

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**

**Expressão da variância genética oculta e  
associação dos efeitos genéticos à desmama  
com crescimento pós-desmama de bovinos  
sob parasitismo**

**Adriane Rafaela Barbosa**

Belo Horizonte

2016

**Adriane Rafaela Barbosa**

**Expressão da variância genética oculta e  
associação dos efeitos genéticos à desmama  
com crescimento pós-desmama de bovinos  
sob parasitismo**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Zootecnia.

Área de concentração: Genética e Melhoramento Animal

Prof. Orientador: Dr. Fabio Luiz Buranelo Toral

Belo Horizonte

2016

## **FICHA CATALOGRÁFICA**

## **Folha de aprovação**

*“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê.”*

*Arthur Schopenhauer*

### *Dedicatória*

*Dedico este trabalho aos meus pais, Rozane e Agnaldo e às minhas irmãs, Ariane e Ariádne, pelo amor e apoio durante os estudos.*

## AGRADECIMENTOS

À Espiritualidade Superior por sempre confortar-me emocionalmente diante das dificuldades.

Aos meus pais, Rozane da Rocha Ferreira Barbosa e Agnaldo José Barbosa, por me proporcionarem uma ótima criação e apoio incondicional nos estudos.

Às minhas irmãs Ariane Raquel Barbosa e Ariádne Rozane Barbosa pelo incentivo, amizade e amor.

À minha tia Rosilene, por ter me acolhido em sua casa, por ter sido amiga e companheira de atividades.

Às minhas tias Rosângela e Rosiley pelos almoços de domingo e por sanarem um pouco a saudade de casa.

À toda minha família, tios, tias, primos, primas. À minhas avós Aurora e Maria, pelas orações e o incentivo de sempre.

Ao professor Fabio Luiz Buranelo Toral, que me aceitou como aluna de mestrado, depositando em mim a confiança necessária para conduzir este projeto. Pelos ensinamentos durante as aulas e os grupos de estudo sendo essencial para desenvolver em mim o senso crítico científico.

Ao professor Idalmo Garcia Pereira, pelos ensinamentos durante as aulas, pelas conversas no LADA.

Aos professores Paulo Sávio Lopes e Simone Eliza Facioni Guimarães, por terem despertado em mim a vontade de seguir no Melhoramento Animal e pela oportunidade de trabalhar na área.

Ao professor Romário Cerqueira Leite, por ceder o laboratório de parasitologia para realização das análises do material coletado e por tantas contribuições como membro da banca.

Ao professor Ricardo Nascimento Araujo, pelas contribuições neste trabalho e por fazer parte da banca examinadora.

À Dra. Érika Ramos de Alvarenga, pelas valiosas contribuições ao trabalho e por fazer parte da banca examinadora.

À Dra. e amiga Fernanda Santos Silva Raidan por ter sido minha “segunda orientadora”, pela paciência de sempre de ensinar, pelas opiniões importantes durante as análises do trabalho.

À Mestre e amiga Virgínia Mara Pereira Ribeiro por ter me orientado com gráficos no Ggplot, em disciplinas e ser meu GPS. Pela amizade incondicional.

À amiga e irmã adotada Larissa Kretli Winkelstroter, pelo apoio, companhia e conhecimentos sobre estatística e melhoramento compartilhados.

Aos colegas da pós-graduação em Zootecnia/Melhoramento Animal, do GEMA, do LADA, pelas conversas, opiniões, experiências e auxílio nas coletas de dados e análises, Glausen Moreira, Mariana Mamedes, Andresa Melo, Muller Marques, Juan Salvador, Luiza Abreu, Fernanda Merlo e Natália Lima.

Ao colega Tiago Luciano Passafaro, pelo auxílio nas análises, por sempre se mostrar disponível, mesmo à distância.

À colega de trabalho e apartamento Livia Loiola dos Santos, por ter me recebido em Belo Horizonte, pela paciência, treinamento para as análises laboratoriais e pela disponibilidade.

À todos os professores e funcionários da Escola de Veterinária da UFMG, do Departamento de Zootecnia e do colegiado de Pós-Graduação em Zootecnia.

Ao CNPq pelo auxílio financeiro para realização do projeto e pela concessão de bolsa de estudos.

Ao Senhor Eduardo Penteados Cardoso, por nos receber na sede da Fazenda Mundo Novo, pelas conversas sábias durante o jantar, e pelas experiências com Nelore repassadas.

Aos funcionários e colegas conquistados na Fazenda Mundo Novo, Daniel, Bia, Márcio, Edinho, Mateus, Major, Carlos, Sinval, Toer, Junior, Sr. Zé, Sr. Salvador, Patrícia, por tornar as visitas sempre agradáveis.

Ao amigo Leonardo Valentino Soares pela preciosidade dos poucos momentos juntos.

À amiga Grazielle Ferreira pela amizade de anos e pela consideração sempre fazer questão de estar presente.

À Lorenna pela maravilhosa convivência como amiga de apartamento.

Ao Marcos por toda compreensão e convívio.

Ao Sr. Zé Geraldo, Karine e Edinho, pelo incentivo de sempre!

À Darlene, Carol, Anna, Bruna, Lorena, Luana e Taiane pelo apoio nesses anos, que mesmo estando em Viçosa, não deixaram de me acompanhar.

Agradeço à todos pelas contribuições!

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	14
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
3. RESULTADOS .....	25
4. DISCUSSÃO.....	31
5. CONCLUSÕES.....	38
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	39

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Número de observações (N), médias ajustadas ( $\bar{X}$ ) e erros padrões (EP) para ganho médio diário de garrotes Nelore, nos grupos com baixas e altas cargas de carrapatos ou de nematódeos.....	25
Tabela 2. Estatísticas descritivas das distribuições a posteriori dos componentes de (co)variância para peso aos 205 dias de idade (P205) de bezerros Nelore, em análises com ganho médio diário (GMD) sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos.....	26
Tabela 3. Estatísticas descritivas das distribuições a posteriori dos componentes de variância para ganho médio diário de tourinhos Nelore, sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos.....	27
Tabela 4. Estatísticas descritivas das distribuições a posteriori das correlações entre os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos do peso aos 205 dias de idade (P205) com o efeito genético aditivo direto do ganho médio diário pós-desmama (GMD) e entre os fenótipos de P205 com os fenótipos de GMD de garrotes Nelore, sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos.....	30

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribuições do peso aos 205 dias (P205) de bezerros, machos e fêmeas, e do ganho médio diário pós-desmama (GMD) de garrotes Nelore.....	17
Figura 2. Distribuições das médias das contagens de carrapatos e de nematódeos de garrotes Nelore.....	19
Figura 3. Distribuições das contagens de carrapatos e de nematódeos de garrotes Nelore em cada prova de ganho em peso.....	20
Figura 4. Valores genéticos para ganho médio diário sob baixas e altas cargas de carrapatos (esquerda) e de nematódeos gastrointestinais (direita), de touros Nelore com pelo menos um filho em cada grupo de carga parasitária.....	28
Figura 5. Distribuições dos valores genéticos aditivos do ganho médio diário sob baixas e altas cargas de carrapatos e nematódeos gastrointestinais, em garrotes Nelore.....	29

## RESUMO

Objetivou-se com este trabalho verificar o efeito do aumento da carga parasitária sobre parâmetros genéticos para características de crescimento de bovinos. Foram utilizados os dados de peso à desmama (P205) de 16.654 bezerras (machos e fêmeas) e de ganho médio diário (GMD) pós-desmama de 1.101 garrotes da raça Nelore. O GMD foi obtido em 32 testes de desempenho a pasto, entre 330 e 550 dias de idade. Os animais foram classificados em grupos de baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos gastrointestinais (NGI). As variâncias genéticas e herdabilidades para GMD sob baixas cargas de carrapatos (1.154 e 0,21) e de NGI (1.965 e 0,36) foram menores que aquelas obtidas para GMD sob altas cargas de carrapatos (4.138 e 0,64) e de NGI (4.173 e 0,63). As correlações genéticas entre os efeitos diretos do P205 e do GMD em altas cargas de carrapatos e de NGI foram positivas (0,49 e 0,50, respectivamente). O mesmo parâmetro não foi diferente de zero quando se consideraram os efeitos genéticos diretos para P205 e GMD sob baixas cargas de carrapatos (-0,20) e NGI (0,06). Resultados diferentes foram observados para as correlações genéticas entre efeito materno para P205 e efeito direto para GMD, com correlações genéticas de -0,33 (GMD sob altas cargas de carrapatos) e -0,28 (GMD sob altas cargas de NGI) e correlações genéticas de 0,57 (GMD sob baixas cargas de carrapatos) e 0,45 (GMD sob baixas cargas de NGI). A manutenção de cargas parasitárias mais altas, mas dentro de limites que não prejudicam o desempenho animal, permite a expressão da variância genética oculta para características de crescimento em bovinos. Espera-se que a resposta à seleção para crescimento pós-desmama em bovinos seja menor nos grupos de animais sob menores desafios parasitológicos.

**Palavras chaves:** carrapato, interação genótipo × ambiente, nematódeos, seleção, tolerância

## ABSTRACT

**The expression of cryptic genetic variance and association between genetic effects at weaning with post-weaning growth of cattle under parasitism.** The objective of this work was to evaluate the effect of increasing parasite burden on genetic parameters for growth traits of cattle. We used 16,654 records of weaning weight (W205) of Nellore calves (males and females) and 1,101 records of post-weaning average daily gain (ADG) of Nellore young bulls. The ADG records were obtained in 32 performance tests on pasture, with animals between 330 and 550 days of age. The animals were classified in groups with low or high tick and gastrointestinal nematode (GIN) burdens. Genetic variances and heritability for ADG at low tick burdens (1,154 and 0.21) and low GIN burdens (1,965 and 0.36) were lower than genetic variances and heritability for ADG at high tick burdens (4,138 and 0,64) and high GIN burdens (4,173 and 0.63). The genetic correlations between the direct effect of W205 with direct effect of ADG under high tick and GIN burdens were positive (0.49 and 0.50, respectively). The same parameters were not different of zero when the ADG was measured in groups of animals under low tick (-0.20) and low GIN (0.06) burdens. The genetic correlations between the maternal effect of W205 with direct effect of ADG under high tick and GIN burdens were -0.33 and -0.28, respectively. Genetic correlations between maternal effect of W205 with direct effect of ADG under low tick and GIN burdens were 0.57 and 0.45, respectively. Raising of young bulls under high parasitic burden, but within limits that do not harm the animal performance, allows the expression of the cryptic genetic variance for growth traits of cattle. Response to selection for post-weaning growth of cattle under low parasite challenge is lower than response to selection for growth under high parasite challenge.

**Key words:** genotype × environment interaction, nematodes, selection, ticks, tolerance

## 1. INTRODUÇÃO

As estimativas de parâmetros genéticos para características de interesse zootécnico são essenciais para o delineamento de programas de melhoramento genético. As variâncias e a herdabilidade de uma característica podem variar de um ambiente para outro, mas não é possível afirmar que esse parâmetro é maior em ambientes favoráveis ou em ambientes desfavoráveis ao desempenho animal. Para crescimento pós-desmama de bovinos de corte, há relatos de maiores variâncias genéticas e herdabilidades em ambientes mais favoráveis ao crescimento (Mattar et al., 2011; Santana Jr. et al., 2013, 2015b); e maiores variâncias genéticas nos ambientes mais favoráveis e herdabilidades semelhantes em ambientes favoráveis e desfavoráveis (Raidan et al., 2015, 2016). Nos estudos citados, aqueles ambientes que permitiram maior expressão (maior média fenotípica) da característica de interesse foram considerados favoráveis. Entretanto, não houve nenhuma caracterização do ambiente com base em um fator de estresse específico, como a carga parasitária.

O parasitismo é considerado um desafio ambiental para a produção de animais de interesse zootécnico, pois os parasitos podem alterar a dinâmica de populações (Scott, 1988; Minchella e Scott, 1991; Tompkins e Begon, 1999; Pedersen e Greives, 2008), e reduzir as taxas de sobrevivência e de reprodução e o desempenho dos hospedeiros (Sutherst et al., 1983; Scott, 1988; Minchella e Scott, 1991; Frank e Schmid-Hempel, 2008). A utilização de produtos químicos é uma alternativa utilizada nos rebanhos comerciais para reduzir o impacto do parasitismo sobre a produtividade animal. Entretanto, a utilização inadequada desse tipo de tratamento ameaça o equilíbrio do ecossistema, pois favorece a seleção dos parasitos resistentes aos diversos princípios ativos (Jonsson e Hope, 2007; Knox et al., 2012), e a contaminação do ambiente e dos produtos de origem animal com os resíduos químicos (Spisso et al., 2009). Nesse sentido, a exploração das diferenças genéticas entre os animais para resistência aos parasitos é uma alternativa para reduzir as cargas parasitárias e diminuir a necessidade de aplicação de produtos químicos (Passafaro et al., 2015).

A exposição dos candidatos a seleção aos parasitos é necessária para que as diferenças genéticas para resistência sejam observadas. É possível realizar infestações/infecções artificiais em rebanhos experimentais (Sutherst et al., 1983; Silva et al., 2007), mas essa estratégia nem sempre pode ser aplicada em rebanhos comerciais (Passafaro et al., 2015; Mota et al., 2016). Além de permitir a expressão das diferenças genéticas entre os animais para resistência, a

exposição dos animais aos parasitos pode ter influência sobre os parâmetros genéticos de outras características de interesse.

Em um estudo com aves da espécie *Parus caeruleus* sob diferentes cargas parasitárias, Charmantier et al. (2004) verificaram que a média, a variância genética e a herdabilidade do comprimento do osso tarso foram maiores no grupo de animais criados livres de parasitos do gênero *Protocalliphora*. Em ovinos, foi verificado comportamento quadrático (parábola com a concavidade voltada para cima) da variância genética aditiva e da herdabilidade do peso corporal aos cinco meses de idade em função do aumento da carga de nematódeos gastrointestinais (Rashidi et al., 2014). Entretanto, o efeito da carga parasitária sobre parâmetros genéticos e sobre a resposta à seleção para características de crescimento em bovinos de corte ainda é desconhecido. Desta forma, o objetivo nesse trabalho foi estimar parâmetros genéticos para o crescimento de bovinos de corte sob diferentes cargas parasitárias.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Todos os procedimentos experimentais realizados durante o trabalho foram aprovados pelo Comitê de Ética em Experimentação Animal da Universidade Federal de Minas Gerais (Protocolo nº 255/2010).

### *Local do experimento*

Neste trabalho foram utilizados bovinos Nelore pertencentes à Fazenda Mundo Novo. Os animais nasceram entre os anos de 1994 e 2013. Os nascimentos foram concentrados nos meses de julho a dezembro. O rebanho foi criado em uma fazenda em Brotas, São Paulo (22°10'44,69"S e 48°01'20,9"W, altitude de 647 metros, e classificação climática de Köppen-Geiger Cfa), até 2000. Em 2001, os animais foram transferidos para outra fazenda situada em Uberaba, Minas Gerais (19°24'33,3"S e 48°06'34,5"W, altitude de 840 metros, e classificação climática de Köppen-Geiger Aw). Os animais foram criados a pasto com suplementação mineral à vontade durante todo o ano. As gramíneas predominantes (> 80%) nas fazendas eram do gênero *Braquiária* e a taxa de lotação foi de aproximadamente 0,98 UA/ha. Durante a fase de cria, os bezerros permaneceram com suas mães em piquetes de aproximadamente 30 ha, em lotes de 30 vacas e seus bezerros, aproximadamente. Após a desmama (~7 meses), os animais foram separados por sexo e os machos foram reagrupados em lotes de 45 animais, aproximadamente, e permaneceram em piquetes semelhantes aqueles descritos anteriormente.

### *Dados de crescimento*

Os dados de peso à desmama, corrigido para 205 dias de idade (P205), de bezerros, machos e fêmeas, nascidos entre 1994 e 2013, e de ganho médio diário pós desmama (GMD), de machos nascidos entre 2010 e 2013, foram utilizados.

O P205 foi obtido pela equação:

$$P205_i = PN_i + 205 \times \left( \frac{PD_i - PN_i}{ID_i} \right),$$

em que PN = peso ao nascimento; PD = peso real à desmama, obtido entre 160 e 250 dias de idade; e ID = idade real à desmama. Os “i” subscritos referem-se aos dados do animal i. Os registros de P205 fora do intervalo obtido pela média do grupo de manejo  $\pm 3,5$  desvios-padrões

foram excluídos. Os grupos de manejo foram formados por animais do mesmo sexo, nascidos na mesma safra (20 safras, de 1994 a 2013) e mantidos nos mesmos pastos e sob as mesmas condições de criação do nascimento ao momento da pesagem entre 160 e 250 dias de idade. Os dados de todos os animais de grupos de manejo com menos de cinco animais também foram excluídos. Após estas restrições, o conjunto de dados de P205 (Figura 1) foi composto pelos registros de 16.654 animais (média de P205 = 177,42 kg, desvio-padrão = 27,39 kg), filhos de 4.519 vacas e 289 touros e criados em 884 grupos de manejo.

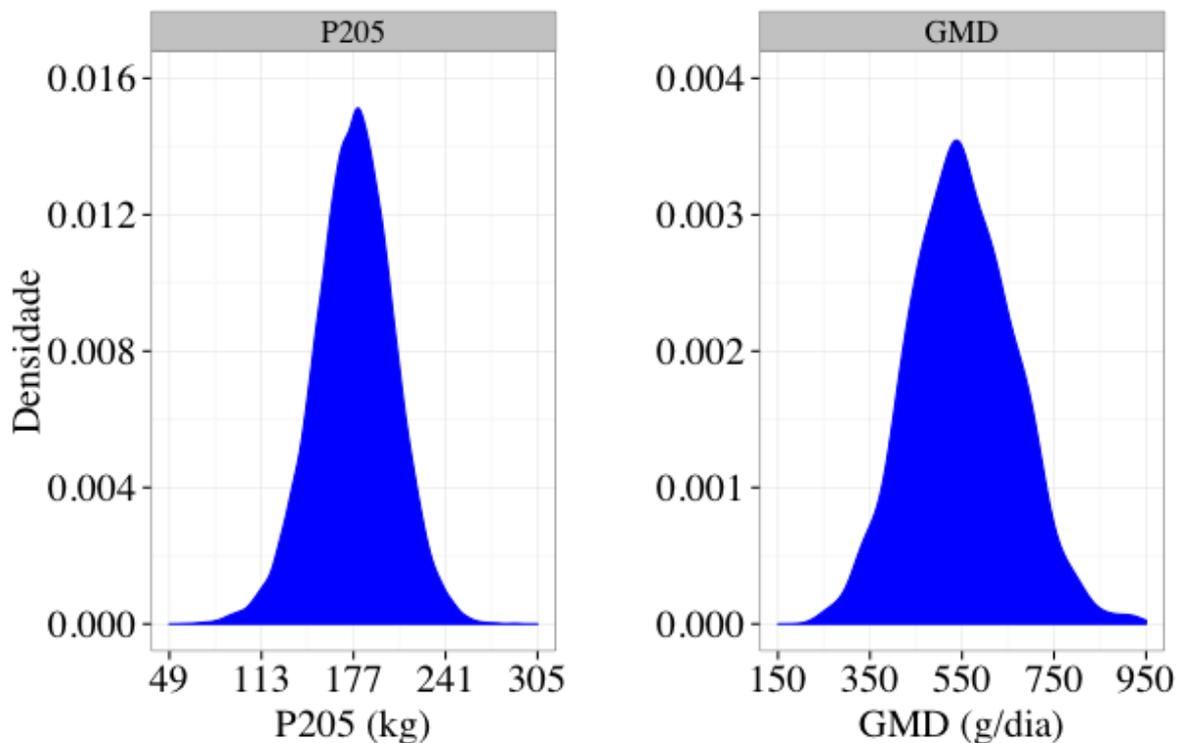


Figura 1. Distribuições do peso aos 205 dias (P205) de bezerros, machos e fêmeas, e do ganho médio diário pós-desmama (GMD) de garrotes Nelore.

O GMD foi obtido em animais nascidos entre 2010 e 2013 e que participaram de provas de ganho em peso a pasto. Após a desmama, uma parte (~50%) dos bezerros machos nascidos em cada ano foram reagrupados em oito lotes, cuja amplitude máxima de idades dentro de cada lote foi de 90 dias. Os demais bezerros foram descartados após a desmama por apresentarem P205 abaixo da média. As provas de ganho em peso tiveram duração de 294 dias, sendo 70 dias de adaptação e 224 dias de teste. Durante o teste, todos os animais do mesmo grupo foram mantidos no mesmo pasto e receberam as mesmas condições de manejo. Os animais foram pesados no início da prova (dia 0, com idades entre 180 e 303 dias), ao final do período de

adaptação (dia 70) e a cada 56 dias até o término da avaliação (dias 126, 182, 238 e 294). Após as pesagens, os lotes de animais foram transferidos de um piquete para outro como estratégia de dar condições de criação semelhantes a todos os animais da mesma safra. O GMD foi obtido pela regressão dos pesos em função da idade, apenas para os animais pesados em pelo menos quatro ocasiões entre o término do período de adaptação (dia 70) e término do teste (dia 294) e com pelo menos três contagens de carrapatos e nematódeos no mesmo período. A equação utilizada para estimar GMD foi:

$$y_{ij} = a_i + GMD_i \times DIA_j + e_{ij},$$

em que:  $y_{ij}$  = peso do animal  $i$  no dia de teste  $j$ ;  $a_i$  = intercepto;  $DIA_j$  = dia de teste  $j$ ;  $e_{ij}$  = erro aleatório associado a cada observação. O conjunto de dados de GMD (Figura 1) foi composto pelos registros de 1.101 animais (média de GMD = 552 g/dia, desvio-padrão = 112 g/dia), filhos de 829 vacas e 107 touros e criados em 32 provas de ganho em peso.

#### *Dados parasitológicos*

As infestações de carrapatos e as infecções de nematódeos gastrointestinais foram naturais, uma vez que o rebanho estudado possui fins comerciais. Aproximadamente 65% dos animais avaliados foram vermifugados na desmama e no início das provas de ganho em peso com ivermectina 4% (Master LP, Ouro Fino Saúde Animal, Cravinhos, SP), na dose de 1 ml para cada 50 kg de animal. Também houve rotação dos lotes de animais em diferentes piquetes com objetivo manter as cargas parasitárias em níveis que não prejudicassem o desempenho animal.

As infestações de carrapatos (*Rhipicephalus microplus*) foram avaliadas por meio de contagens das fêmeas ingurgitadas (> 4,5 mm de comprimento), presentes no lado direito dos animais (Wharton e Utech, 1970) que participaram das provas de ganho em peso. As contagens foram realizadas a partir do término do período de adaptação, ou seja, nos dias 70, 126, 182, 238 e 294 do teste. Os valores obtidos nas contagens não foram multiplicados por dois para estimação da infestação total de cada animal. Assim, todos os resultados apresentados nesse trabalho referem-se ao número de carrapatos em apenas um dos lados dos animais. A média da contagem de carrapatos ao longo do teste foi obtida para cada animal (Figura 2).

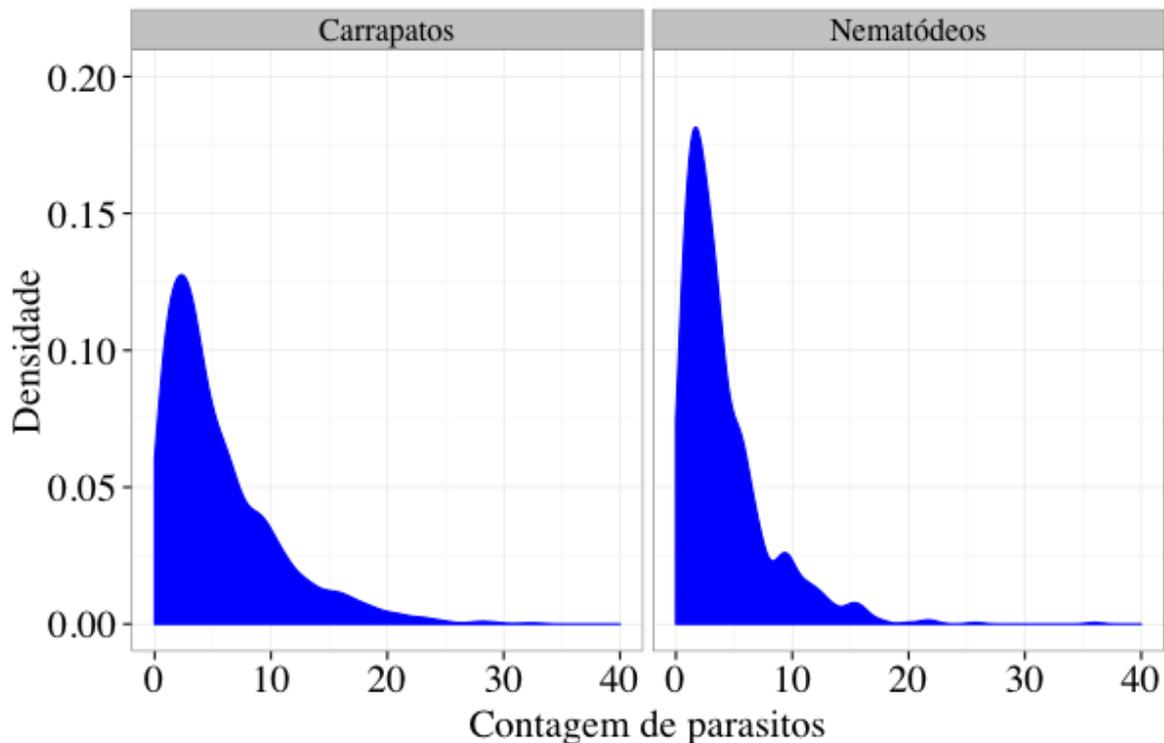


Figura 2. Distribuições das médias das contagens de carrapatos e de nematódeos de garrotes Nelore.

Amostras de fezes foram coletadas para avaliação da infecção por nematódeos gastrointestinais por meio da contagem de ovos por grama de fezes (OPG). As amostras foram coletadas diretamente na ampola retal dos animais, com sacos plásticos identificados e lubrificados, por ocasião das pesagens e contagens de carrapatos. O material resfriado foi transportado adequadamente em caixas de isopor até o Laboratório de Doenças Parasitárias e Micóticas da Escola de Veterinária da Universidade Federal de Minas Gerais, para realização dos exames. Esses foram realizados segundo a técnica MacMaster Modificada (Ueno e Gonçalves, 1998). A avaliação da infecção por nematódeos foi realizada com 2 g de fezes diluídos em 28 ml de água potável. Esses materiais foram misturados e peneirados. Em seguida, uma amostra de 2 ml da solução foi homogeneizada juntamente com 2 ml de uma solução saturada de Sheather (500 g de açúcar, 6,5 ml de fenol e 360 ml de água). Então, obteve-se uma alíquota para preenchimento da câmara MacMaster. As contagens dos ovos foram realizadas com auxílio de microscópios, com lentes de aumento de 10 ×. De maneira semelhante ao realizado para as contagens de carrapatos, as contagens de ovos de nematódeos na câmara MacMaster não foram multiplicados por qualquer constante. Assim, todos os resultados

apresentados nesse trabalho referem-se ao número de ovos na câmara MacMaster. A média das contagens de nematódeos ao longo do teste foi obtida para cada animal (Figura 2).

Para estudo da tolerância aos parasitos, os animais de cada prova de ganho em peso foram subdivididos em grupos com contagens baixas e altas, para cada parasito separadamente. Os animais com contagens iguais ou inferiores a mediana de seu lote foram classificados como de baixa contagem e aqueles com contagens acima da mediana de seu lote foram classificados como de alta contagem (Figura 3). Do total de 107 touros com filhos avaliados para GMD, 94 foram pais de pelo menos um garrote em cada grupo de baixa e alta contagem de carrapatos e 83 foram pais de pelo menos um garrote em cada grupo de baixa e alta contagem de nematódeos. Esses 94 e 83 touros foram pais de 523 e 492 tourinhos nos grupos com baixas contagens de carrapatos e nematódeos e de 554 e 535 tourinhos nos grupos com altas contagens de carrapatos e nematódeos, respectivamente.

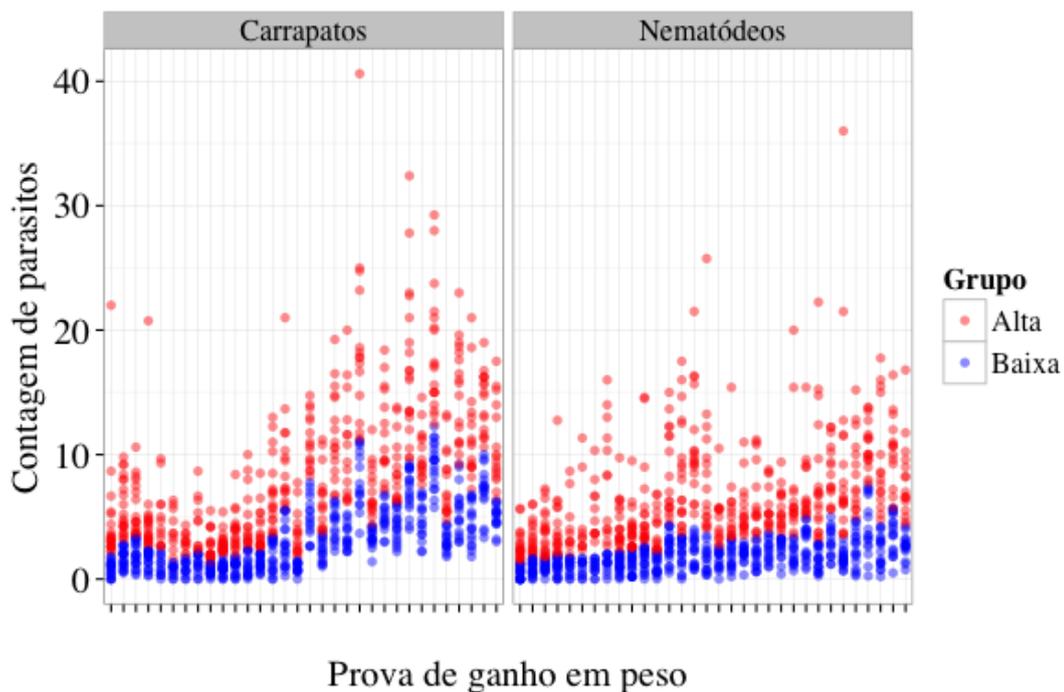


Figura 3. Distribuições das contagens de carrapatos e de nematódeos de garrotes Nelore em cada prova de ganho em peso. Regiões de colorações mais intensas representam sobreposições das contagens de animais que participaram do mesmo teste.

Em cada dia de coleta, as amostras com contagens de nematódeos acima de 7 foram agrupadas para realização de coproculturas pela técnica de Roberts e O'Sullivan (1950). Após

a separação das larvas eclodidas, foi utilizada a técnica de sequenciamento descrita por Brasil et al. (2012) para a identificação dos gêneros das larvas de nematódeos.

### *Análises estatísticas*

O efeito da carga parasitária sobre GMD foi avaliado em análises de variância. O modelo estatístico utilizado foi o seguinte:

$$GMD_{ijk} = \mu + PGP_j + GRUPO_k + PGP_j \times GRUPO_k + e_{ijk},$$

em que:  $GMD_{ijk}$  = é o GMD do animal i, da prova de ganho em peso (PGP) j e do grupo k;  $\mu$  = constante geral presente em todas as observações;  $PGP_j$  = efeito fixo da PGP j (j = 1, 2, ..., 32);  $GRUPO_k$  = efeito fixo do grupo k (k = baixa ou alta contagem de parasitos);  $e_{ijk}$  = erro aleatório associado a cada observação.

Para obtenção dos componentes de (co)variância associados a P205 e GMD (nos grupos de baixas [ $GMD_B$ ] e altas [ $GMD_A$ ] cargas parasitárias) foram realizadas duas análises utilizando-se um modelo animal com três características (Henderson e Quaas, 1976; Pollak et al., 1984). Na primeira análise foram consideradas as variáveis P205 (característica 1), GMD dos animais dos grupos com baixas contagens de carrapatos ( $GMD_B$ , característica 2) e GMD dos animais dos grupos com altas contagens de carrapatos ( $GMD_A$ , característica 3). Na segunda, foram consideradas as mesmas características, mas a diferenciação das características 2 e 3 ocorreu em função das contagens de ovos de nematódeos. Os modelos estatísticos para P205 e  $GMD_B$  e  $GMD_A$  foram:

$$P205_{ijklm} = \mu + a_i + m_j + p_j + GM_k + b_0 \times ID_l + b_1 \times IVP_m + b_2 \times IVP_m^2 + e_{ijklm},$$

em que:  $\mu$  = constante geral presente em todas as observações;  $a_i$  = é o efeito genético aditivo do animal i;  $m_j$  = é o efeito genético aditivo materno da vaca j, mãe do animal i;  $p_j$  = é o efeito de ambiente materno permanente da vaca j;  $GM_k$  = é o efeito do grupo de manejo k (k = 1, 2, ..., 884);  $b_0$  = é o coeficiente de regressão associado ao efeito da idade do bezerro à desmama l (ID) sobre P205;  $ID_l$  = é a idade do bezerro à desmama l;  $b_1$  = é o coeficiente de regressão associado ao efeito linear da idade da vaca ao parto m ( $IVP_m$ ) sobre P205;  $b_2$  = é o coeficiente de regressão associado ao efeito quadrático da idade da vaca ao parto m sobre P205; e  $e_{ijklm}$  = é o erro associado a cada observação.

$$GMD_{B_j} \text{ e } GMD_{A_j} = \mu + a_i + PGP_j + e_{ij},$$

cujos parâmetros foram descritos previamente.

As pressuposições assumidas para os efeitos aleatórios foram:



sendo  $R_0^* = \begin{bmatrix} \sigma_{e_{P205}}^2 & \sigma_{e_{P205}, e_{GMD_B}} & \sigma_{e_{P205}, e_{GMD_A}} \\ & \sigma_{e_{GMD_B}}^2 & 0 \\ sim & & \sigma_{e_{GMD_A}}^2 \end{bmatrix}$  a matriz de (co)variâncias residuais para as três características.

As distribuições conjuntas a posteriori dos componentes de (co)variância foram geradas utilizando-se o amostrador de Gibbs (Misztal et al., 2014). Cadeias com 2.200.000 ciclos foram geradas, com descarte dos 200.000 ciclos iniciais e amostragens a cada 100 ciclos. Dessa forma, 20.000 amostras de cada distribuição marginal a posteriori foram obtidas. O comprimento das cadeias foi determinado em análises preliminares, de acordo com o método de Raftery e Lewis (1992), disponível no pacote BOA (Smith, 2005) do software R 3.2.1 (R Core Team, 2015). Com a utilização do mesmo pacote, foram avaliadas as convergências das cadeias de acordo com Geweke (1992) e Heidelberger e Welch (1983). Todas as cadeias geradas convergiram.

Para cada ciclo de amostragem, também foram obtidas as variâncias fenotípicas -  $\sigma_{f_h}^2$ , covariâncias fenotípicas -  $\sigma_{f_h, f_{h'}}$ ; correlações -  $r_{h, h'}$ , herdabilidades -  $h_h^2$  e proporções da variância fenotípica atribuída aos efeitos genéticos aditivos maternos -  $m_{P205}^2$  e de ambiente materno permanente -  $p_{P205}^2$ , por meio das equações:

$$\sigma_{f_{P205}}^2 = \sigma_{a_{P205}}^2 + \sigma_{m_{P205}}^2 + \sigma_{a_{P205}, m_{P205}} + \sigma_{p_{P205}}^2 + \sigma_{e_{P205}}^2 ;$$

$$\sigma_{f_{GMD_h}}^2 = \sigma_{a_{GMD_h}}^2 + \sigma_{e_{GMD_h}}^2 ;$$

$$\sigma_{f_h, f_{h'}} = \sigma_{a_h, a_{h'}} + \sigma_{e_h, e_{h'}} ;$$

$$r_{h, h'} = \frac{\sigma_{h, h'}}{\sqrt{\sigma_h^2 \times \sigma_{h'}^2}} ;$$

$$h_h^2 = \frac{\sigma_{a_h}^2}{\sigma_{f_h}^2} ;$$

$$m_{P205}^2 = \frac{\sigma_{m_{P205}}^2}{\sigma_{f_{P205}}^2} ; e$$

$$p_{P205}^2 = \frac{\sigma_{m_{P205}}^2}{\sigma_{f_{P205}}^2} .$$

As médias e limites inferiores e superiores dos intervalos de alta densidade com 90% das amostras foram obtidos para cada parâmetro de interesse. Quando necessárias, as

comparações entre as médias de parâmetros foram realizadas pela análise de sobreposição dos intervalos de alta densidade.

As correlações genéticas de  $GMD_B$  com  $GMD_A$ , bem como os valores genéticos dos touros com pelo menos um filho em cada grupo (baixas e altas cargas parasitárias) foram considerados para estudo da interação genótipo x ambiente. Ainda, as distribuições das médias a posteriori dos valores genéticos para GMD dos garrotes sob baixas e altas cargas parasitárias foram construídas para análise das oportunidades de seleção sob diferentes cargas parasitárias.

### 3. RESULTADOS

#### *Gêneros de nematódeos gastrointestinais*

Os gêneros encontrados nas amostras avaliadas foram *Haemonchus*, *Trichostrongylus*, *Cooperia*, e *Oesophagostomum*, nas proporções aproximadas de 60%, 25%, 13% e 2% respectivamente.

#### *Efeito das cargas parasitárias sobre GMD*

As diferenças entre GMD dos tourinhos de grupos com baixa e com alta cargas parasitárias não foram significativas ( $P = 0,25$  para carrapatos e  $P = 0,58$  para nematódeos) (Tabela 1). As interações entre os efeitos de PGP e GRUPO também não foram significativas ( $P = 0,05$  para carrapatos e  $P = 0,88$  para nematódeos).

Tabela 1. Número de observações (N), médias ajustadas ( $\bar{X}$ ) e erros padrões (EP) para ganho médio diário de garrotes Nelore, nos grupos com baixas e altas cargas de carrapatos ou de nematódeos

Grupo <sup>1</sup>	Carrapatos			Nematódeos		
	N	$\bar{X}$ (g/dia)	EP (g/dia)	N	$\bar{X}$ (g/dia)	EP (g/dia)
Baixa	568	552,17	3,12	581	555,84	3,12
Alta	533	557,37	3,24	520	553,28	3,32

<sup>1</sup>Diferenças entre grupos não significativas ( $P = 0,25$  para carrapatos e  $0,58$  para nematódeos).

#### *Parâmetros genéticos para P205*

A análise das variâncias genéticas aditivas direta, materna, de ambiente permanente materno e residual para P205, bem como das herdabilidades dos efeitos genéticos aditivos direto e materno (Tabela 2) demonstra a contribuição das diferenças genéticas aditivas entre animais e entre vacas para expressão desta característica. No presente estudo, o P205 foi analisado em conjunto com GMD apenas para melhorar a precisão das distribuições dos parâmetros de GMD por meio da incorporação de informações utilizadas na seleção dos animais (Henderson e

Quaas, 1976; Pollak et al., 1984). Inicialmente, não havia qualquer intenção de se aprofundar a discussão sobre os parâmetros de P205, mas algumas covariâncias e correlações dos efeitos genéticos de P205 com os efeitos genéticos de GMD interessantes foram encontradas e serão apresentadas e discutidas a frente.

Tabela 2. Estatísticas descritivas<sup>1</sup> das distribuições a posteriori dos componentes de (co)variância<sup>2</sup> para peso aos 205 dias de idade (P205) de bezerros Nelore, em análises com ganho médio diário (GMD) sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos

	$\sigma_{a_{P205}}^2$	$\sigma_{a_{P205},m_{P205}}$	$\sigma_{m_{P205}}^2$	$\sigma_{p_{P205}}^2$	$\sigma_{e_{P205}}^2$	$h_{P205}^2$	$r_{a_{P205},m_{P205}}$	$m_{P205}^2$	$p_{P205}^2$
Com GMD em grupos de baixa e alta cargas de carrapatos									
Média	111,2	-30,7	61,5	54,3	219,5	0,27	-0,37	0,15	0,13
L <sub>inf</sub>	91,3	-38,0	59,8	47,8	207,8	0,22	-0,46	0,14	0,12
L <sub>sup</sub>	138,8	-24,8	66,1	61,0	231,1	0,31	-0,31	0,16	0,15
Com GMD em grupos de baixa e alta cargas de nematódeos									
Média	109,1	-24,5	56,1	54,4	220,2	0,26	-0,30	0,13	0,13
L <sub>inf</sub>	86,9	-33,7	25,1	45,8	207,0	0,21	-0,42	0,06	0,11
L <sub>sup</sub>	131,3	-4,9	64,7	63,9	232,2	0,31	-0,10	0,16	0,16

<sup>1</sup>Médias e limites inferiores (L<sub>inf</sub>) e superiores (L<sub>sup</sub>) dos intervalos de alta densidade com 90% das amostras.

<sup>2</sup> $\sigma_{a_{P205}}^2$  = variância genética aditiva direta;  $\sigma_{a_{P205},m_{P205}}$  = covariância entre os efeitos genéticos aditivos direto e materno;  $\sigma_{m_{P205}}^2$  = variância genética aditiva materna;  $\sigma_{p_{P205}}^2$  = variância de ambiente permanente materno;  $\sigma_{e_{P205}}^2$  = variância residual;  $h_{P205}^2$  = herdabilidade;  $r_{a_{P205},m_{P205}}$  = correlação entre os efeitos genéticos aditivos direto e materno;  $m_{P205}^2$  = proporção da variância fenotípica atribuída ao efeito genético aditivo materno; e  $p_{P205}^2$  = proporção da variância fenotípica atribuída ao efeito de ambiente materno permanente. Os valores de (co)variâncias estão expressos em kg<sup>2</sup>.

### *Parâmetros genéticos para GMD*

Em geral, as variâncias genéticas aditivas para GMD foram maiores, enquanto as variâncias residuais foram menores, para os grupos de animais avaliados sob altas cargas parasitárias, em relação aos valores obtidos para animais sob baixas cargas parasitárias (Tabela 3). Os intervalos de alta densidade das variâncias fenotípicas para GMD nos diferentes

ambientes foram semelhantes, com ampla sobreposição dos intervalos de alta densidade. Consequentemente, houve diferenças nas herdabilidades para GMD em função do desafio parasitário enfrentado pelos animais. A herdabilidade para GMD foi maior nos grupos de animais sob altas cargas parasitárias.

Tabela 3. Estatísticas descritivas<sup>1</sup> das distribuições a posteriori dos componentes de variância<sup>2</sup> para ganho médio diário de garrotes Nelore, sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos

	$\sigma^2_{a_{GMD_B}}$	$\sigma^2_{e_{GMD_B}}$	$\sigma^2_{f_{GMD_B}}$	$h^2_{GMD_B}$	$\sigma^2_{a_{GMD_A}}$	$\sigma^2_{e_{GMD_A}}$	$\sigma^2_{f_{GMD_A}}$	$h^2_{GMD_A}$
	Baixa				Alta			
	Carrapatos							
Média	1.154	4.326	5.480	0,21	4.138	2.253	6.391	0,64
L <sub>inf</sub>	725	3.705	4.964	0,14	2.557	1.138	5.596	0,46
L <sub>sup</sub>	1.553	4.922	6.028	0,28	5.615	3.361	7.129	0,84
	Nematódeos							
Média	1.965	3.540	5.505	0,36	4.173	2.451	6.624	0,63
L <sub>inf</sub>	1.142	2.700	4.953	0,21	2.667	1.325	5.845	0,44
L <sub>sup</sub>	2.804	4.312	6.066	0,49	5.608	3.544	7.399	0,81

<sup>1</sup>Médias e limites inferiores (L<sub>inf</sub>) e superiores (L<sub>sup</sub>) dos intervalos de alta densidade com 90% das amostras.

<sup>2</sup> $\sigma^2_{a_{GMD_B}}$  e  $\sigma^2_{a_{GMD_A}}$  = variâncias genéticas aditivas diretas para ganho médio diário em sob baixas e altas cargas parasitárias;  $\sigma^2_{e_{GMD_B}}$  e  $\sigma^2_{e_{GMD_A}}$  = variâncias residuais;  $\sigma^2_{f_{GMD_B}}$  e  $\sigma^2_{f_{GMD_A}}$  = variâncias fenotípicas; e  $h^2_{GMD_B}$  e  $h^2_{GMD_A}$  = herdabilidades. As variâncias estão expressas em g<sup>2</sup>/dia<sup>2</sup>.

As correlações genéticas (limites inferiores e superiores dos intervalos de alta densidade) entre GMD<sub>B</sub> e GMD<sub>A</sub> foram 0,51 (0,35 e 0,68) e 0,69 (0,58 e 0,81), para carrapatos e nematódeos, respectivamente. Esses valores são indicativos da existência de interação genótipo x ambiente para a característica GMD, como pode ser observado na análise da Figura 4.

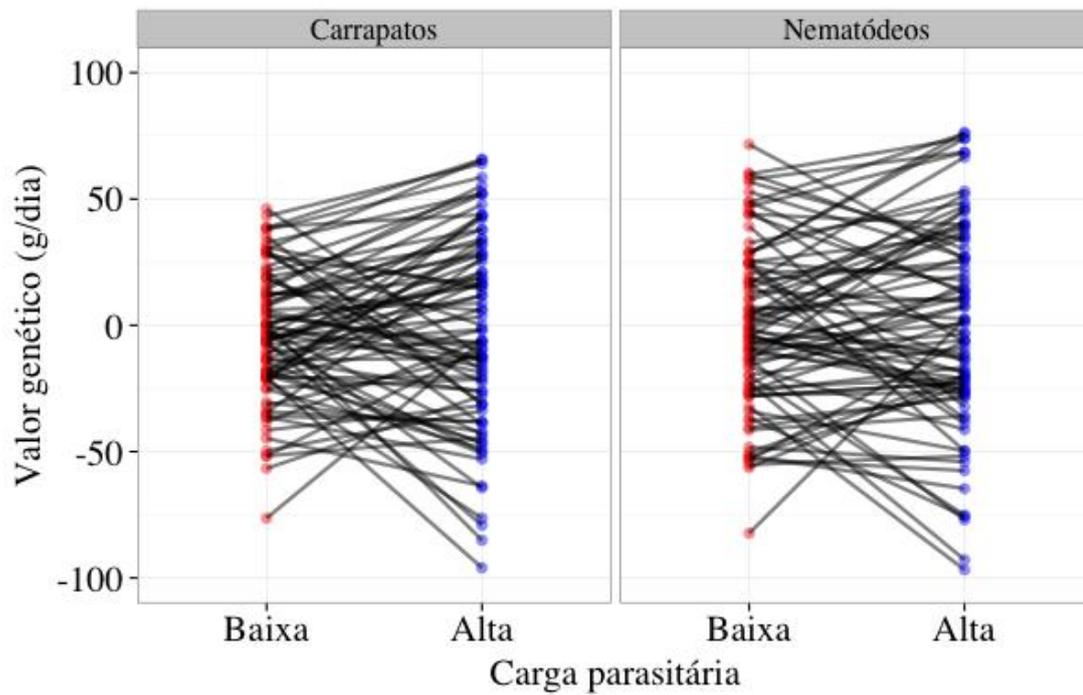


Figura 4. Valores genéticos para ganho médio diário sob baixas e altas cargas de carrapatos (esquerda) e de nematódeos gastrointestinais (direita), de touros Nelore com pelo menos um filho em cada grupo de carga parasitária.

As distribuições dos valores genéticos aditivos para  $GMD_A$  foram mais amplas do que as distribuições dos valores genéticos aditivos para  $GMD_B$ , conforme pode ser observado na Figura 5.

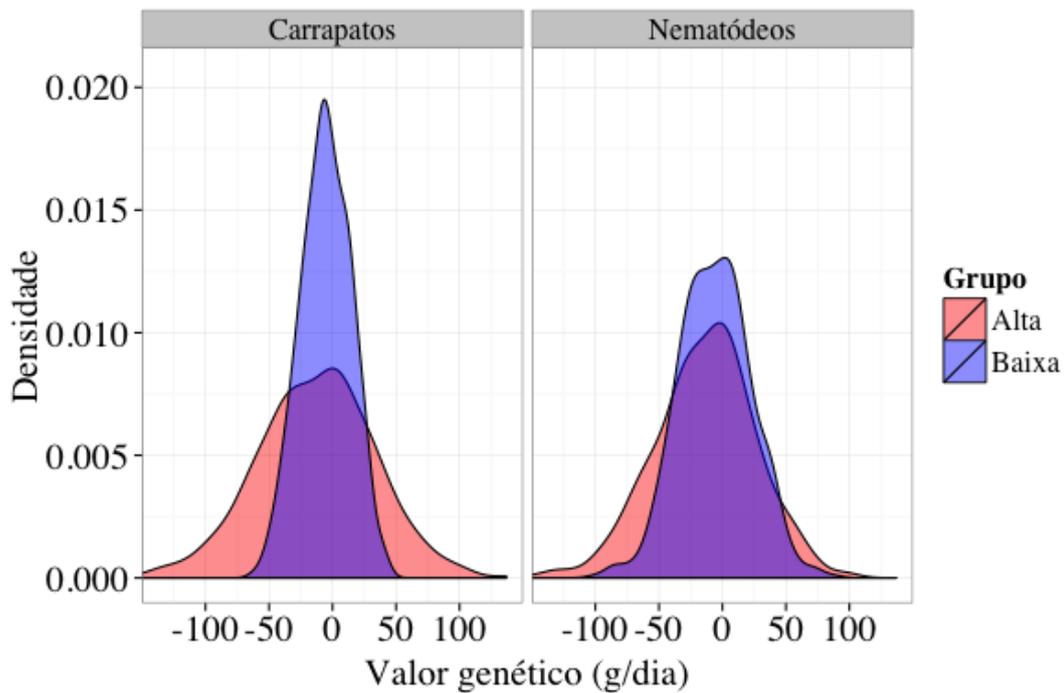


Figura 5. Distribuições dos valores genéticos aditivos do ganho médio diário sob baixas e altas cargas de carrapatos e nematódeos gastrointestinais, em garrotes Nelore.

#### *Correlações entre P205 e GMD*

Os sentidos e magnitudes das correlações genéticas entre P205 e GMD variaram de acordo com o desafio parasitário enfrentado pelos animais (Tabela 4). As correlações entre os efeitos genéticos aditivos diretos de P205 e GMD foram próximas de zero quando os animais estavam sob baixas cargas parasitárias e próximas de 0,5 quando os animais estavam sob altas cargas parasitárias. Por outro lado, as correlações entre os efeitos genético aditivo materno de P205 e genético aditivo direto de GMD foram positivas (próximas de 0,5) quando os animais estavam sob baixas cargas parasitárias e foram negativas (entre -0,33 e -0,28) quando os animais estavam sob altas cargas parasitárias.

Tabela 4. Estatísticas descritivas<sup>1</sup> das distribuições a posteriori das correlações entre os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos do peso aos 205 dias de idade (P205) com o efeito genético aditivo direto do ganho médio diário pós-desmama (GMD) e entre os fenótipos de P205 com os fenótipos de GMD de garrotes Nelore, sob baixas ou altas cargas de carrapatos ou de nematódeos

	Baixa		Alta	
	Carrapato	Nematódeos	Carrapato	Nematódeos
Efeito direto de P205 com efeito direto de GMD				
Média	-0,20	0,06	0,49	0,50
L <sub>inf</sub>	-0,42	-0,18	0,28	0,03
L <sub>sup</sub>	0,04	0,31	0,72	0,75
Efeito materno de P205 com efeito direto de GMD				
Média	0,57	0,45	-0,33	-0,28
L <sub>inf</sub>	0,44	0,30	-0,49	-0,47
L <sub>sup</sub>	0,71	0,64	-0,19	0,01
Fenótipo de P205 com fenótipo de GMD				
Média	0,27	0,36	0,49	0,40
L <sub>inf</sub>	-0,11	0,06	0,27	0,19
L <sub>sup</sub>	0,63	0,63	0,70	0,62

<sup>1</sup>Médias e limites inferiores (L<sub>inf</sub>) e superiores (L<sub>sup</sub>) dos intervalos de alta densidade com 90% das amostras.

## 4. DISCUSSÃO

### *Gêneros de nematódeos gastrointestinais*

Os gêneros de nematódeos encontrados nas amostras dos animais do presente trabalho também foram encontrados em animais avaliados sob condições naturais de infecção nos estados do Paraná (Bricarello et al., 2007), São Paulo (Oliveira et al., 2009), Minas Gerais (Rangel et al., 2005; Santos et al., 2010) e Mato Grosso do Sul (Borges et al., 2015). Em geral, *Cooperia* e *Haemonchus* são os gêneros que mais infectam os bovinos (Rangel et al., 2005; Bricarello et al., 2007; Borges et al., 2015), mas há variações sazonais (McManus et al., 2009; Oliveira et al., 2009) e regionais (McManus et al., 2009), diferenças na eficácia dos princípios ativos (Rangel et al., 2005) e diferenças genéticas entre os animais para resistência aos diferentes gêneros (McManus et al., 2009), que podem justificar as diferenças verificadas nos resultados de diferentes estudos.

### *Efeito das cargas parasitárias sobre GMD*

Em um experimento realizado com diferentes níveis de infestação artificial com carrapatos (2 a 180 fêmeas ingurgitadas / animal / dia), Sutherst et al. (1983) concluíram que a carga parasitária prejudicou o crescimento de bovinos mestiços *Bos taurus* × *Bos indicus* de forma linear. Em oposição, Muchenje et al. (2008) realizaram um experimento em que bovinos das raças Nguni e Bonsmara (raças africanas provenientes de animais mestiços *Bos taurus* × *Bos indicus*) foram expostos a infestações de até 15 carrapatos / animal, e não obtiveram influência da carga parasitária sobre o crescimento dos animais avaliados. Estes resultados foram corroborados pelo presente estudo. O presente trabalho é o primeiro relato, de nosso conhecimento, sobre o efeito da carga parasitária em bovinos *Bos indicus* puros. Considerando-se os resultados disponíveis até o momento, é possível especular sobre três hipóteses:

- 1 A população considerada no presente experimento é tolerante aos carrapatos. Os carrapatos *Rhipicephalus microplus*, bem como os bovinos *Bos indicus*, são originários da Ásia. Então, os bovinos foram domesticados em um ambiente com a presença desse carrapato (Jonsson et al., 2014). Dessa maneira, pode ter havido redução da virulência desse parasito como estratégia de adaptação (Berenos et al., 2011) e, ou, evolução do

sistema imunológico dos bovinos (Nei et al., 1997) de modo a evitar os prejuízos causados pelos parasitos.

- 2 As cargas parasitárias dos animais do presente trabalho foram baixas e não permitiram a manifestação dos efeitos deletérios dos parasitos. As contagens de carrapatos de cada animal variaram de 0 a 40 carrapatos (Figura 2). Por se tratar de um rebanho com fins comerciais, as estratégias de manejo utilizadas foram eficientes para manter as cargas parasitárias em níveis não prejudiciais e, também, manter os animais em boas condições de saúde. Ainda, diferenças genéticas na resistência aos parasitos podem ter contribuído na manutenção de baixas cargas de parasitos (Passafaro et al., 2015).
- 3 O crescimento dos animais começa a ser prejudicado a partir de uma determinada carga de carrapatos (limiar). Apesar de Sutherst et al. (1983) terem observado efeito linear da carga parasitária sobre o crescimento animal por meio da análise de regressão linear, outros modelos estatísticos não lineares poderiam ter se ajustado melhor aos dados. Se este limiar existe, ele deve estar acima do valor de referência considerado neste trabalho para separar os grupos de baixa e alta carga parasitária.

Com relação ao impacto das cargas de nematódeos gastrointestinais, os resultados do presente trabalho confirmam aqueles publicados por Bricarello et al. (2007), que trabalharam com crescimento de garrotes Nelore com baixa (*total worm burden mean* = 1.778) ou alta taxa de contaminação (*total worm burden mean* = 6.275). A possível existência de tolerância de bovinos *Bos indicus* (Berman, 2011) aos parasitos avaliados no presente experimento é particularmente interessante porque traz à luz a discussão sobre a necessidade de aplicação de produtos químicos para controle de parasitos de maneira generalizada nesse grupo de animais.

É crescente a preocupação em relação à utilização de produtos químicos para o controle de parasitos em bovinos. A utilização indiscriminada destes antiparasitários pode contaminar os produtos animais e o ambiente pelos resíduos dos medicamentos (Spisso et al., 2009), e estimular o desenvolvimento de resistência dos parasitos aos princípios ativos (Jonsson e Hope, 2007; Knox et al., 2012). Apesar de não haver diferença significativa nas cargas parasitárias de bovinos *Bos indicus* em relação aos cruzados *Bos taurus* × *Bos indicus* (Oliveira et al., 2009), o primeiro grupo de animais demonstra tolerância a estes parasitos, conforme os resultados de Bricarello et al. (2007) e aqueles apresentados na Tabela 1. Apesar do presente trabalho não ter sido delineado para a comparação da tolerância de diferentes grupos genéticos aos parasitos, nossos resultados, em consonância com outros resultados da literatura (Bricarello et al., 2007), sugerem que animais *Bos indicus* são tolerantes aos nematódeos gastrointestinais.

### *Parâmetros genéticos para P205*

As herdabilidades do efeito genético direto para P205 foram de média magnitude, dentro do intervalo relatado para essa mesma característica (0,25 a 0,30) em outros rebanhos da raça Nelore (Sant'Anna et al., 2012; Santana Jr et al., 2015a). Também há relatos de herdabilidades altas (0,61) para o peso à desmama nessa raça (Lopes et al., 2013). As herdabilidades do efeito genético materno para P205 foram de baixa magnitude, mas ainda estiveram acima dos valores de 0,08 (Lopes et al., 2013) e 0,10 (Sant'Anna et al., 2012; Santana Jr et al., 2015a) previamente publicados. Diferenças nas estimativas de herdabilidade entre rebanhos podem ocorrer em função de diferenças na estrutura genética e nas condições de criação e de mensuração dos animais (Falconer e Mackay, 1996; Visscher et al., 2008). Contudo, esses resultados sugerem que a seleção pode ser um método eficiente para aumentar o peso à desmama de bovinos ao longo das gerações e que a seleção fenotípica resultará em maiores mudanças nos valores genéticos aditivos diretos do que nos valores genéticos aditivos maternos.

No presente trabalho, as correlações entre os efeitos genéticos diretos e maternos foram negativas. As estimativas publicadas sobre esse parâmetro são divergentes, com relatos de valores negativos (Ferraz Filho et al., 2002; Corrêa et al., 2006; Araújo et al., 2010; Lopes et al., 2013), nulos (Mercadante e Lôbo, 1997; Mello et al., 2002;) e positivos (Lopes et al., 2009). Além das diferenças nas bases genéticas e nos critérios de seleção considerados em cada rebanho (Falconer e Mackay, 1996; Visscher et al., 2008), diferenças em relação ao número de mães com dados de desempenho próprio e número de progênies por mãe também contribuem para explicar diferenças nas estimativas de correlação entre efeitos genéticos diretos e maternos (Maniatis e Pollott, 2003). Nas análises das tendências genéticas dos efeitos diretos e maternos, ficou demonstrado que mudanças positivas nos valores genéticos diretos podem estar associadas a redução (Corrêa et al., 2006), a nenhuma mudança (Ferraz Filho et al., 2002) ou a aumento (Mello et al., 2002) dos valores genéticos maternos. Em um estudo preliminar com os dados do mesmo rebanho utilizado nesse estudo (Gomes et al., 2015), foram observadas tendências genéticas positivas para os efeitos genéticos diretos e maternos para os pesos aos 120 e 365 dias de idade. Esse resultado também foi observado para o peso à desmama (dados não publicados).

Um possível antagonismo entre os efeitos genéticos direto e materno (Lopes et al., 2013) poderia ser resultado de algum mecanismo de balanceamento<sup>1</sup> entre os dois efeitos (Stearns, 1989). Uma análise da evolução dos efeitos diretos e maternos para P205 sob o ponto de vista da seleção natural permitiria explicar tal antagonismo. Se o aumento máximo no peso fosse vantajoso para a espécie, em condições naturais de criação, a correlação entre os efeitos em pauta não seria negativa, possivelmente. Como consequência de uma correlação positiva, haveria mudança significativa no peso corporal ao longo das gerações, as exigências nutricionais dos animais aumentariam e os recursos naturais disponíveis poderiam ser insuficientes para garantir a sobrevivência da espécie. Por outro lado, um mecanismo de balanceamento que permitisse que um aumento significativo em uma característica (efeito genético direto) pudesse ser compensado por uma redução em outra (efeito genético materno) evitaria mudanças do peso corporal e das exigências nutricionais acima da capacidade de suporte do ambiente natural. Com o início da criação comercial de bovinos em ambientes parcialmente modificados pelo homem (pastagens melhoradas, suplementação alimentar, etc.) e sob a seleção artificial, seria possível observar mudanças nas correlações genéticas entre os fatores em questão, bem como divergências nos sentidos das tendências genéticas esperadas. A seleção artificial para aumentar o peso à desmama, com base no fenótipo ou em um índice de seleção com os efeitos genéticos diretos e maternos, e o descarte das vacas que desmamam bezerros muito leves podem contribuir para explicar divergências entre as tendências genéticas observadas para os efeitos diretos e maternos (positivas para ambos) e a correlação genética negativa (Gomes et al., 2015), que foi observada no presente trabalho e também foi relatada na maioria dos trabalhos consultados.

O efeito de ambiente materno permanente foi tão importante quanto o efeito genético materno para P205. As proporções da variância fenotípica atribuídas ao efeito materno permanente observadas no presente trabalho foram próximas dos valores médios relatados por Santana Jr et al. (2015a) e ficaram dentro do intervalo relatado na literatura, que foi de 0,10 (Mercadante e Lôbo, 1997) a 0,16 (Sant'Anna et al., 2012). A seleção não tem influência direta sobre os efeitos de ambiente materno permanente. Entretanto, a correta estimação desse efeito é importante para que os efeitos genéticos aditivos (diretos e maternos), bem como a resposta à seleção, sejam preditos adequadamente nos programas de melhoramento genético.

---

<sup>1</sup> *Trade-off*

### *Parâmetros genéticos para GMD*

Em geral, as estimativas de herdabilidade do GMD de garrotes Nelore em provas de ganho de peso está entre 0,15 e 0,31 (Baldi et al., 2012; Fragomeni et al., 2013; Lima et al., 2013; Raidan et al., 2015). Portanto, os resultados obtidos para os grupos de animais sob baixas cargas parasitárias foram próximos dos valores esperados, o que não aconteceu com os resultados obtidos para os grupos de animais sob altas cargas parasitárias.

O aumento nas variâncias genéticas e herdabilidades nos animais sob altas cargas parasitárias contrariou o resultado obtido por Charmantier et al. (2004). Os autores citados observaram redução da média da variância genética aditiva e da herdabilidade de uma característica de crescimento (comprimento do osso tarso) em aves da espécie *Parus caeruleus*, expostas a ectoparasitos do gênero *Protocalliphora*. Por outro lado, os resultados desse trabalho estão parcialmente de acordo com aqueles reportados por Rashidi et al. (2014), que observaram efeito quadrático das contagens de ovos de nematódeos por grama de fezes sobre a variância genética e herdabilidade do peso aos 5 meses de idade em ovinos da raça Scottish Blackface, com valores mínimos de variância e herdabilidade para os animais com contagens intermediárias. Apesar de Rashidi et al. (2014) não terem reportado o efeito da carga parasitária sobre o desempenho dos animais, espera-se diminuição do peso corporal de ovinos com o aumento da infecção por nematódeos gastrointestinais (Hayward et al., 2014).

A presença de cargas parasitárias maiores, ou algum outro tipo de estresse ambiental, pode ser responsável pela expressão da variância genética aditiva oculta. Este processo já foi relatado para o crescimento de peixes da espécie *Gasterosteus aculeatus* sob níveis de salinidade na água (McGuigan et al., 2011), de galinhas domésticas *Gallus gallus* sob estresse térmico (Kause et al., 2012) e de ovinos sob diferentes cargas de nematódeos gastrointestinais (Rashidi et al., 2014).

Os valores de correlações genéticas aditivas do GMD em diferentes cargas parasitárias foram diferentes de 1,0, o que implica dizer que esta característica é afetada por grupos diferentes de genes em cada ambiente e, assim, há interação genótipo ambiente (Falconer e Mackay 1996). Animais expostos à parasitos, sob baixa carga parasitária, tem o peso corporal controlados por um grupo de genes diferentes dos que controlam o peso destes sob altas cargas parasitárias (Rashidi et al., 2014). Quando expostos a uma carga parasitária média, outros genes relacionados com a tolerância podem ser expressos. Possíveis efeitos pleiotrópicos desses genes relacionados com a tolerância à parasitos sobre o crescimento podem ter sido responsáveis pela expressão da variância genética oculta neste estudo.

Apesar de já haver relatos de QTLs (*quantitative trait locus*) relacionados com resistência a nematódeos gastrointestinais (Coppieters et al., 2009; Sayre e Harris, 2011) e carrapatos (Machado et al., 2010) em bovinos, não foi encontrado nenhum trabalho sobre polimorfismos relacionados com a tolerância a estes parasitos especificamente. No entanto, já foram identificados loci associados com a tolerância para doenças respiratórias nos cromossomos 1, 2, 6 e 15 de bovinos (Zanella et al., 2010). A identificação de regiões cromossômicas associadas com a tolerância aos parasitos considerados neste estudo contribuirá para o entendimento desse processo. Considerando que os animais dessa amostra são tolerantes aos parasitos, uma análise comparativa do genoma de animais representativos dessa população e do genoma de animais de populações não tolerantes poderá ser realizada. Nosso grupo de pesquisa já está identificando animais tolerantes para genotipagem e estamos trabalhando em conjunto com outros pesquisadores para identificar animais não tolerantes, para comparação dos genomas e análises de associação.

*A importância da variância genética oculta na evolução e no programa de melhoramento genético*

De maneira geral, o parasitismo causa impactos econômicos na produção animal (Grisi et al., 2014), pode alterar a dinâmica de populações (Scott, 1988; Minchella e Scott, 1991; Tompkins e Begon, 1999; Pedersen e Greives, 2008) e prejudicar as taxas de sobrevivência e de reprodução e o desempenho dos hospedeiros (Scott, 1988; Minchella e Scott, 1991; Frank e Schmid-Hempel, 2008). Afim de reduzir a utilização de produtos químicos, Passafaro et al. (2015) sugeriram a seleção de animais resistentes como estratégia complementar para controle de parasitos. Em decorrência de menor utilização de antiparasitários, é possível reduzir os custos de produção e prejuízos ambientais já mencionados (Jonsson e Hope, 2007; Knox et al., 2012), mas o acompanhamento do desempenho animal e das cargas parasitárias continuam sendo necessários. Ainda, a manutenção dos animais sob maior desafio parasitológico pode ser capaz de permitir maior expressão da variância genética aditiva em função da expressão da variância genética oculta, que não pode ser expressa quando os animais estiveram sob menor desafio parasitológico. Como a variância genética oculta também pode contribuir para aumentar as respostas à seleção artificial em animais (Lauter e Doebley, 2002), a exposição dos animais aos parasitos (dentro de limites que não prejudiquem seu desempenho) resulta no aumento da herdabilidade e permite maior resposta à seleção para o crescimento.

### *Correlações entre P205 e GMD*

O crescimento até a desmama está geneticamente associado com o crescimento pós-desmama em bovinos de corte (Boligon et al., 2010). Segundo esses autores, existem associações positivas dos efeitos genéticos aditivos diretos que influenciam o crescimento até a desmama com aqueles efeitos que influenciam o crescimento pós-desmama. O mesmo pode ser considerado para os efeitos genéticos aditivos maternos (Boligon et al., 2010). Esse comportamento só foi observado para o grupo de animais expostos às maiores cargas parasitárias, uma vez que a correlação genética de P205 com  $GMD_B$  não foi significativa (Tabela 4).

Não temos conhecimento de qualquer trabalho sobre a associação dos efeitos genéticos maternos que influenciam o crescimento até a desmama com o efeito genético direto que influencia o crescimento pós-desmama. Entretanto, dadas as associações positivas entre os mesmos efeitos genéticos para crescimento até a desmama e após este período, e as associações antagônicas dos efeitos genéticos aditivos direto e materno que influenciam o peso à desmama (Tabela 2), seria razoável esperar que também houvesse antagonismo do efeito genético materno para P205 com o efeito genético direto para GMD. Esse resultado foi encontrado, apenas, para  $GMD_A$ .

Apenas as relações envolvendo os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos para P205 com os efeitos genéticos aditivos diretos para  $GMD_A$  estão de acordo com as expectativas apresentadas. Até o momento, não temos nenhuma justificativa para o fato das correlações entre os efeitos genéticos diretos e maternos para P205 com os efeitos diretos de  $GMD_B$  não estarem de acordo com as expectativas.

## 5. CONCLUSÕES

A manutenção de cargas parasitárias (carrapatos e nematódeos gastrointestinais) mais altas, mas dentro de limites que não prejudicam o desempenho animal, permite a expressão da variância genética oculta para o crescimento pós-desmama de bovinos de corte. As variâncias genéticas e herdabilidades para crescimento pós-desmama de bovinos de corte são menores nos grupos de animais que não sofrem qualquer desafio parasitológico. Assim, espera-se que a resposta à seleção para crescimento pós-desmama seja menor nos grupos de animais sob menores desafios parasitológicos.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, R.O.; RORATO, P.R.N.; WEBER, T.; et al. Genetic parameters and phenotypic and genetic trends for weight at weaning and visual scores during this phase estimated for Angus-Nellore crossbred young bulls. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.39, p.2398-2408, 2010.
- BALDI, F.; ALBUQUERQUE, L.G.; CYRILLO, J.N.S.G.; et al. Genetic parameter estimates for live weight and daily live weight gain obtained for Nellore bulls in a test station using different models. **Livestock Science**, v.144, p.148-156, 2012.
- BERENOS, C.; SCHMID-HEMPEL, P.; WEGNER, K.M. Experimental coevolution leads to a decrease in parasite-induced host mortality. **Journal of Evolutionary Biology**, v.24, p.1777-1782, 2011.
- BERMAN, A. Invited review: Are adaptations present to support dairy cattle productivity in warm climates? **Journal of Dairy Science**, v.94, p.2147-2158, 2011.
- BOLIGON, A.A.; MERCADANTE, M.E.Z.; FORNI, S.; et al. Covariance functions for body weight from birth to maturity in Nellore cows. **Journal of Animal Science**, v.88, p.849-859, 2010.
- BORGES, F.A.; BORGES, D.G.L.; HECKLER, R.P.; et al. Multispecies resistance of cattle gastrointestinal nematodes to long-acting avermectin formulations in Mato Grosso do Sul. **Veterinary Parasitology**, v.122, p.299-302, 2015.
- BRASIL, B.S.; NUNES, R.L.; BASTIANETTO, E.; et al. Genetic diversity patterns of *Haemonchus placei* and *Haemonchus contortus* populations isolated from domestic ruminants in Brazil. **International Journal for Parasitology**, v.42, p.469-479, 2012.
- BRICARELLO, P.A.; ZAROS, L.G.; ROCHA R.A.; et al. Field study on nematode resistance in Nelore-breed cattle. **Veterinary Parasitology**, v.148, p.272-278, 2007.
- CHARMANTIER, A.; KRUIK, L.E.; LAMBRECHTS, M.M. Parasitism reduces the potential for evolution in a wild bird population. **Evolution**, v.58, p.203-206, 2004.

- COPPIETERS, W.; MES, T.H.; DRUET, T.; et al. Mapping QTL influencing gastrointestinal nematode burden in Dutch Holstein-Friesian dairy cattle. **BMC Genomics**, v.10, p.96, 2009.
- CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Estimativa de parâmetros genéticos, componentes de (co)variância e tendências genéticas e fenotípicas para características produtivas pré-desmama em bovinos Devon no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, p.997-1004, 2006.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to Quantitative Genetics**. 4th ed. Longman Group Limited, New York, 1996. 464p.
- FERRAZ FILHO, P.B.; RAMOS, A.A.; SILVA, L.O.C.; et al. Tendência genética dos efeitos direto e materno sobre os pesos à desmama e pós-desmama de bovinos da raça Tabapuã no Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, p.635-640, 2002.
- FRAGOMENI, B.O.; SCALEZ, D.C.B ; TORAL, F.L.B; et al. Genetic parameters and alternatives for evaluation and ranking of Nelore young bulls in pasture performance tests. **Revista Brasileira Zootecnia**, v.42, p.559-564, 2013.
- FRANK, S. A.; SCHMID-HEMPEL, P. Mechanisms of pathogenesis and the evolution of parasite virulence. **Journal of Evolutionary Biology**, v.21, p.396-404, 2008.
- GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to calculating posterior moments. In: BERNADO, J.M. (Ed.), **Bayesian Statistics**, 4, Oxford University Press, Oxford, 1992, p. 169-193.
- GOMES, M.M.C.; RIBEIRO, V.M.P.; MORAES, M.M.; et al. Evolução dos efeitos genéticos em um rebanho Nelore sob seleção. In: XI SIMPÓSIO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO ANIMAL, 2015, Santa Maria. XI Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, 2015.
- GRISI, L.; LEITE, R.C.; MARTINS, J.R.D. S.; et al. Reassessment of the potential economic impact of cattle parasites in Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v.23, p.150-156, 2014.

- HAYWARD, A.D; NUSSEY, D.H; WILSON A.J.; et al. Natural selection on individual variation in tolerance of gastrointestinal nematode infection. **PLoS Biology**, v.12, e1001917, 2014.
- HEIDELBERGER, P.; WELCH, P.D. Simulation run length control in the presence of an initial transient. **Operation Research**, v.31, p.1109-1144, 1983.
- HENDERSON, C.R.; QUAAS, R. L. Multiple trait evaluation using relatives' records. **Journal of Animal Science**, v. 43, p. 1188-1197, 1976.
- JONSSON, N.N.; HOPE, M. Progress in the epidemiology and diagnosis of amitraz resistance in the cattle tick *Boophilus microplus*. **Veterinary Parasitology**, v.137, p.193-198, 2007.
- JONSSON, N.N.; PIPER, E.K; CONSTANTINOIU, C.C. Host resistance in cattle to infestation with the cattle tick *Rhipicephalus microplus*. **Parasite Immunology**, v.36, p.553-559, 2014.
- KAUSE, A.; VAN DALEN, S.; BOVENHUIS, H. Genetics of ascites resistance and tolerance in chicken: a random regression approach. **G3: Genes Genomes Genetics**, v.2, p.527-535, 2012.
- KNOX, M.R.; BESIERM, R.B.; JAMBRE, L.F, et al. Novel approaches for the control of helminth parasites of livestock VI: Summary discussions and conclusions. **Veterinary Parasitology**, v.186, p.413-419, 2012.
- LAUTER, N.; DOEBLEY, J. Genetic variation for phenotypically invariant traits detected in teosinte: implications for the evolution of novel forms. **Genetics**, v.160, p.333-342, 2002.
- LIMA, P.R.M.; PAIVA, S.R.; COBUCCI, J.A.; et al. Genetic parameters for type classification of Nelore cattle on central performance tests at pasture in Brazil. **Tropical Animal Health and Production**, v.45, p.1627-1634, 2013.
- LOPES, F.B.; MAGNABOSCO, C.U.; PAULINI, F. Genetic analysis of growth traits in Polled Nelore cattle raised on pasture in tropical region using Bayesian approaches. **Plos ONE**, v.8, n.9, p.e75423, 2013.
- LOPES, J.S.; RORATO, P.R.N.; WEBER, T.; et al. Parâmetros genéticos e tendências genética e fenotípica para características de crescimento em uma população da raça Brangus. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.38, p.662-669, 2009.

- MACHADO, M.A.; AZEVEDO, A.L.S.; TEODORO, R.L.; et al. Genome wide scan for quantitative trait loci affecting tick resistance in cattle (*Bos taurus* × *Bos indicus*). **BMC Genomics**, v.11, n.1, p.280, 2010.
- MANIATIS, N.; POLLOTT, G.E. The impact of data structure on genetic (co)variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. **Journal of Animal Science**, v.81, p.101-108, 2003.
- MATTAR, M.; SILVA, L. O. C.; ALENCAR, M. M.; et al. Genotype x environment interaction for long-yearling weight in Canchim cattle quantified by reaction norm analysis. **Journal Animal Science**, v.89, p.2349-2355, 2011.
- MCGUIGAN, K.; NISHIMURA, N.; CURREY, M.; et al. Cryptic genetic variation and body size evolution in threespine stickleback. **Evolution**, v.65, p.1203-1211, 2011.
- MCMANUS, C.; LOUVADINI, H.; PAIVA, S.R.; et al. Genetic factors of sheep affecting gastrointestinal parasite infections in the Distrito Federal, Brazil. **Veterinary Parasitology**, v.199, p.308-313, 2009.
- MELLO, S.P.; ALENCAR, M.M.; SILVA, L.O.C.; et al. Estimativas de (co)variâncias e tendências genéticas para pesos em um rebanho Canchim. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, p.1707-1714, 2002.
- MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Estimativas de (co)variância e parâmetros genéticos dos efeitos direto e materno de características de crescimento de fêmeas de um rebanho Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.26, p.1124-1133, 1997
- MINCHELLA, D.J.; SCOTT, M.E. Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. **Trends in Ecology & Evolution**, v.6, p.250-254, 1991.
- MIZSTAL, I.; TSURUTA, S.; LOURENÇO, D.; et al., **Manual for BLUPF90 family off programs**. Athens: University of Georgia, 2014. 125p.
- MOTA, R.R.; TEMPELMAN, R.J.; LOPES, P.S.; et al. Genotype by environment interaction for tick resistance of Hereford and Braford beef cattle using reaction norm models. **Genetics Selection Evolution**, v.48, n.1, p.3, 2016.

- MUCHENJE, V.; DZAMA, K.; CHIMONYO, M.; et al. Meat quality of Nguni, Bonsmara and Aberdeen Angus steers raised on natural pasture in the Eastern Cape, **South African Meat Science**, v.79, p.20-28, 2008.
- NEI, M.; GU, X.; E SITNIKOVA, T. Evolution by the birth-and-death process in multigene families of the vertebrate immune system. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.94, p.7799-7806, 1997.
- OLIVEIRA, L.C.S.; ALENCAR, M.M.; CHAGAS, A.C.S.; et al. Gastrointestinal nematode infection in beef cattle of different genetic groups in Brazil. **Veterinary Parasitology**, v.166, p.249-254, 2009.
- PASSAFARO, T.L.; CARRERA, J.P.; dos SANTOS, L.L.; et al. Genetic analysis of resistance to ticks, gastrointestinal nematodes and *Eimeria spp.* in Nelore cattle. **Veterinary Parasitology**, v.210, p.224-234, 2015.
- PEDERSEN, A.B.; GREIVES, T.J. The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. **Journal of Animal Ecology**, v.77, p.370-377, 2008.
- POLLAK, E.J.; VAN DER WERF, J.; QUASS, R.L. Selection bias and multiple trait evaluation. **Journal Dairy Science**, v.67, p.1590-1595, 1984.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em <<http://www.R-project.org>>. Acesso em 20 jun. 2015.
- RAFTERY, A.L.; LEWIS, S. One long run with diagnostics: implementation strategies for Markov chain Monte Carlo. **Statistical Science**, v.7, p.493-497, 1992.
- RAIDAN, F.S.S.; PASSAFARO, T.L.; FRAGOMENI, B.O.; et al. Genotype× environment interaction in individual performance and progeny tests in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.93, p.920-933, 2015.
- RAIDAN, F.S.S.; SANTOS, D.C.C.; MORAES, M.M.; et al. Genetic parameters for growth and reproductive traits in performance-tested and commercial cattle on pasture and in feedlots. **Journal of Animal Science**, no prelo, 2016.

- RANGEL, D.E.; BRAGA, G.U.; ANDERSON, A.J.; et al. Influence of growth environment on tolerance to UV-B radiation, germination speed, and morphology of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* conidia. **Journal of Invertebrate Pathology**, v.90, p.55-58, 2005.
- RASHIDI, H.; MULDER, H.A; ARENDONK, J.A.M.; et al. Genetics of Tolerance and Resistance to Nematode Infection in Sheep. In: 10TH WORLD CONGRESS OF GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 10., 2014, Vancouver. **Anais...** Vancouver: WCGALP, 2014. (CD-ROM).
- ROBERTS, F.H.S.; O'SULLIVAN, J.P. Methods for egg counts and larval cultures for strongyles infesting the gastro-intestinal tract of cattle. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.1, p.99-102, 1950.
- SANT'ANNA, A.C.; PARANHOS DA COSTA, M.J.R.; BALDI, F.; et al. Genetic associations between flight speed and growth traits in Nellore cattle. **Journal of Animal Science**, v.90, p.3427-3432, 2012.
- SANTANA JR, M.L.; BIGNARDI, A.B.; ELER, J.P.; et al. Genetic variation of the weaning weight of beef cattle as a function of accumulated heat stress. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.133, p.92-104, 2015(a).
- SANTANA JR, M.L.; ELER, J.P.; BIGNARDI, A.B.; et al. Multi-trait linear reaction norm model to describe the pattern of phenotypic expression of some economic traits in beef cattle across a range of environments. **Journal of Applied Genetics**, v.56, p.219-229, 2015(b).
- SANTANA JR, M.L.; ELER, J.P.; CARDOSO, F.F.; et al. Phenotypic plasticity of composite beef cattle performance using reaction norms model with unknown covariate. **Animal**, v.7, p.202-210, 2013.
- SANTOS, F.; LOPES, W.D.Z.; BUZULINI, C.; et al. Fauna de helmintos de bovinos da região centro-oeste, estado de Minas Gerais, Brasil. **Ciência Rural**, v.49, p.934-938, 2010.
- SAYRE, B.L.; HARRIS, G.C. Systems genetics approach reveals candidate genes for parasite resistance from quantitative trait loci studies in agricultural species. **Animal Genetics**, v.43, p.190-198, 2012.
- SCOTT, M.E. The impact of infection and disease on animal populations: implications for conservation biology. **Conservation Biology**, v.2, p.40-56, 1988.

- SILVA, A.M.; ALENCAR, M.M.; REGITANO, L.C.A.; et al. Artificial infestation of *Boophilus microplus* in beef cattle heifers of four genetic groups. **Genetics and Molecular Biology**, v.30, p.1150-1155, 2007.
- SMITH, B.J. Bayesian output analysis program (BOA) version 1.1 user's manual. **University of Iowa, Iowa City, IA**, 2005.
- SPISSO, B.F.; NÓBREGA, A.W.; MARQUES, M.A.S. Resíduos e contaminantes químicos em alimentos de origem animal no Brasil: histórico, legislação e atuação da vigilância sanitária e demais sistemas regulatórios. **Ciência e Saúde Coletiva**, v. 14, p.2091-2106, 2009.
- STEARNS, S.A. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. **Bioscience**, v.39, p.436-445, 1989.
- SUTHERST, R.W.; MAYWALD, G.F.; KERR, J.D.; et al. The effect of cattle tick (*Boophilus microplus*) on the growth of *Bos indicus* × *Bos taurus* steers. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.34, p.317-327, 1983.
- TOMPKINS, D.M.; BEGON, D.M. Parasites can regulate wildlife populations. **Parasitology Today**, v.15, p.311-313, 1999.
- UENO, H; GONÇALVES, P.C. **Manual para diagnóstico das helmintoses de ruminantes**. 4.ed. Tóquio: Japan International Cooperation Agency, 1998. 143p.
- VISSCHER, P.M.; HILL, W.G.; WRAY, N.R. Heritability in the genomics era - concepts and misconceptions. **Nature Reviews**, v.9, p.255-266, 2008.
- WHARTON, R.H.; UTECH, K.B.W. The relation between engorgement and dropping of *Boophilus microplus* (Canestrini) (Ixodidae) to the assessment of tick numbers on cattle. **Australian Journal of Entomology**, v.9, p.171-182, 1970.
- ZANELLA, R.; SETTLES, M.L.; MCKAY, S.D.; et al. Identification of loci associated with tolerance to Johne's disease in Holstein cattle. **Animal Genetics**, v.42, p.28-38, 2010.