente (P) para ambas as regiões (T) (inferior direito).

A variância estimada para o efeito genético aditivo materno foi muito baixa aos 90 dias de idade e, logo em seguida, apresenta forte crescimento até o intervalo de 200 a 250 dias, quando o crescimento diminui intensidade até atingir o pico, aproximadamente, aos 250 dias. Após esta idade a variância do efeito genético aditivo materno apresenta pronunciada queda. O crescimento dos valores de variância do efeito genético aditivo materno relativos a CO não apresenta a mesma intensidade do crescimento observado na análise de T e SE. A maior diferença entre as variâncias é observada justamente quando seus valores atingem o máximo, decrescendo posteriormente. O efeito genético aditivo materno apresenta, nas três análises realizadas, pequeno aumento da variância sem nenhuma explicação biológica

após aproximadamente 400 dias de idade, provavelmente causado por artefatos do modelo de regressões aleatórias. A estimativa da variância no início do intervalo (logo após 90 dias de idade) é próxima de zero, o que parece não condizer com a realidade do efeito nesta idade. O comportamento da variância do efeito genético aditivo materno foi semelhante ao observado por Albuquerque e Meyer (2001), inclusive no que diz respeito ao pequeno crescimento da variância no final do intervalo. Porém, os valores máximos da variância, observados pelas autoras, foram atingidos aproximadamente aos 200 dias de idade. Nobre et al. (2003b) e Legarra et al. (2004), ao modelarem a variância do efeito genético aditivo materno não observaram decréscimo significativo após o período de desmama. Os

valores de variância obtidos no presente estudo foram maiores do que os apresentados por Albuquerque e Meyer (2001) e Nobre et al., (2003b). Uma possível explicação para isto é o fato de que no presente estudo não foi considerado o efeito de ambiente permanente materno, que pode ter se confundido, em parte, com o efeito genético aditivo materno. Segundo Meyer (1992), há evidências de que grande parte da variância do efeito materno é considerada pela inclusão de apenas um efeito materno. Partição entre efeitos genéticos maternos e permanentes de ambiente materno em dados de campo apresenta dificuldades, mesmo em análises simples univariadas.

A variância do efeito permanente de ambiente foi baixa aos 90 dias de idade, mas posteriormente apresentou crescimento contínuo e acelerado até os 450 dias de idade. Este padrão foi comum para todas as três análises, mas com crescimento pouco menor para CO. Aumento constante da variância do efeito permanente de ambiente também foi relatado por Albuquerque e Meyer (2001), Nobre et al. (2003b) em bovinos Nelore e Sakaguti (2000) na avaliação da trajetória de crescimento de bovinos Tabapuã, além de Cue et al. (2006) na avaliação da trajetória de crescimento de novilhas de leite em Quebec, Canadá. Este comportamento, ao longo do intervalo de idade, ocorre provavelmente em razão do caráter cumulativo deste efeito (Schaffer, 2001), o que causa intensa heterogeneidade de variância, e demonstra que a avaliação por meio de regressões aleatórias modela o efeito de ambiente permanente de modo mais adequado do que o modelo de repetibilidade, que considera a variância deste efeito constante para todas as idades.

Os efeitos aleatórios estruturados e estimados com base em T são apresentados na fig. 3. Em idades próximas aos 90 dias, o efeito genético aditivo direto apresenta maior variância em relação aos demais efeitos. Entre aproximadamente 180 e 350 dias de idade a variância do efeito genético aditivo materno foi maior do que a do efeito genético aditivo direto. O forte crescimento apresentado pela variância do efeito permanente de ambiente faz com que, à medida que o animal fique mais velho, maior proporção da variância fenotípica seja explicada por este efeito, como observado por Sakaguti (2000), Nobre et al. (2003b), e Cue et al. (2006).

#### 4.4 Covariância dos efeitos aleatórios

As estruturas de covariância estimadas para cada efeito aleatório e a covariância fenotípica estimadas para todos os dados (T) estão representadas na fig. 4. As estruturas atribuídas aos efeitos aleatórios estimados para SE e CO (fig. 5 e 6) demonstraram o mesmo padrão de comportamento em função da combinação de idades apresentado pelas estruturas estimadas para T. Os planos que representam as covariâncias dos efeitos genéticos aditivos diretos para T e SE mostram leve depressão na covariância dos 90 aos 200 dias. Após esta faixa de idade, as covariâncias estimadas nas três análises apresentam inclinação em direção ao aumento de idade nos eixos x e y, padrão observado também por Sakaguti (2000) em bovinos de corte Tabapuã e por Arango et al. (2004), na avaliação da trajetória de crescimento de matrizes de diferentes raças e cruzamentos de corte. O plano que representa a estrutura de covariância do efeito permanente de ambiente também apresenta inclinação em direção ao aumento de idade nos eixos x e y, porém de modo mais intenso do que a observada no efeito genético aditivo direto. O plano que representa a covariância fenotípica também mostra crescentes valores em direção ao aumento da idade. Após os 250 dias de idade a inclinação se torna menos intensa em razão da diminuição dos valores de covariância do efeito genético aditivo materno, mas a inclinação volta a se tornar mais intensa após, aproximadamente, 350 dias de idade, impulsionada principalmente pelo crescimento acelerado dos valores de covariância do efeito permanente de ambiente. A crista observada na diagonal do plano é atribuída à variância do resíduo, que não foi estruturada no modelo, sendo por este motivo constante para todas as idades do intervalo e apresentando covariância nula para medidas em diferentes idades. A variância fenotípica para CO é menor do que a estimada para SE, em razão dos menores valores de variância do efeito genético aditivo materno, ambiente permanente e residual.

#### 4.5 Razão entre variâncias de diferentes regiões

Parte dos efeitos da interação entre genótipo e ambiente ocorre em razão da heterogeneidade de variância genética em diferentes ambientes, o que causa queda da eficiência, por exemplo, na

predição do desempenho de filhos de reprodutores em ambientes diferentes daqueles em que estes reprodutores foram avaliados. A razão entre as variâncias do efeito genético aditivo direto de CO e de SE em função da idade, apresentadas na fig. 7, mostra valores próximos de 1 em todo o intervalo de idade, o que indica inexpressiva heterogeneidade de variâncias entre as duas regiões para este efeito. Portanto, não ocorre prejuízos na predição de desempenho e na comparação de reprodutores com informações em diferentes regiões. Por sua vez, o efeito genético aditivo materno mostra maior heterogeneidade de variância entre regiões. No intervalo de idades em que a variância do efeito

genético materno tem os maiores valores, a variância estimada para CO corresponde a menos de 80% da variância deste efeito para SE. No intervalo de maior heterogeneidade (entre 300 e 350 dias), a razão entre variâncias atinge o valor 0,736. Desta maneira, a comparação entre efeitos genéticos aditivos maternos preditos para animais avaliados em diferentes regiões estaria comprometida. Nos dois extremos de idade há inversão brusca da proporção, mas a susceptibilidade da estrutura de variância estimada a artefatos nas idades próximas a 90 e 450 dias leva à forte suspeita de que esta inversão de proporções não corresponde à realidade.

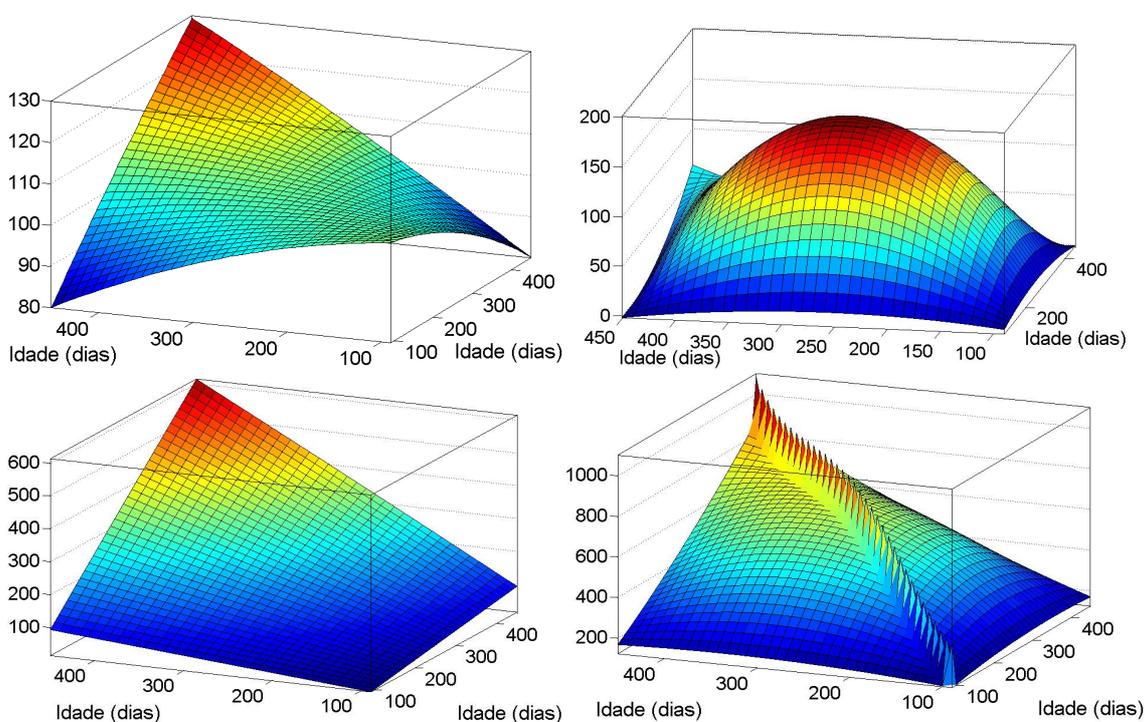


Figura 4 – Estruturas de covariância (kg<sup>2</sup>) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para ambas as regiões (T).

#### 4.6 Correlação genética aditiva direta-materna

A correlação entre os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos (fig. 7) apresentou valores menores que -0,40 aos 90 dias de idade. Porém, com o aumento da idade, a correlação se torna menos negativa e atinge os maiores valores entre

aproximadamente 150 e 300 dias de idade. Em T e SE, a correlação foi positiva nesta faixa de idade, mas os valores não ultrapassaram 0,05. Logo após a faixa de idade mencionada, os valores da correlação sofrem queda e se tornam negativos. Em CO, a correlação entre os efeitos genético aditivo direto e materno tiveram comportamento semelhante, mas com valores

negativos em todo o intervalo de idade. Padrão idêntico de modificação da correlação em função da idade foi relatado por Nobre et al. (2003b), mas os valores estimados por estes autores foram bem mais negativos do que os observados no presente estudo. Segundo os autores, a modificação da correlação em direção a valores mais negativos, à medida que o animal fica mais velho, tem pouca importância em razão da queda dos valores de variância do efeito genético

aditivo materno. Eler et al. (1995), ao avaliarem características ponderais de bovinos da raça Nelore por meio de modelos multi-características que consideraram a covariância entre os efeitos genético aditivo direto e materno, obtiveram correlações entre os efeitos genéticos direto e materno negativas ao nascimento e próximas de zero à desmama e com um ano de idade, que foram similares aos observados no presente estudo.

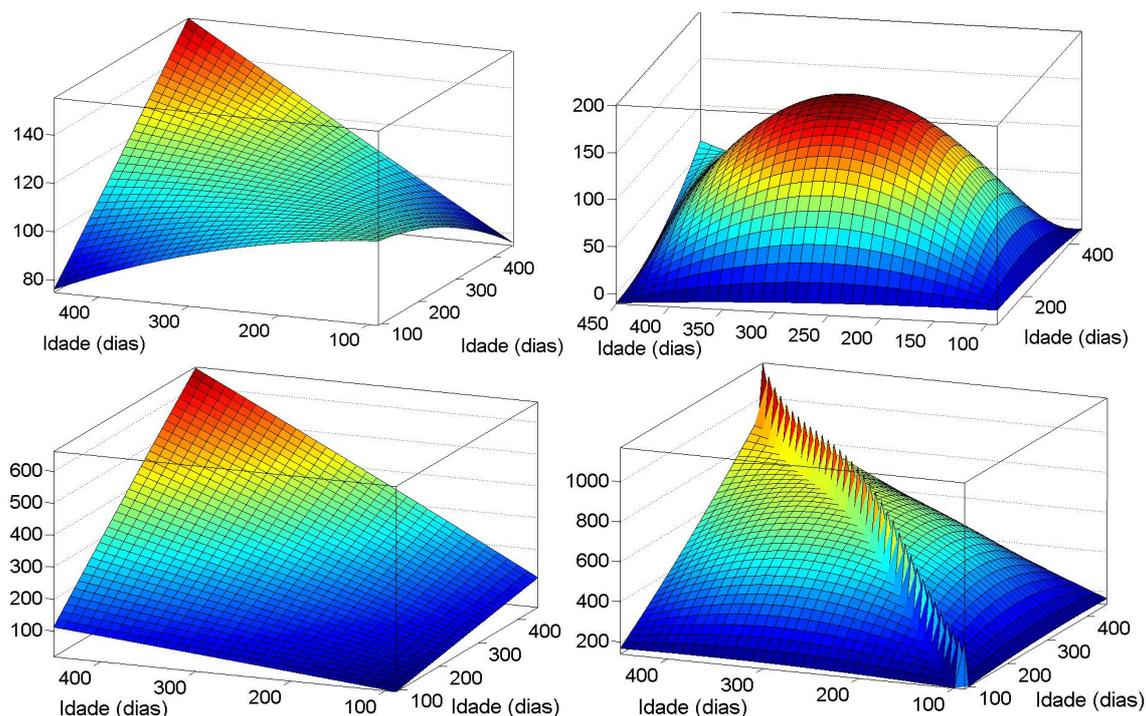


Figura 5 – Estruturas de covariância ( $\text{kg}^2$ ) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para a região Sudeste (SE).

#### 4.7 Herdabilidades

Os maiores valores de herdabilidade direta (fig. 7) foram estimados aos 90 dias de idade (entre 0,30 e 0,33), e sofrem, em seguida, queda até se estabilizarem após os 250 dias de idade, próximos a 0,12 para T e SE e 0,16 para CO. Maiores valores de herdabilidades eram esperados para a região Centro-Oeste, uma vez que as variâncias residuais, de ambiente permanente e genética aditiva materna para esta região são menores do que as de T e SE,

enquanto a variância genética aditiva direta mostrou-se bem próxima às estimadas em T e SE. Albuquerque e Meyer (2001) também obtiveram maiores estimativas de herdabilidade para as menores idades (0,32) com queda para 0,14 em idades posteriores. Comportamento semelhante da herdabilidade foi observado por Cue et al. (2006). Os valores de herdabilidade após a estabilização foram coerentes com os relatados por Eler et al. (1995), Albuquerque e Meyer (2001), Nobre et al. (2003b) e Cue et al. (2006), que observaram valores abaixo de 0,20.

Albuquerque e Meyer (2001) e Nobre et al. (2003b) observaram aumento significativo nos valores de herdabilidade na metade final do intervalo de idade. As herdabilidades estimadas no presente estudo não apresentaram este aumento, talvez pelo fato de que os estudos dos referidos autores consideraram idades maiores e neste período há aumento da variância genética aditiva direta e queda dos valores de variância genética aditiva materna.

As herdabilidades maternas estimadas (fig. 7) foram menores nos extremos e maiores durante a fase que coincide com os maiores valores de variâncias genéticas aditivas maternas, superando as herdabilidades diretas neste período. Os valores de herdabilidade materna estimados nas três análises são idênticos para todo o intervalo de idades considerado,

destacando-se os resultados obtidos para CO, em que a menor variância do efeito genético aditivo materno parece ter sido compensada pelos menores valores de variância residual e do efeito permanente de ambiente. Comportamentos semelhantes foram observados por Albuquerque e Meyer (2001) e Nobre et al., (2003b). As últimas autoras salientaram que a herdabilidade direta tende a ser menor nas idades em que a herdabilidade materna apresenta maiores valores. Desta forma, a seleção com base na habilidade materna poderia resultar em maiores ganhos no desempenho nesta faixa de idade do que os ganhos estimados para a seleção de animais com maiores valores genéticos aditivos diretos. Esta estratégia de seleção, porém, poderia resultar em matrizes que produzem mais leite e, conseqüentemente, apresentam maior demanda nutricional.

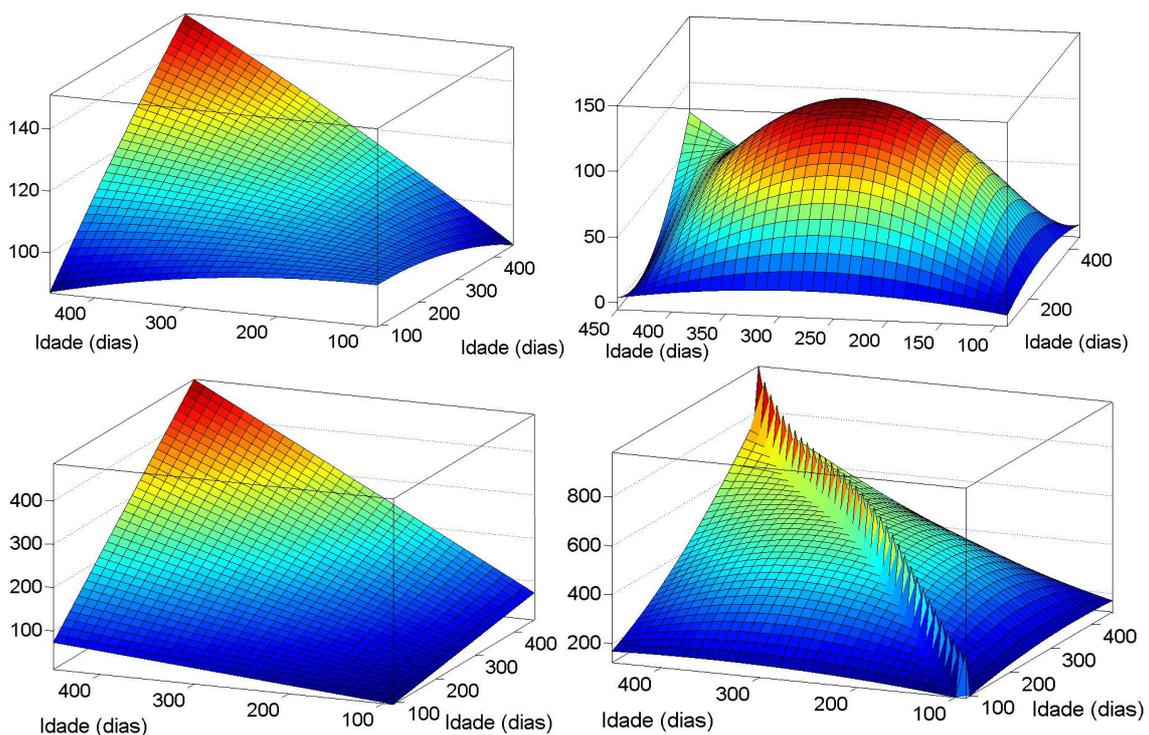


Figura 6 – Estruturas de covariância (kg<sup>2</sup>) dos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo) genético aditivo materno (superior direito), permanente de ambiente (inferior esquerdo) e fenotípica (inferior direito) estimadas para a região Centro-Oeste (CO).

#### 4.8 Correlações dos efeitos aleatórios

As estruturas de correlação em função da combinação de idades estimadas para cada efeito aleatório de T são apresentadas na fig. 8. A exemplo das estruturas de covariância, as correlações estimadas para SE e CO (fig. 9 e 10) mostram o mesmo comportamento das estimadas para T. As correlações genéticas aditivas diretas apresentam-se em um plano dominado por altos valores, à exceção das correlações estimadas entre os extremos das idades estudadas. Quanto maior o intervalo entre dois pontos, menor é a correlação estimada, porém sempre maior que 0,69. Resultados semelhantes foram observados por Sakaguti (2000) que estimou, por meio de modelo multicaracterística, correlações genéticas aditivas diretas sempre maiores que 0,8 entre idades após o nascimento, e valores equivalentes

à unidade quando o intervalo entre idades era menor que três meses.

As correlações atribuídas aos efeitos genéticos aditivos maternos apresentam-se em um plano com altos valores, à exceção das correlações entre as idades nos extremos do intervalo e as demais idades, que apresentam depressão nos valores estimados. Esta deformação do padrão de correlação pode ser causada por artefatos do modelo ao estimar a estrutura de correlação nos extremos. Albuquerque e Meyer (2001) citam como prováveis fontes de artefatos na estimativa da estrutura de correlação a pequena quantidade de dados nas idades extremas e a hiperparametrização do modelo. Porém, estas causas não podem ser utilizadas para explicar artefatos do modelo utilizado no presente estudo.

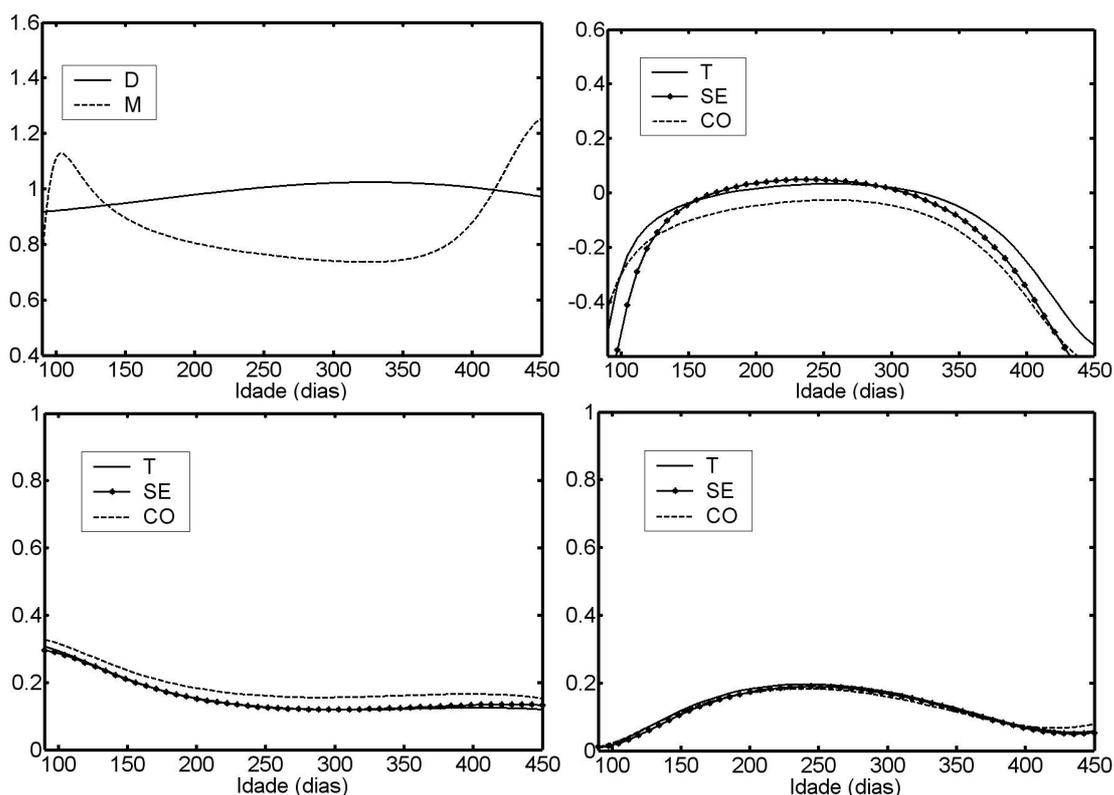


Figura 7 – Razão entre variâncias da região Centro-Oeste (CO) e Sudeste (SE) nos efeitos genético aditivo direto (D) e genético aditivo materno (M) (superior esquerdo), correlação entre efeitos genético aditivo direto e materno (superior direito), herdabilidades direta (inferior esquerdo) e materna (inferior direito) em função da idade do animal estimadas para ambas as regiões (T) e para as regiões Sudeste (SE) e Centro-Oeste (CO).

A estrutura de correlação estimada para o efeito permanente de ambiente apresenta valores próximos à unidade para qualquer combinação de pontos. Para um mesmo intervalo entre pontos, a correlação se torna maior quando estes pontos se encontram mais próximos do final do intervalo, o que pode ser explicado pelo caráter cumulativo deste efeito.

#### 4.9 Implicações

O presente estudo utiliza, de maneira eficiente, informações de pesos de animais Nelore dos 90 aos 450 dias de idade, sem formação de classes, para descrever de forma contínua a estrutura de covariância genética aditiva direta e materna em função da idade, mediante a utilização de poucos parâmetros.

Além de estimar variâncias e covariâncias para qualquer idade ou combinação de idades, os planos que representam as estruturas de

covariância permitem visualizar o impacto de cada efeito aleatório sobre a variância fenotípica de bovinos Nelore em qualquer idade no intervalo considerado, bem como estimar a resposta correlacionada em qualquer idade, em decorrência da utilização de valor genético aditivo direto estimado para determinada idade como critério de seleção.

A heterogeneidade de variância genética aditiva materna observada entre regiões no intervalo de aproximadamente 150 a 400 dias de idade indica queda de eficiência para predição do desempenho materno em uma região das filhas de touros que forem avaliados na outra região. Com base nos resultados apresentados, é mais segura a utilização de reprodutores Nelore avaliados na mesma região em que suas filhas serão utilizadas como matrizes, caso o valor genético aditivo materno seja utilizado como critério de seleção

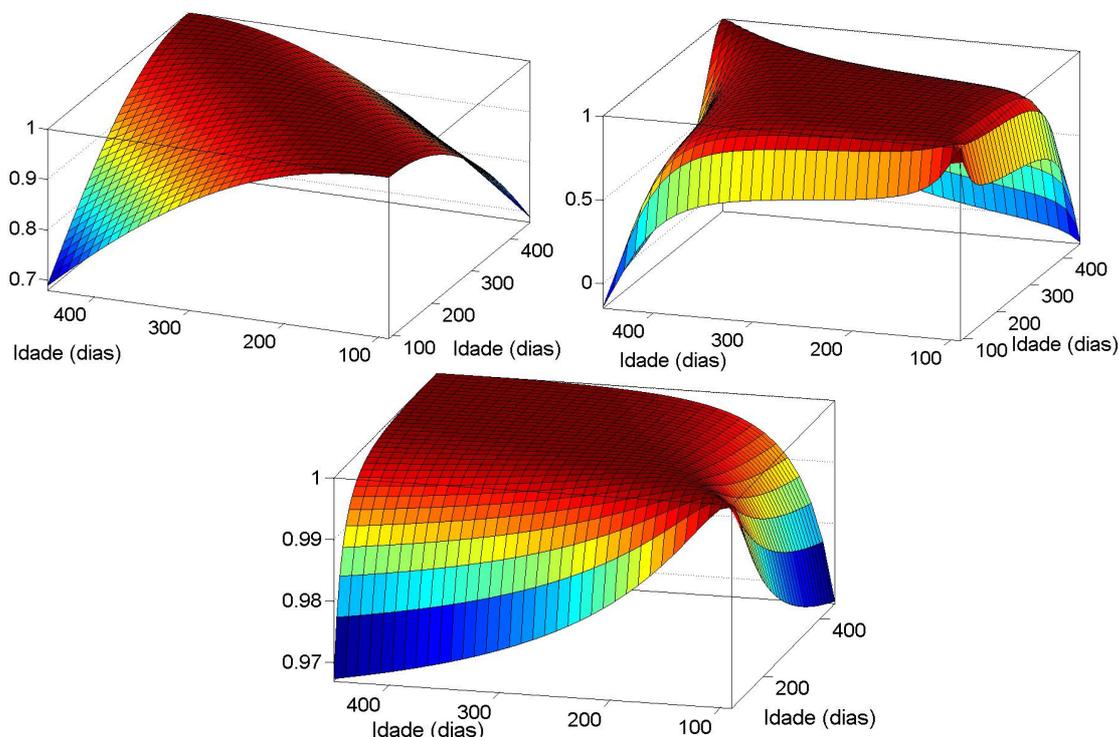


Figura 8 – Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para a ambas as regiões (T).

A inexpressiva heterogeneidade de variância genética aditiva direta não descarta completamente a possibilidade da existência de interação genótipo x ambiente, pois é possível mesmo com homogeneidade de variância haver alterações na ordem de classificação de valores genéticos de reprodutores estimados em cada uma das duas regiões. Esta situação também diminuiria a eficiência da comparação de valores genéticos de reprodutores avaliados em diferentes regiões, comprometendo o ganho genético predito para a população de bovinos

Nelore. Não foram observados na literatura estudos que avaliam a presença de interação genótipo x ambiente em características com variâncias estruturadas.

A herdabilidade direta estimada para a região Centro-Oeste apresentou, em todo o intervalo de idade, valores maiores do que os da região Sudeste, o que se deveu à menor magnitude da variância dos efeitos de ambiente permanente, residual e genético aditivo materno e não à maior magnitude na variância genética aditiva.

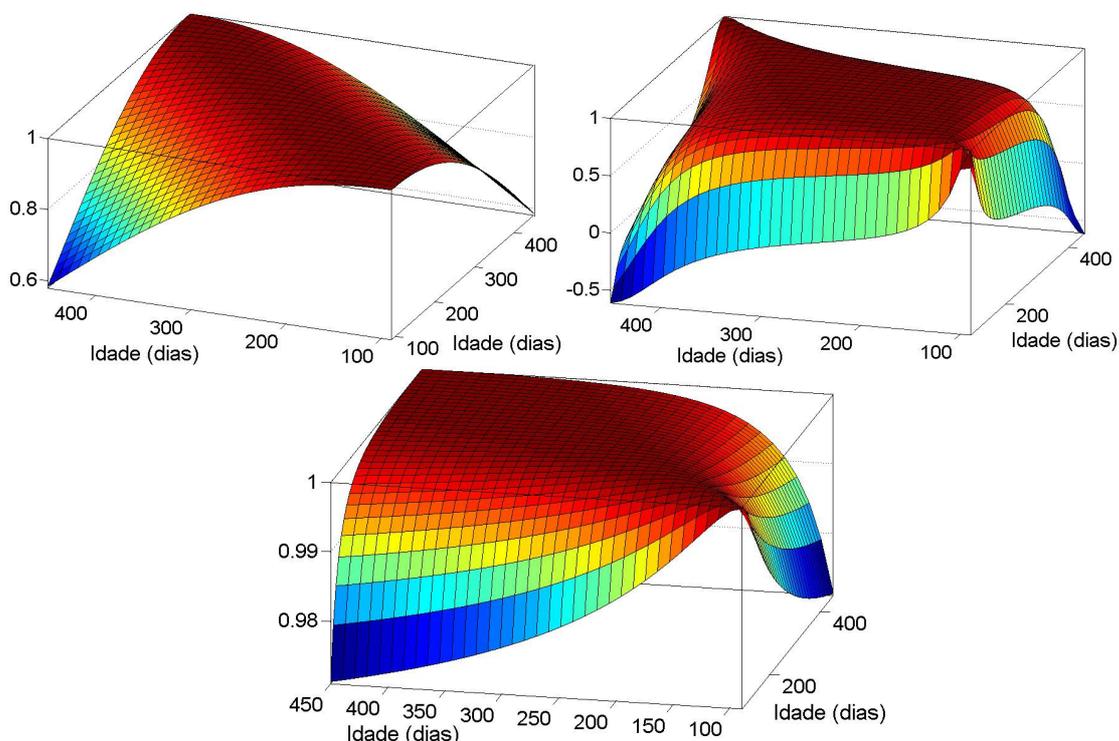


Figura 9 – Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para a região Sudeste (SE).

## 5. CONCLUSÕES

As trajetórias dos efeitos fixos em função da idade apresentam formas distintas (altura, inclinação e curvatura) para diferentes grupos contemporâneos, e sugerem a necessidade de estimar um conjunto de coeficientes de regressão específico para cada grupo contemporâneo.

A inexpressiva heterogeneidade de variância genética direta permite eficiente comparação de valores genéticos aditivos diretos de animais avaliados em cada uma das duas regiões.

Houve heterogeneidade de variância genética aditiva materna para peso entre 150 e 400 dias de idade nas duas regiões

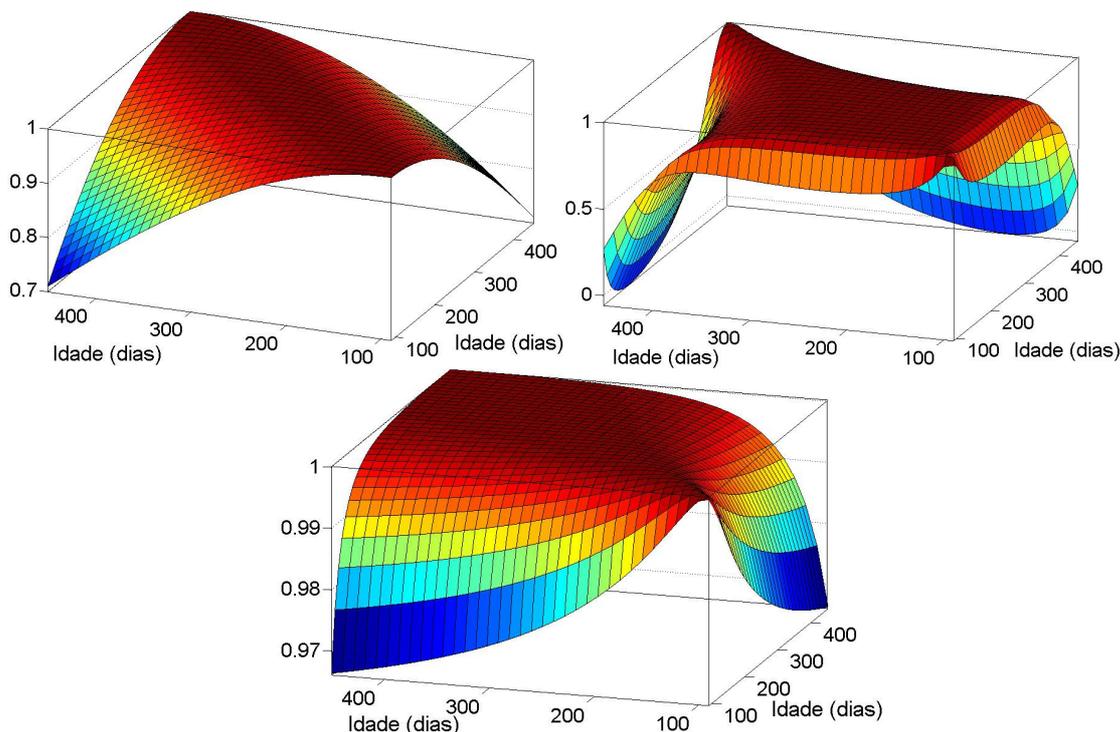


Figura 10 – Correlações atribuídas aos efeitos genético aditivo direto (superior esquerdo), genético aditivo materno (superior direito) e permanente de ambiente (inferior) para a região Centro-Oeste (CO).

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, L.G. Regressão aleatória: nova tecnologia pode melhorar a qualidade das avaliações genéticas. In: SIMPÓSIO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga. *Anais...* Pirassununga: SBMA, 2004. Disponível em: <http://www.sbmaonline.org.br/anais/v/palestras/palest11.pdf>. Acesso em: out. 2006.
- ALBUQUERQUE, L.G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *J. Anim. Sci.*, v.79, n.11, p.2776-2789, 2001.
- ALENCAR, M.M.; MASCIOLI, A.S.; FREITAS, A.R. Evidências de interação genótipo x ambiente sobre características de crescimento em bovinos de corte. *R. Bras. Zootec.*, v.34, n.2, p.489-495, 2005.
- ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Covariance functions and random regression models for cow weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, v.82, n.1, p.54-67, 2004.
- BERTRAND, J.K.; I. MISZTAL, I.; ROBBINS, K.R. et al. Implementation of random regression models for large scale evaluations for growth in beef cattle. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/3\\_415-567.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/3_415-567.pdf) Acesso em: out. 2006.
- BLAKE, R.W.; HOLMANN, F.J.; GUTIERREZ, J. et al. Comparative profitability

- of United States Holstein artificial insemination on sires in Mexico. *J. Dairy. Sci.*, v.71, n.5, p.1378, 1988.
- BOETTCHER, P.J.; FATEHI, J.; SHUTZ, M.M. Genotype × Environment Interactions in Conventional versus Pasture-Based Dairies in Canada. *J. Dairy. Sci.*, v.86, n.1, p.383–389, 2003.
- BUCHANAN, D.S.; NIELSEN, M.K. Sire by environment interactions in beef cattle field data. *J. Anim. Sci.*, v.48, n.2, p.307-312, 1979.
- CALUS, M.P.L.; GROEN, A.F.; de JONG, G. Genotype × Environment Interaction for Protein Yield in Dutch Dairy Cattle as Quantified by Different Models. *J. Dairy. Sci.*, v.85, n.11, p.3115–3123, 2002.
- CORRÊA, G.S.S.; SILVA, M.A.; DIONELLO, N.J.L. et al. Genotype by environment interaction for production traits of meat type quail during the Growing phase. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/10\\_766-1436.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/10_766-1436.pdf) Acesso em: out. 2006.
- COSTA, C.N.; BLAKE, R.W.; POLACK, E.J. et al. Genetic Analysis of Holstein Cattle Populations in Brazil and the United States. *J. Dairy. Sci.*, v.83, n.12, p.2963–2974, 2000.
- CUE, R.I.; WADE, K.M.; PIETERSMA, D. et al. Genetic variability of growth curves in Quebec dairy heifers. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/1\\_43-1820.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/1_43-1820.pdf)> Acesso em: out. 2006.
- ELER, J.P.; VAN VLECK, L.D.; FERRAZ, J.B.S. et al. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.*, v.73, n.11, p.3253-3258, 1995.
- FALCONER, D.S. *Introduction to Quantitative Genetics*. Essex: Longman Scientific & Technical, 1989. 438p.
- FARIA, F.J.C., GUIMARAES, S.E.F., MOURAO, G.B. et al. Polimorphism analisys of beta-lactoglobulin gene on Nelore cows and effects on weaning weight of the calves. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* v.52, n.3 p.261-265, 2000. Disponível em [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0102-09352000000300016&lng=en&nrm=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0102-09352000000300016&lng=en&nrm=iso) , acesso em: out. 2006.
- FRIDRICH, A.B.; SILVA, M.A.; FRIDRICH, D. et al. Interação genótipo × ambiente e estimativas de parâmetros genéticos de características ponderais de bovinos Tabapuã. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, v.57, n.5, p.663-672, 2005.
- GILMOUR, A.R. Statistical models for multidimensional (longitudinal/spatial) data. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/25\\_339-773.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/25_339-773.pdf) Acesso em: out. 2006.
- KIRKPATRICK, M.; HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *J. Math. Biol.*, v.27, n.4, p.429–450, 1989.
- KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of the Inheritance, Selection and Evolution of Growth Trajectories. *Genetics*, v.124, p.979-993, 1990.
- KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P. et al. Genotype by Environment Interaction in Nordic Dairy Cattle Studied Using Reaction Norms. *Acta Agric. Scand.*, Sect. A, Animal Sci. v.52, p.11-24, 2002.
- LEGARRA, A.; MISZTAL, I.; BERTRAND, J.K. Constructing covariance functions for random regression models for growth in Gelbvieh beef cattle. *J. Anim. Sci.*, v.82, n.4, p.1564-1571, 2004.

- MEYER, K. Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects. *Genet. Sel. Evol.*, v.24, p.487–509, 1992.
- MEYER, K. Scope for a random regression model in genetic evaluation of beef cattle for growth. *Livest. Prod. Sci.*, v.86, p.69–83, 2004.
- MISZTAL, I. *REMLF90 Manual*. 2001a Disponível em: <http://nce.ads.uga.edu/~ignacy/newprograms.htm> Acesso em: set. 2006.
- MISZTAL, I., 2001b, *RENUMF90 - renumbering program for the BLUPF90 family*, disponível em: <http://nce.ads.uga.edu/~ignacy/newprograms.htm> Acesso em: set. 2006.
- MULDER, H.A.; BIJMA, P. Effects of genotype x environment interaction on genetic gain in breeding programs. *J. Anim. Sci.*, v.83, n.1, p.49–61, 2005.
- NOBRE, P.R.C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S. et al. Genetic evaluation of growth in Nellore cattle by multiple-trait and random regression models. *J. Anim. Sci.*, v.81, n.4, p.927–932, 2003a.
- NOBRE, P.R.C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S. et al. Analyses of growth curves of Nellore cattle by multiple-trait and random regression models. *J. Anim. Sci.*, v.81, n.4, p.918–926, 2003b.
- OLSON, T.A.; EUCLIDES FILHO, K.; CUNDIFF, L.V. et al. Effects of breed group by location interaction on crossbred cattle in Nebraska and Florida. *J. Anim. Sci.*, v.69, n.1, p.104–114, 1991.
- ROBBINS, K.R.; MISZTAL, I. ; BERTRAND, J.K. A practical longitudinal model for evaluating growth in Gelbvieh cattle. *J. Anim. Sci.*, v.83, n.1, p.29–33, 2005.
- RIBEIRO, S.; ELER, J.P.; FORMIGONI, I.B. et al. Influence of genotype x environment interaction on weaning weight of nellore cattle. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/3\\_288-2011.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/3_288-2011.pdf) Acesso em: out. 2006.
- SAKAGUTI, E.S. *Funções de covariância e modelos de regressão aleatória na avaliação genética de crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã*. 2000. 81f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- SAS - Statistical Analysis System. Versão 6.12 para windows. Cary, NC: SAS Institute, 1997. 1290p.
- SCHAEFFER, L. R. 2001. Random regression. <http://www.aps.uoguelph.ca/~lrs/ANSC637/LRS14/> Acesso em: jan. 2001.
- STANTON, T.L.; BLAKE, R.W.; QUAAS, R.L. et al. Genotype by Environment interaction for Holstein Milk Yield in Colombia, Mexico and Puerto Rico. *J. Dairy Sci.*, v.74, n.5, p.1700–1714, 1991.
- STRANDBERG, E. Analysis of genotype by environment interaction using random regression models. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 8., 2006, Belo Horizonte. *Proceedings...* Belo Horizonte, 2006. Disponível em: [http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/25\\_756-1101.pdf](http://www.wcgalp8.org.br/wcgalp8/articles/paper/25_756-1101.pdf) Acesso em: out. 2006.