UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS CÂMPUS DE JABOTICABAL

ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE POR MEIO DE MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO EM BOVINOS DE CORTE DA RAÇA NELORE

Alexandre da Silva Bonifácio

Zootecnista

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL Fevereiro de 2012

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS CÂMPUS DE JABOTICABAL

ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE POR MEIO DE MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO EM BOVINOS DE CORTE DA RAÇA NELORE

Alexandre da Silva Bonifácio

Orientador: Prof. Dr. Henrique Nunes de Oliveira

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento Animal.

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL Fevereiro de 2012 Bonifácio, Alexandre da Silva

B715e

Estudo da interação genótipo-ambiente por meio de modelos de normas de reação em bovinos de corte da raça Nelore / Alexandre da Silva Bonifácio. – – Jaboticabal, 2012 x, 43 f. : il. ; 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2012

Orientadora: Henrique Nunes de Oliveira

Banca examinadora: Lucia Galvão Albuquerque, Newton Tamassia Pégolo

Bibliografia

1. Nelore. 2. Interação genótipo-ambiente. 3. Normas de reação. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 636.2:636.082

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação – Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal. e-mail: alboni@uol.com.br

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

ALEXANDRE DA SILVA BONIFÁCIO – nascido em 05 de abril de 1986, na cidade de São Paulo – SP, filho de Ana Maria da Silva e Marcelo Bonifácio. Iniciou em março de 2005 o curso de graduação em Zootecnia na Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, UNESP, Campus de Botucatu - SP, obtendo o título de Zootecnista em fevereiro de 2010. Em março de 2010 ingressou no Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento Animal na Faculdade Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal – SP, sob orientação do Prof. Dr. Henrique Nunes de Oliveira.

"FILHO meu, não te esqueças da minha lei, e o teu coração guarde os meus mandamentos. Porque eles aumentarão os teus dias e te acrescentarão anos de vida e paz. Não te desamparem a benignidade e a fidelidade; ata-as ao teu pescoço; escreve-as na tábua do teu coração. E acharás graça e bom entendimento aos olhos de Deus e do homem. Confia no SENHOR de todo o teu coração, e não te estribes no teu próprio entendimento. (Provérbios 3:1-5)

A Deus por sempre me guiar

À minha mãe pelo amor incondicional

Ao meu irmão pela amizade

À minha família por ser minha fortaleza

A todos amigos

Dedico e Ofereço

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela vida, por me proteger a cada dia e pela oportunidade de aprender e conquistar meus objetivos.

A minha mãe, meu maior exemplo de sinceridade, amor, honestidade, alegria e determinação.

A meu irmão, pelo seu nobre coração.

A minha namorada, pelo amor, apoio, amizade e ao carinho de sua família.

A minha vó, pelos sorrisos, afagos e momentos mais ricos da minha vida.

Ao meu orientador, Henrique Nunes de Oliveira pela oportunidade, ensinamentos, amizade e orientação.

Aos meus amigos de pós-graduação: Francisco, Iara, Matilde, Fábio, Diogo, Rodrigo, Ana, Haroldo, Natália, Rafael, Raul e Daniel pelo companheirismo.

Aos eternos amigos, Carlos, Paula, Juliana, Vanessa, Tiago, Danilo, Luiz Fernando, Alexandre e Thamara pelos bons momentos.

Ao programa de pós-graduação em genética e melhoramento animal da UNESP, pela oportunidade de adquirir novos conhecimentos e a possibilidade de desenvolver este trabalho.

À Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores, pelos bancos de dados disponibilizados e Capes pela concessão da bolsa.

Muito Obrigado, a todos que estiveram ao meu lado ao longo desse projeto.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS	1	
1.1 – Introdução	1	
1.2 – Objetivos	2	
1.3 – Revisão de literatura	3	
1.3.1 – Interação genótipo-ambiente	3	
1.3.2 – Normas de reação	6	
1.3.3 – Descritores ambientais	8	
1.3.4 – Modelos de regressão aleatória e funções de covariância	9	
1.4 – Referências bibliográficas	11	
CAPÍTULO 2 – ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE POI MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO EM BOVINOS DE CORTE DA RAÇ	A NELORE	
Introdução	17	
Material e métodos	18	
Resultados e Discussão	24	
Conclusões	40	
Referências hibliográficas	41	

LISTA DE FIGURAS

Figura 8 – Estimativas de herdabilidade e variância genética aditiva (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE) para os pesos ajustados
aos 120, 210, 365 e 450 dias32
Figura 9 – Estimativas de variância residual (kg²) e variância fenotípica (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias
Figura 10 — Correlações genéticas diretas estimadas entre os diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade
Figura 11 – Normas de reação para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias, dos dez melhores touros classificados no grupo ambiental mais desfavorável (esquerda) e dez melhores touros classificados grupo ambiental mais favorável (direita) nas análises realizadas utilizando os descritores ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE).
Figura 12 – Estimativas de herdabilidade e variância genética aditiva (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE _{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias
Figura 13 – Estimativas de variância residual (kg²) e variância fenotípica (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE _{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias
Figura 14 – Correlações genéticas diretas estimadas entre os diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE _{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade38

Figura 15 – Normas de reação para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias,
dos dez melhores touros classificados no grupo ambiental mais desfavorável (esquerda)
e dez melhores touros classificados grupo ambiental mais favorável (direita) nas
análises realizadas utilizando os descritores ambientais formados pelo método iterativo
(FAF _{IT}) 39

Lista de tabelas

CAPÍTULO 1

ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE POR MEIO DE MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO EM BOVINOS DE CORTE DA RAÇA NELORE

RESUMO

No presente trabalho objetivou-se verificar a interação genótipo-ambiente (IGA) e a sensibilidade ambiental em bovinos da raça Nelore, quantificando as normas de reação para os pesos ajustados aos 120 (P120), 205 (P205), 365 (P365), 450 (P450) por meio de regressão aleatória do peso sobre grupos ambientais definidos de diferentes formas. Foram utilizados dados de 437.681 animais participantes Programa de Melhoramento Genético da Raça Nelore (Nelore Brasil), cedidos pela ANCP (Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores). As análises foram realizadas através do software AIREML, assumindo um modelo touro, que incluiu como efeito fixo os grupos de contemporâneos e, como efeitos aleatórios, touro e resíduo. A IGA foi verificada através da magnitude da correlação genética (r_q) entre os diferentes grupos ambientais. As interações foram consideradas importantes quando os valores de r_{q.} entre os grupos ambientais, estavam abaixo de 0,80. As estimativas de herdabilidade variaram entre 0,05 e 0,28 ao longo do gradiente ambiental nos diferentes descritores ambientais estudados. Os maiores valores foram encontrados nos ambientes mais favoráveis e os menores em ambientes intermediários. Correlações genéticas de baixa magnitude obtidas entre ambientes extremos opostos menores que 0,80 indicaram importante IGA. Os resultados obtidos confirmam a importância da IGA para todas as características estudadas.

Palavras–chave: bovinos de corte, regressão aleatória, seleção, sensibilidade ambiental, peso

STUDY OF GENOTYPE BY ENVIRONMENT INTERACTION USING THE NORMS OF REACTION IN NELLORE CATTLE

ABSTRACT

The present study aimed to verify the importance of genotype by environment interaction and environmental sensitivity in Nelore cattle, quantifying the reaction norms for weight adjusted to 120 (P120), 205 (P205), 365 (P365), 450 (P450) days of age using the environment sensitivity predicted by random regression model in different environmental groups. Data from 437,681 Nellore animals collect to Nellore Cattle Breeding Program (Nelore Brazil), assigned by the ANCP (National Association of Breeders and Researchers) were analyzed. Were considered animals raised on pasture. Analyses were performed using the software AIREML, assuming a sire model, which included the fixed effect of contemporary groups and, as random effects, sire and residual. The genotype by environment interaction between environmental groups, was measured by the genetic correlation (r_a). Interactions were considered significant when values of correlation were below 0.80. Heritability estimated ranged from 0.05 to 0.28 along the environmental gradient. The highest values were found in more favorable environments. Genetic correlations of low magnitude lower than 0.80 obtained between opposite extreme environments indicated significant IGA. The results confirm the importance of genotype by environment interaction for Nellore cattle weight traits.

Keywords: beef cattle, environmental sensitivity, random regression, selection, weight

CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

1.1 - Introdução

A bovinocultura de corte é uma das principais atividades do agronegócio brasileiro. Dentro do contexto econômico, além da produção de proteína animal, apresenta características fundamentais para a economia do país, tais como a geração de empregos e a incorporação do progresso tecnológico (biotecnologia). Segundo o relatório Produção da Pecuária Municipal (PPM) 2010, divulgado pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), a população de bovinos nacional conta com aproximadamente 209,5 milhões de cabeças (Figura 1). Com isso, o país detém o maior rebanho comercial do mundo. Houve um aumento de 2,1% em relação a 2009, ano em que se registrou 205,3 milhões de animais.

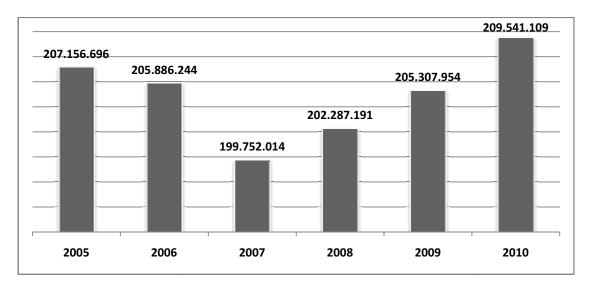


Figura 1 – Evolução do rebanho brasileiro de 2005 a 2010.

Fonte: IBGE (2010)

Em 2010 foram abatidas 29,265 milhões de cabeças de bovinos, um aumento de 4,3% sobre 2009. Outros indicativos de progresso da atividade são o aumento no volume das exportações (2,7%), bem como o faturamento anual que foi 27,7% maior.

Frente a esses índices o Brasil mantém a posição de maior exportador de carne bovina do mundo.

Além de novos investimentos, a busca por sistemas de produção cada vez mais eficientes e a adoção de técnicas zootécnicas são de suma importância para que a pecuária de corte seja competitiva e ganhe destaque no mercado mundial. Nesse cenário, o melhoramento genético animal destaca-se como ferramenta de produção. A definição de programas de melhoramento tem sido de fundamental importância para a obtenção de informações que são necessárias para maximizar o progresso genético de seleção e consequentemente aumentar a produtividade das características de interesse econômico.

A expressão e a variabilidade das características economicamente relevantes estão relacionadas a causas genéticas, bem como ao ambiente em que os animais estão expostos. Dessa forma, nas avaliações genéticas realizadas pelos programas de melhoramento, determina-se a importância desses componentes, genéticos e ambientais, que tem influência direta na expressão do fenótipo.

Atualmente, na maioria dos programas de melhoramento genético de gado corte vigente são consideradas variâncias genéticas aditivas e residuais homogêneas nos diferentes grupos de contemporâneos (CARVALHEIRO et al., 2002). Tal procedimento pressupõe ausência de interação genótipo-ambiente, que pode explicar parte da variância fenotípica.

O Brasil possui uma ampla área territorial, que apresenta como uma de suas principais características, a diversidade de ambientes. Logo, a bovinocultura de corte, atividade predominantemente extensiva, está exposta a um universo amplo e heterogêneo. Em vista do exposto é de essencial importância quantificar o efeito da interação genótipo-ambiente em características de crescimento ponderal, visando dar subsídios para incorporação dessa variação nas avaliações genéticas.

1.2 - Objetivos

Os objetivos desse estudo foram verificar a presença de interação genótipoambiente nas características de crescimento às idades de 120, 210, 365 e 450 dias em bovinos de corte da raça Nelore, por meio de modelos de normas reação, obtidas por regressão aleatória, bem como avaliar diferentes métodos de cálculo para definição do gradiente ambiental.

1.3 – Revisão de literatura

1.3.1 - Interação Genótipo-Ambiente

Segundo FALCONER & MACKAY (1996), a presença da interação genótipoambiente (IGA) é verificada quando genótipos respondem de formas distintas às variações ambientais. O fenótipo dos indivíduos reflete a interação entre seu genótipo e o ambiente que está exposto. Dessa forma, o ótimo desempenho de um determinado genótipo em um ambiente pode não corresponder ao suposto potencial quando submetido à outra condição.

A expressão fenotípica de genes ligados a uma determinada característica pode variar. Tal variação pode estar condicionada ao ambiente. Assim, uma característica selecionada em ambientes diferentes pode ser considerada como características distintas. (FALCONER, 1952). Posteriormente, é estimada a correlação genética entre esses caracteres, para se verificar, a importância da interação genótipo-ambiente.

A presença de IGA pode causar a reclassificação baseada na performance dos animais nos diferentes ambientes. Mudanças nas estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos causadas por alterações nas variâncias genéticas e de ambiente também são possíveis efeitos da IGA. Como consequência, os critérios de seleção podem variar conforme o ambiente (HENDERSON, 1984).

Diversas considerações são feitas acerca dos critérios de seleção e do melhor ambiente para seleção dos futuros progenitores. Segundo HAMMOND (1947), a seleção dos animais deve ser feita em ambientes favoráveis. Dessa forma, poderiam expressar todo seu o potencial genético. Em contraste a esse conceito, LUSH (1964), ressalta que o ambiente de seleção dos animais, pais das futuras gerações, deveria

apresentar condições ambientais análogas aos que suas respectivas progênies irão se estabelecer.

No Brasil existe uma grande diversidade de sistemas de produção de bovinos, em virtude das diferenças ambientais e de manejo encontradas. Assim, diversas metodologias têm sido propostas com o objetivo de quantificar o efeito da IGA (FALCONER, 1952; DE JONG E BIJMA, 2002; KOLMODIN et al., 2002; CALUS et al, 2003; SU et al., 2006). Apesar de comprovada sua existência teórica, pouca significância é dada nas atuais avaliações genéticas de bovinos de corte (REIS & LÔBO, 1991).

A IGA, definida por BOWMAN (1981), é a mudança no desempenho relativo a uma característica, de dois ou mais genótipos, medidos em dois ou mais ambientes. Segundo CALUS (2006), para estimar a IGA, são necessários registros de um mesmo genótipo em ambientes distintos. Assim, a inferência é feita com base na diferença de desempenho de um determinado genótipo em um ambiente, quando comparado aos demais ambientes estudados.

Proposta por HALDANE (1946), a classificação dos genótipos, em cada um dos ambientes, é usada para indicar a presença de IGA. Utilizada para verificar o efeito da IGA, a correlação genética estimada para a mesma característica em ambientes distintos, tem como premissa o modelo multi-característica (DE JONG & BIJMA, 2002). Nessa metodologia, a ocorrência de uma correlação genética alta é um indicativo que o mesmo grupo de genes atua sobre a expressão de uma característica, mesmo em ambientes diferentes. O contrário ocorre quando há baixa correlação genética, ou seja, outros genes atuam na expressão do caráter.

De acordo com ROBERTSON (1959), se a correlação genética estimada for menor que 0,80, indicará que a IGA tem efeito significativo na expressão da característica. Valores de correlação iguais a um, indicam que não é verificada a presença de interação genótipo-ambiente, ou seja, o mesmo grupo de genes é responsável pela expressão de uma determinada característica em diferentes ambientes.

TORAL et al. (2004), estudaram o efeito da IGA na classificação de touros da raça Nelore, em três regiões do estado de Mato Grosso do Sul. Foram constatadas correlações entre informações de desempenho dos animais nos diferentes ambientes, que indicam a presença de IGA para as características: peso ao nascer (0,11), aos 205 (0,38), 365 (0,38) e 550 (0,39) dias de idade. FRIDRICH et al. (2005), observaram a presença de IGA sobre as características de crescimento relacionadas ao peso aos 205 e 365 dias, em bovinos da raça Tabapuã, entre o Nordeste e as regiões Sul, Centro-Oeste e Sudeste. Os autores concluíram que a superioridade genética apresentada por reprodutores nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste não condiz com o desempenho verificado na região Nordeste.

ALENCAR et al. (2005) investigaram o efeito da IGA, em animais da raça Canchim, sobre os pesos à desmama e aos 12 meses de idade, o ganho de peso diário da desmama aos 12 meses de idade e o desempenho com base em um índice de componentes principais baseado nas três características. Os semestres de nascimentos dos animais foram considerados como ambientes distintos. Na primeira metodologia os parâmetros genéticos foram obtidos em análise bicaráter. No segundo modelo incluiuse ou não o efeito aleatório não correlacionado de touro-época de nascimento, testando a diferença dos dois modelos pelo teste de razão de verossimilhança. Pela segunda metodologia foi verificada a existência de interação genótipo x época de nascimento para as características estudadas.

Os valores de correlação genética encontrados por RIBEIRO et al. (2007) sugerem pequeno ou nenhum efeito da IGA sobre características pós-desmama em bovinos da raça Nelore. Os coeficientes de correlação genética e de Pearson estimados nos estudos conduzidos pelos autores variaram respectivamente de 0,82 a 1,00 e 0,95 a 0,99. DIAZ et al. (2011) avaliaram o efeito da IGA, no peso à desmama (PD) e ganho de peso do nascimento à desmama (GPD) em animais da raça Simental através de análise multi-característica. Os valores de correlação genética entre diferentes ambientes, 0,54 a 0,78 e 0,55 a 0,75 para PD e GPD, respectivamente, mostram que há efeito das estações de nascimento nas características avaliadas.

1.3.2 - Normas de reação

WOLTERECK (1909), citado por DE JONG (1990), definiu normas de reação (NR) como, a variação do fenótipo como numa função contínua em relação ao ambiente que está exposto. Cada genótipo tem a sua própria NR, ou seja, se expressa em diversos fenótipos, quando submetido a diferentes condições ambientais. De acordo com DE JONG (1995), o modelo de NR é eficiente quando fenótipos mudam gradualmente e continuamente ao longo de um gradiente ambiental.

O modelo de NR é uma metodologia interessante para estudo da IGA, pois pode acomodar um grande número de níveis com poucos parâmetros (SHARIATI et al., 2007). O modelo assume que a variável resposta é linearmente relacionada ao gradiente ambiental (DE JONG, 1995). A inclinação associada a um determinado genótipo é a medida de sua sensibilidade ambiental e a variação estimada para a inclinação indica o grau da IGA na característica avaliada.

Modelos de normas de reação têm sido utilizados para verificar a presença de IGA para características de crescimento (KOLMODIN et al., 2003; CALUS et al.,2005; CORRÊA et al., 2009; PÉGOLO et al., 2009). KOLMODIN et al. (2003), avaliaram a sensibilidade ambiental por meio das normas de reação. Foram utilizadas variâncias genéticas para os parâmetros das normas de reação lineares correspondentes aos estimados para a produção de proteína do leite em bovinos leiteiros Nórdicos (KOLMODIN et al., 2002). Foram simuladas NR para uma população de 20.000 animais. Os resultados obtidos pelos autores mostraram que a sensibilidade ambiental aumentou em resposta à seleção em melhores ambientes na presença de interação genótipo-ambiente.

CALUS et al. (2005) aplicaram modelos de NR em bovinos de leite para investigar variação genética na sensibilidade ambiental da susceptibilidade a depressão de gordura no leite. Além da produção de gordura e da porcentagem de gordura no leite, duas outras características que refletem a susceptibilidade a depressão de gordura no leite foram definidas. Os valores genéticos e as variâncias genéticas das características porcentagem de gordura e produção de gordura no leite foram

estimadas através dos modelos de regressão aleatória em função do ambiente. As estimativas de correlação genética para produção de gordura (0,83 a 1,00) e porcentagem de gordura no leite (0,87 a 1,00), expressas em diferentes ambientes, foram altas. A amplitude das estimativas da correlação de ambiente permanente para produção de gordura (0,29 a 1,00) e porcentagem de gordura no leite (-0,05 a 0,99) apresentou valores baixos entre ambientes extremos. Os últimos resultados mostram que ambas as características são controladas por diferentes fatores em ambientes de baixo nível quando comparados aos de alto nível.

CORRÊA et al., (2009), verificaram a presença de IGA, em bovinos da raça Devon, no ganho pós-desmama via NR, obtidas por regressão aleatória, sob enfoque bayesiano. As estimativas de herdabilidades aumentaram conforme a melhora do descritor ambiental em todos os modelos estudados. Tal comportamento comprova alteração nos parâmetros genéticos de acordo com ambiente, evidenciando a presença da IGA. Os autores relatam correlações genéticas de alta magnitude nos grupos intermediários e de alto nível. Valores negativos de correlação foram encontrados entre os extremos do gradiente ambiental. Os resultados indicaram efeito de escala da IGA na população estudada.

PÉGOLO et al. (2009) avaliaram a importância da IGA, em bovinos da raça Nelore, no peso ajustado aos 450 dias por meio das normas de reação obtidas por regressão aleatória. Diferentes métodos de cálculo de descritores ambientais foram testados. Os modelos utilizaram descritores ambientais calculados com base nas médias de rebanho-ano, em médias de grupos contemporâneos, bem como modelos iterativos para variáveis ambientais de peso aos 450 dias e de ganho de peso entre 365 e 450 dias. As estimativas de correlação genética entre ambientes extremos foram de magnitude baixa a moderada (0,08 a 0,47). Os resultados indicaram importante IGA em todos os modelos propostos.

1.3.3 – Descritores ambientais

A presença da IGA só pode ser identificada se pelo menos dois ambientes diferentes são considerados. Ambiente pode ser definido por uma variável discreta ou também como um valor contínuo de ambiente (CALUS et al., 2004). Diversos métodos têm sido utilizados para definição da variável ambiente (RAVAGNOLO & MISZTAL, 2000, FIKSE et al., 2003, CALUS et al., 2004, SU et al., 2006). Os gradientes ambientais podem ser definidos, dentre outros, por diferenças de climas, temperatura, latitude, regime alimentar, níveis de produção, sistemas de produção e desempenho médio.

STRANDBERG et al. (2000) estudaram o efeito da IGA entre populações de bovinos de corte. A variável ambiente foi definida como a média de rebanho-ano como um desvio da média total em três países (Finlândia, Noruega e Suécia). FIKSE et al. (2003), utilizaram modelos de NR para avaliar diversas variáveis para classificar ambientes de produção nos estudos de IGA. No total, 15 variáveis que avaliam aspectos de gerenciamento, composição genética e clima foram testadas. As variáveis com efeito significativo foram: tamanho de rebanho, desvio-padrão da produção de leite dentro do rebanho, produção de pico, persistência, dias para o pico de produção, padrão de parição, idade à primeira cria, razão de maturidade e pluviosidade anual.

CALUS et al. (2004) investigaram a influência da definição dos gradientes ambientais e o uso não aleatório de touros na predição de valores genéticos e estimação de variâncias genéticas nos ambientes com dados simulados. Propuseram estimar valores ambientais através de um processo iterativo em que o efeito ambiental previsto em uma determinada iteração substitui o valor da covariável na iteração subsequente. Os autores relatam que os resultados tiveram forte influência da definição da variável ambiental e concluem que a melhor solução possível é o uso de descritores ambientais com um grande número de animais por rebanho.

SU et al. (2006), em um estudo com dados simulados que teve como objetivo investigar a magnitude da IGA, propuseram uma metodologia para estimar o gradiente ambiental junto aos demais parâmetros do modelo. Nessa metodologia a covariável

(variável ambiental) é tratada como desconhecida no modelo proposto. Nos modelos de NR os valores genéticos são definidos em função do gradiente ambiental. Dessa forma, considerar a variável ambiental como conhecida pode resultar em classificação incorreta. As análises foram realizadas sob enfoque bayesiano. Os resultados baseados nos gradientes ambientais definidos como médias fenotípicas resultaram em inferências menos acuradas.

Diversos trabalhos calculam os grupos ambientais baseados em médias de grupos de contemporâneos (KOLMODIN et al., 2002; CARDOSO et al., 2007; PÉGOLO et. al, 2009; CORRÊA et al., 2009). PÉGOLO et al. (2011), estudaram o efeito da IGA, por meio de NR, considerando o efeito de sexo das progênies na formação dos descritores ambientais, em diferentes idades. Os dados de progênies machos foram separados de progênies fêmeas. Os resultados mostraram que a sensibilidade ambiental de machos e fêmeas diverge em função do tempo. Tal divergência se demonstrou mais acentuada na fase pós-desmama.

1.3.4 – Modelos de regressão aleatória e funções de covariância

Os modelos de regressão aleatória (MRA) foram introduzidos no melhoramento por HENDERSON (1982). Os modelos de regressão aleatória têm sido propostos como alternativa para avaliação de dados longitudinais, ou seja, características que são medidas repetidamente ao longo do tempo ou espaço (SCHAEFFER, 2000). Os MRA permitem ajustar uma trajetória aleatória para cada animal como desvios de uma trajetória média da população.

De acordo com JAMROZIK & SCHAEFFER (1997), as regressões aleatórias descrevem os desvios genéticos a partir das regressões fixas, permitindo que cada indivíduo tenha uma forma diferente da trajetória de seus desempenhos em termos genéticos. Com o objetivo de modelar curvas de lactação de bovinos de leite o trabalho de SCHAEFFER & DEKKERS (1994), foi o primeiro estudo a aplicar os MRA em melhoramento genético.

KIRKPATRICK & HECKMAN (1989) e KIRKPATRICK et al. (1990) introduziram o modelo de "dimensão infinita" para características medidas repetidamente durante a vida de um indivíduo, e sugeriram o uso das funções de covariância (FC) para modelar as (co)variâncias da trajetória. As covariâncias obtidas entre os coeficientes de regressão aleatória geram estimativas de funções de covariâncias, que se referem a uma descrição contínua da estrutura de covariâncias da característica em função do tempo.

As FC podem ser utilizadas para determinar a NR dos indivíduos e as variações ao longo do ambiente de produção. Nesse contexto, para cada gradiente ambiental podem ser identificados genótipos de melhor desempenho, generalizar esse desempenho para um número infinito de ambientes, remover o limite de número de registros por animal e considerar a heterogeneidade de variâncias em cada ambiente (MEYER, 2003).

De acordo com SCHAEFFER (2002), os MRA são eficientes quando os ambientes cobrem uma série de condições diferentes ao invés de apenas algumas categorias. Em vista do exposto, a regressão aleatória tem sido aplicada em estudos de IGA por meio de modelo de NR que assumem a característica estudada de forma contínua em um gradiente ambiental.

1.4 – Referências Bibliográficas

ALENCAR, M. M.; MASCIOLI, A. S.; FREITAS, A. R. Evidências de Interação Genótipo x Ambiente sobre Características de Crescimento em Bovinos de Corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 2, p. 421-427, 2005.

BOWMAN, J. C. Introdução ao melhoramento genético animal. São Paulo, EPU-USP, 1981, 87p.

CALUS, M. P. L.; VEERKAMP, R. F. Estimation of Environmental Sensitivity of Genetic Merit for Milk Production Traits Using a Random Regression Model. **Journal Dairy Science**. v.86, p. 3756–3764, 2003.

CALUS, M. P. L.; BIJMA, P.; VEERKAMP, R. F. Effects of data structure on the estimation of covariance functions to describe genotype by environment inter actions in a reaction norm model. **Genetic Selection Evolution**. v. 36, p. 489-507, 2004.

CALUS, M.P.L.; CARRICK; M.J.; VEERKAMP, R.F.; GODDARD, M.E. Estimation of genetic parameters for milk fat depression in dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 88 p. 1166–1177, 2005.

CALUS, M.P.L., Estimation of genotype × environment interaction for yield, health and fertility in dairy cattle. 2006. 192p. Tese (Doutorado em Animal Breeding and Genetics) - Wageningen University, Wageningen and Animal Sciences Group, Lelystad, 2006.

CARDOSO, F. F.; OLIVEIRA, M. M.; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos para estudo de interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao ganho pós-desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44., 2007, Jaboticabal. **Anais...**Jaboticabal: SBZ, 2007. 1CD-ROM.

CAVALHEIRO, R.; FRIES, L.A.; SCHENKEL, F. S.; ALBUQUERQUE, L. G. Efeitos da heterogeneidade de variância residual entre grupo de contemporâneos na avaliação genética de bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p.1680-1688, 2002.

CORRÊA, M. B. B.; LAURINO, J. N.; CARDOS O, F. F. Caracterização da interação genótipo-ambiente e comparação entre modelos para ajuste de ganho pósdesmama de bovinos Devon via normas de reação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. 8, p. 1460-1467, 2009.

DE JONG, G. Quantitative genetics of reaction norms. **Journal of Evolutionary Biology,** v.3, p. 447-468, 1990.

DE JONG, G. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. **The American Naturalist**, v.145, p.493-512, 1995.

DE JONG, G.; BIJMA, P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. **Livestock Production Science**, v.78, p.195–214, 2002.

DIAZ, I. DEL P.S.; ARAUJO NETO, F. R.; MARQUES, L. F. A.; OLIVEIRA, H. N. Interação genótipo x ambiente e características pré-desmama em animais da raça Simental em duas estações de nascimento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.46, n.3, p.323-330, 2011.

FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. **The American Naturalist, Chicago,** v.86, p.293-298, 1952.

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

FIKSE, W. F.; REKAYA, R.; WEIGEL, K.A. Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. **Livestock Production Science**. v. 82, p. 233-231, 2003.

FRIDRICH, A.B.; SILVA, M.A.; FRIDRICH, D.; CORRÊA, G.S.S.; SILVA, L.O.C.; SAKAGUTI, E.S.; FERREIRA, I.C.; VALENTE, B.D. Interação genótipo × ambiente e estimativas de parâmetros genéticos de características ponderais de bovinos Tabapuã. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.57 n.5, p.663-672, 2005.

HALDANE, J.B.S. The interaction of nature and nurture. **Annals of Eugenics**, 13: 197-205, 1946.

HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and envi ronmental conditions. **Biological Reviews**. v.22, p.195-203, 1947.

HENDERSON, C.R. Applications of linear models in animal breeding. Ontário: University of Guelf, 1984. p. 462.

JAMROZIK, J.; SCHAEFFER, L.R. Estimates of genetic parameters for a test day model with randon regression for yield traits of first lactation Holsteins. **Journal of Dairy Science**, v.80, p.762-770, 1997.

KIRKPATRICK, M.; HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. **Journal of Mathematical Biology**, v.27, p.429-450,1989.

KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. **Genetics**, v.124, n.4, p.979-993, 1990.

KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculture Scandinavia, Section A, Animal Science**, v.52, p.11-24, 2002.

KOMOLDIN, R. Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding. 2003. 36p. Tese (Doutorado em Animal Breeding and Genetics) - Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2003.

LUSH, J.L. **Melhoramento genético dos animais domésticos.** Rio de Janeiro: SEDEGRA. 1964. p. 570.

MEYER, K. Scope for a random regression model in genetic evaluation of beef cattle for growth. **Livestock Production Science**, v.86, p. 69 – 83. 2003.

RAVAGNOLO, O., MISZTAL, I. Genetic component of heat stress in dairy cattle, parameter estimation. **Journal Dairy Science**, v.83, p. 2126 – 2130, 2000.

REIS, J.C.; LÔBO, R.B. Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos. Ribeirão Preto: J.C.R./R.B.L., 1991. 194 p.

ROBERTSON, A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. **Biometrics**, v.15, n.3, p.469-485, 1959.

PEGOLO, N. T.; OLIVEIRA, H. N.; BEZERRA, L. A. F.; LÔBO, R. B. Genotype by environment interaction for 450-day weight of Nelore cattle analyzed by reaction norm models, **Genetics and Molecular Biology**. v. 32, n. 2, p. 281-287, 2009.

PEGOLO, N. T.; ALBUQUERQUE, L. G.; LÔBO, R. B., OLIVEIRA, H. N. Effects of sex and age on genotype × environment interaction for beef cattle body weight studied using reaction norm models. **Journal of Animal Science**, v.89, p.3410–3425, 2011.

RIBEIRO, S.; ELER, J. P.; BALIEIRO, J. C. C.; FERRAZ, J. B. S. Influência da interação genótipo x ambiente sobre características pós-desmama em bovinos da raça nelore. **Veterinária e Zootecnia**, v.14, n.1, p. 72-80, 2007.

SCHAEFFER, L. R., DEKKERS, J. C. M. Random regressions inanimal models for test-day production in dairy cattle. In: WORLD CONGRESS OF GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 5., 1994, Edinburgh. **Proceedings...** v.18, p.443.

SCHAEFFER, L. R. Application of random regression models in animal breeding. **Livestock Production Science**. v. 86, p. 35-45, 2004.

SCHAEFFER, L. R. 2000. Random regression models. Lecture notes. Disponível: http://www.aps.uoguelph.ca/~lrs/ANSC637/LRS14/ Acessado em Março de 2011.

SHARIATI, M. M. SU, G.; MADSEN, P.; SORENSEN, D. Analysis of milk production traits in early lactation using a reaction norm modelo with unknown covariates. **Journal Dairy Science**. v.90, p. 5759-5766, 2007.

STRANDBERG, E., KOLMODIN, R., MADSEN, P., JENSEN, J., JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied by use of reaction norms. **Proc. Interbull. Meet. Bled. Slovenia Bull.** v.25, p.41–45, 2000.

SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S.; SORENSEN, D.; KORSGAARD, I. R.; JENSEN J. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, v.84, p.1651-1657, 2006.

TORAL, F.L.B.;. SILVA, L. O. .C; MARTINS, E. N.; GONDO, A.; SIMONELLI, S. N. Interação genótipo x ambiente em características de crescimento em bovinos da raça Nelore no Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.33, n.6, p.1445-1455, 2004.

CAPÍTULO 2 – ESTUDO DA INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE POR MEIO DE MODELOS DE NORMAS DE REAÇÃO EM BOVINOS DE CORTE DA RAÇA NELORE

RESUMO

Registros de 437.681 animais nascidos entre 1980 a 2011 foram utilizados com o objetivo de verificar a presença de interação genótipo-ambiente (IGA) nas características peso aos 120 (P120), 210 (P210), 365 (P365) e 450 (P450) dias de idade, por meio de normas de reação, obtidas por regressão aleatória, em bovinos de corte da raça Nelore. O modelo incluiu os efeitos fixos de grupos de contemporâneos e como aleatórios, os efeitos genético de touro e residual. Os componentes de (co)variância foram obtidos empregando-se o programa AIREML. Os descritores ambientais foram formados seguindo três diferentes maneiras. Os grupos ambientais FA e FAE foram formados, respectivamente, por fazenda-ano e fazenda-ano-estação. A definição FAE_{IT} seguiu uma metodologia iterativa que utiliza as soluções dos grupos de contemporâneo para formação da variável ambiental. As estimativas das herdabilidades foram crescentes ao longo do gradiente ambiental, apresentando os valores mais elevados nas condições mais favoráveis, demonstrando que há modificação nos parâmetros genéticos em função do ambiente. Foram obtidas correlações genéticas entre o nível e inclinação das normas de reação de média a alta magnitude, variando em função da característica estudada e definição do descritor ambiental. Correlações genéticas de baixa magnitude obtidas entre os diferentes grupos ambientais caracterizaram importante IGA. Os resultados obtidos nesse estudo apontam para a importância de se considerar nas avaliações genéticas de bovinos de corte a interação genótipo-ambiente, utilizando modelos de normas de reação que possibilitam obter informações de desempenho em diversos ambientes de produção.

Palavras-chave: correlações genéticas, descritores ambientais, peso, regressão aleatória

INTRODUÇÃO

Pesquisas na área de melhoramento genético animal são de fundamental importância para a identificação e acasalamento de animais geneticamente superiores, visando maximizar o progresso genético. Nesse contexto, por sua devida importância, conceitos sobre o ambiente de seleção dos animais têm sido amplamente discutidos na literatura. Segundo REIS e LÔBO (1991), o ambiente tem forte influência nos resultados obtidos pelo melhoramento.

Baseado na diversidade de sistemas de produção, fatores climáticos e constituição genética dos rebanhos encontrados no Brasil, o desenvolvimento de estudos relacionados à interação genótipo-ambiente em bovinos é essencial para investigar o efeito ambiental sobre os genótipos dos animais. De acordo com PÉGOLO et al. (2009), o desafio é avaliar a extensão da interação genótipo-ambiente ao longo de diferentes sistemas de produção utilizados pelos produtores de uma determinada raça, associando uma importância econômica e biológica.

Estudos conduzidos para investigar a presença de interação genótipo-ambiente evidenciam a importância do ambiente de criação dos animais de produção, bem como o ambiente de seleção de futuros reprodutores. Segundo VIA & LANDE (1984), variações fenotípicas causadas pelo ambiente são comuns nas características quantitativas nos animais expostos a ambientes heterogêneos. Tal situação é verificada quando a progênie de um mesmo reprodutor é submetida a ambientes distintos.

WOLTERECK (1909), citado por KOMOLDIN (2003), definiu normas de reação (NR), como o fenótipo de um animal que varia como uma função contínua em relação ao ambiente que está exposto. Estudos utilizando a metodologia de regressão aleatória numa abordagem de norma de reação, em raças zebuínas, estão em desenvolvimento. SCHAEFFER (2004) discute sobre a aplicação dos modelos de regressão aleatória (MRA) no melhoramento animal. Dentre as possíveis aplicações da MRA, o autor destaca o uso dessa metodologia na identificação de interação genótipo-ambiente através das normas de reação.

Com este estudo objetivou-se verificar a magnitude da interação genótipoambiente sobre o peso em diferentes idades (120, 210, 365 e 450 dias) em bovinos da raça Nelore, por meio das normas de reação ao ambiente, obtida por regressão aleatória.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados dados de 437.681 animais participantes do programa de melhoramento genético da raça Nelore (Nelore Brasil), conduzido pela Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores (ANCP). As informações coletadas são provenientes de 397 rebanhos distribuídos em 12 estados brasileiros com nascimentos de 1980 a 2011.

Os grupos de contemporâneos (GC) foram formados com informações de fazenda, ano e estação de nascimento, sexo, e manejo alimentar. Foram eliminados registros inferiores e superiores a três desvios-padrão em relação à média do peso padronizado, bem como grupos de contemporâneos com menos de cinco animais e progênie de apenas um touro. No arquivo de dados foram considerados touros com mais de 60 progênies distribuídas em pelo menos 20 grupos ambientais.

Os pesos padronizados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade (P120, P210, P365 e P450, respectivamente) foram analisados sob diferentes modelos. Os modelos diferiram pela metodologia de formação dos descritores ambientais.

Nas análises, utilizou-se modelo touro, considerando como efeito fixo os grupos de contemporâneos e, como aleatórios, touro e resíduo. O resíduo foi modelado considerando-se a heterogeneidade de variância nos diferentes grupos ambientais, através de uma função exponencial. Os componentes de (co)variâncias foram estimados por regressão aleatória. Polinômios de Legendre de segunda ordem (primeiro grau) foram utilizados, sendo a importância da interação genótipo-ambiente relacionada à variância do coeficiente de inclinação (CARDOSO et al., 2008, CORRÊA et al., 2009, PÉGOLO et al., 2009).

Os descritores ambientais para cada característica foram caracterizados pelas médias dos grupos ambientais (GA), definidos de duas diferentes formas: grupos fazenda-ano (FA) e fazenda-ano-estação (FAE). As médias dos grupos foram padronizadas para uma distribuição com média zero e desvio-padrão igual a um. Posteriormente, tais valores foram multiplicados por dez, e as partes inteiras foram utilizadas para agrupar os GA.

Os limites dos GA, inferior e superior, respectivamente, foram -15 e +16 (1 a 32). Valores abaixo de -15 foram agrupados com o GA limite inferior e os superiores a +16 foram considerados no GA limite superior. Além dos modelos considerando os grupos ambientais FA e FAE, utilizou-se um método iterativo (FAE_{IT}), descrito por CALUS et al. 2004, para definição dos GA. Inicialmente, o dados utilizados no método iterativo correspondiam ao modelo FAE. As soluções dos GC, obtidas na primeira iteração, foram padronizadas para média zero e desvio padrão igual a um. Os valores padronizados foram utilizados para redefinir os GA, e utilizados na análise posterior (segunda iteração).

Após a primeira iteração, optou-se por uma distribuição mais extensa quando comparados aos modelos FA e FAE. Dessa forma, os limites, inferior e superior, respectivamente, considerados foram: -22 e +23 (1 a 46), totalizando 46 grupos. Após a segunda iteração, a posição dos grupos foi comparada, por correlação, com a análise anterior. As iterações foram realizadas até que a correlação entre os GA da atual e a análise antecedente fosse no mínimo 0,9999 (PÉGOLO et al., 2009).

A estrutura e estatística descritiva dos dados para cada análise estão apresentadas na Tabela 1. Os grupos ambientais formados por fazenda-ano foram mais sensíveis às consistências aplicadas, resultando em conjuntos menores de dados para as análises. O número de touros, para todas as idades, também foi menor quando comparados aos grupos formados por fazenda-ano-estação.

Tabela 1 – Estrutura e estatística descritiva dos dados: número de dados, número de touros, número de grupos de contemporâneos (GC), média, desvio-padrão (D.P.), mínimo e máximo.

	Número de dados	Número de touros	Número de GC	Média (kg)	D.P. (kg)	Mínimo (kg)	Máximo (kg)
FA ₁₂₀	59226	195	2720	129,11	19,31	52,00	203,00
FA ₂₁₀	80172	285	3890	190,21	28,53	68,00	315,00
FA ₃₆₅	52237	248	3047	242,10	39,35	94,00	433,00
FA ₄₅₀	45858	248	3018	280,03	45,48	113,00	534,00
FAE ₁₂₀ FAE _{IT120}	88694	333	3595	129,34	19,32	50,00	211,00
FAE ₂₁₀ FAE _{IT210}	97944	377	4559	189,72	28,64	68,00	327,00
FAE ₃₆₅ FAE _{IT365}	60995	320	3449	241,49	39,41	94,00	490,00
FAE ₄₅₀ FAE _{IT450}	55754	296	3539	279,72	45,59	113,00	534,00

As análises correspondentes foram: FA_{120} , FA_{210} , FA_{365} , FA_{450} , FAE_{120} , FAE_{210} , FAE_{365} , FAE_{450} , FAE_{17120} , FAE_{17365} e FAE_{17450} .

Através das Figuras 1 e 2 podemos verificar a distribuição dos dados ao longo do gradiente ambiental para os grupos formados por fazenda-ano e fazenda-ano-estação, respectivamente. Cabe destacar, que os grupos ambientais utilizados nas análises que adotaram o método iterativo foram formados por FAE. Após a primeira interação, os GA foram reorganizados conforme a distribuição das soluções dos grupos de contemporâneos e 14 novos grupos foram formados (Figura 3).

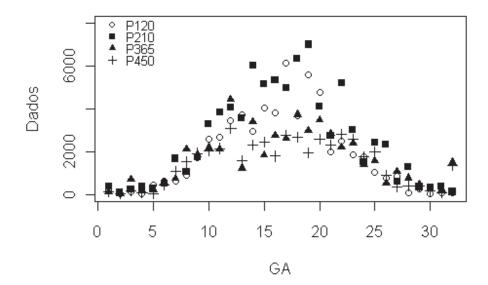


Figura 1 – Distribuição dos dados ao longo do gradiente ambiental dos grupos ambientais formados por fazenda-ano (FA).

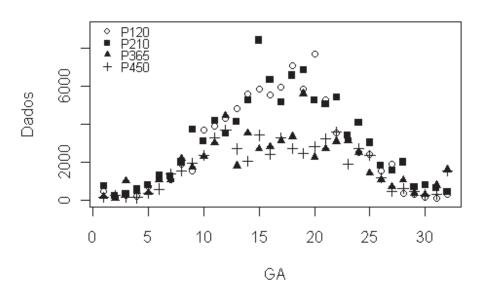


Figura 2 – Distribuição dos dados ao longo do gradiente ambiental dos grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE).

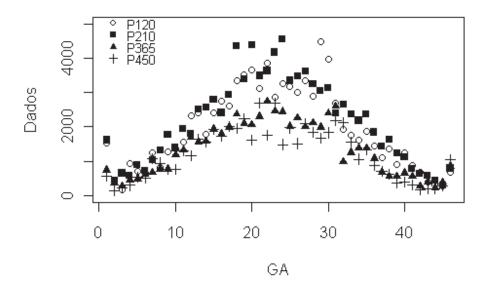


Figura 3 – Distribuição dos dados ao longo do gradiente ambiental dos grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE_{IT}), após a primeira iteração.

As análises para cada característica foram realizadas através do programa AIREMLF90 (Misztal, 2011). Os valores iniciais de (co)variâncias foram obtidos através do algoritmo EM-REML (DEMPSTER et al., 1977), desconsiderando a heterogeneidade de variâncias residuais. Tal procedimento foi realizado visando facilitar a convergência nas estimações obtidas usando algoritmo AI-REML (GILMOUR et al., 1995). O modelo foi definido como:

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{m=0}^{ka-1} \beta_m \, \Phi_m \left(G A_{ij} \right) + \sum_{m=0}^{ka-1} \alpha_{im} \, \Phi_m \left(G A_{ij} \right) + \varepsilon_{ij}$$

em que y_{ij} representa a j-ésima observação da progênie do i-ésimo touro, (GA_{ij}) é o grupo ambiental da j-ésima progênie do i-ésimo touro, $\Phi_m(GA_{ij})$ é o m-ésimo polinômio de Legendre relacionado ao respectivo grupo ambiental, F_{ij} é o efeito fixo de grupo de contemporâneo, β_m é o coeficiente de regressão fixa, α_{im} é o coeficiente de regressão aleatória, k_a refere-se a ordem do polinômio e ε_{ij} , o resíduo aleatório associado as observações. Em termos matriciais o modelo completo utilizado nas análises pode ser representado por:

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

onde y é o vetor de observações, β é o vetor dos efeitos de grupo de contemporâneo, s é o vetor de coeficientes aleatórios de touro, X e Z são as matrizes de incidência que associam β e s, respectivamente, as observações e ϵ o vetor de resíduos.

Sobre o modelo estabelecem-se as seguintes pressuposições:

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

em que K_s é a matriz de coeficientes da função de covariância para o efeito de touro; A, a matriz de parentescos aditivos; R, as variâncias residuais e \otimes é o operador do produto direto entre matrizes.

A variância residual foi modelada como uma função exponencial:

$$\sigma_e^2(GA) = \exp\left(\sum_{i=1}^n \psi_i \, \Phi_i(GA)\right)$$

em que GA é o grupo ambiental, n é o número de parâmetros que descrevem mudanças da variância residual, ψ_i é o i-ésimo parâmetro da função a ser estimado e $\Phi_i(GA)$ é o i-ésimo polinômio de Legendre relacionado ao respectivo grupo ambiental.

A variância genética aditiva foi obtida multiplicando a variância de touro por quatro ($\sigma_a^2 = 4\sigma_s^2$). As herdabilidades foram calculadas como $4\sigma_s^2/(\sigma_s^2 + \sigma_e^2)$.

Os valores genéticos (VG) de cada touro ao longo do gradiente ambiental são definidos como o dobro das diferenças esperadas na progênie (DEP), obtidas pela seguinte equação:

$$DEP(t|GA) = \sum_{m=0}^{ka-1} \alpha_{im} \, \Phi_m \left(GA_{ij} \right)$$

em que DEP(t|GA) representa a DEP do touro para cada grupo ambiental, (GA_{ij}) é o grupo ambiental da j-ésima progênie do i-ésimo touro, $\Phi_m(GA_{ij})$ é o m-ésimo polinômio de Legendre relacionado ao respectivo grupo ambiental e k_a refere-se a ordem do polinômio.

A verificação da magnitude de IGA através das correlações genéticas entre os diferentes grupos ambientais foi realizada conforme proposto por ROBERTSON (1959), que usou como referência o valor de 0,80, relatando que valores de correlações genéticas inferiores a este são indicativos da existência de interação. As NR dos touros, obtidas através das DEPs preditas ao longo do gradiente ambiental também foram utilizadas para verificar a importância da IGA.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Descritores ambientais baseados na média dos pesos ajustados (P120, P210, P365 e P450) dos grupos formados pela concatenação de fazenda-ano (FA)

. As variâncias genéticas estimadas considerando os grupos ambientais formados por fazenda e ano, variaram ao longo do gradiente ambiental, apresentando comportamento semelhante para as características P365 e P450 (Figura 4). Houve incremento das variâncias genéticas à medida que aumentou o valor do grupo ambiental. Assim como as variâncias genéticas, as herdabilidades foram crescentes de acordo com o ambiente. As herdabilidades para pesos P120 e P210 sofreram acréscimo de menor magnitude quando comparados às demais características

Os coeficientes de herdabilidade (h²) no início do descritor ambiental foram superiores a região média, entretanto as diferenças foram pequenas. Com exceção do peso aos 120 dias de idade todas as estimativas de h² no extremo superior do gradiente foram superiores às demais regiões. Os resultados obtidos estão de acordo com outros estudos de normas de reação (FIKSE et al., 2003; KOLMODIN, 2003; SU et al., 2006; CARDOSO et al., 2007, CORRÊA et al., 2009), e indicam que a resposta à seleção aumenta à medida que melhora o nível dos grupos ambientais. As maiores diferenças encontradas foram para os pesos aos 365 e 450 dias, que variaram, respectivamente, de 0,10 a 0,25 e 0,15 a 0,29. Estes resultados seriam esperados, pois segundo HAMMOND (1947) os melhores ambientes permitem aos animais expressarem melhor seu potencial genético. Outra explicação pode ser encontrada em FALCONER (1952),

segundo o qual, diferentes componentes genéticos estariam sendo considerados nos diferentes ambientes. Assim, nos ambientes mais favoráveis, o peso dos animais estaria mais relacionado ao apetite, enquanto nos piores estaria relacionado à eficiência alimentar. Isto explicaria também, segundo PÉGOLO (2009), a menor herdabilidade encontrada nos ambientes intermediários, em que nenhum dos dois conjuntos de genes (responsáveis pelo apetite, ou pela eficiência) estaria prioritariamente relacionado com o peso. Para o peso aos 210 dias, os valores obtidos foram de 0,05 a 0,13. As herdabilidades dos grupos ambientais menos favoráveis (GA entre -15 e -11) foram superiores aos grupos intermediários (GA entre -10 e -2). Enquanto que para o P120, os coeficientes de herdabilidade foram praticamente constantes ao longo do gradiente ambiental.

As herdabilidades estimadas, ao longo do gradiente ambiental, para o peso aos 120 dias de idade foram de baixa magnitude e estão de acordo com os valores encontrados, em animais da raça Nelore, por CYRILLO et al. (2004). O mesmo ocorre com a magnitude das estimativas de herdabilidade para o P210 (ELER et al., 1995; CAMPÊLO et al., 2004). As maiores estimativas de herdabilidade encontradas para P365 e P450 foram de magnitude moderada indicando que, parte da variação entre os animais, para estas características, está relacionada às diferenças no mérito genético dos animais.

As estimativas de variância fenotípica e variância residual (Figura 5) apresentaram a mesma tendência para todas as idades. As variâncias aumentaram ao longo do gradiente ambiental, sendo os maiores valores observados nos grupos ambientais de melhores níveis. Através da inspeção gráfica, pode-se observar que as variâncias fenotípicas e residuais das características P120 e P210, apesar das diferenças em magnitude, apresentaram trajetórias semelhantes ao longo do descritor ambiental. O mesmo comportamento pode ser observado para as estimativas de variância para P365 e P450, que se mostram paralelas. Este aumento das variâncias pode ser considerado como um efeito de escala, em função do aumento dos valores da medida. As correlações entre nível e a inclinação das normas de reação adaptativas (NRA), para P120, P210, P365 e P450, foram, respectivamente, 0,14, 0,42, 0,62 e 0,56.

Valores positivos altos para estas indicam que animais geneticamente superiores tendem a responder de forma positiva à melhoria do ambiente. Neste caso, os animais de maior valor genético para o P365 foram os que mais responderam a melhora do ambiente, evidenciando o efeito de escala da IGA.

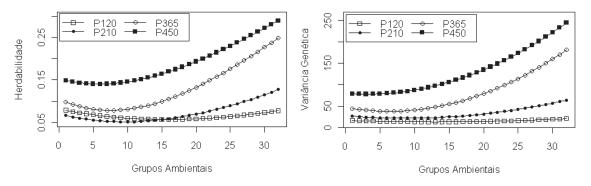


Figura 4 – Estimativas de herdabilidade e variância genética aditiva (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano (FA) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

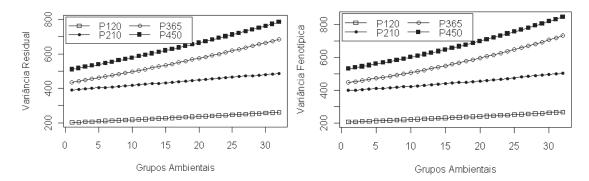


Figura 5 – Estimativas de variância residual (kg²) e variância fenotípica (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano (FA) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

As correlações genéticas (Figura 6) apresentaram valores entre ambientes extremos de 0,44 (P120), 0,18 (P210), 0,09 (P365) e 0,47 (P450). Os menores valores de correlação genética foram sempre observados entre ambientes extremos opostos. O peso aos 365 dias apresentou as menores correlações entre ambientes mais distintos, que talvez possam também ser atribuídas a escassez de alimentos que em geral

coincide com o período pós desmama. Outro ponto que deve ser ressaltado com relação a essa fase do crescimento é a perda do efeito materno que age como um tampão na diferenciação ambiental. Para todas as idades verifica-se que grupos ambientais próximos apresentam altas correlações genéticas. O contrário ocorre à medida que os ambientes se tornam distantes, apresentando valores de correlação genética de baixa magnitude.

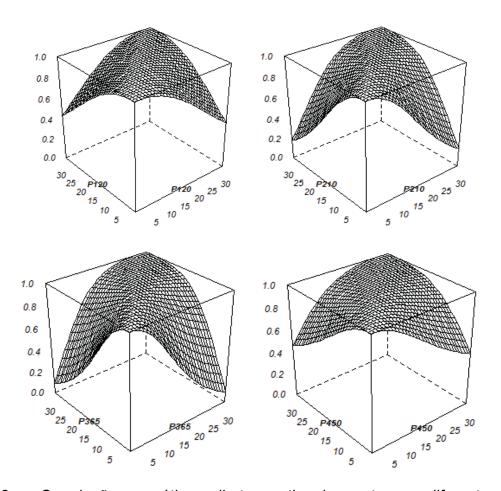


Figura 6 – Correlações genéticas diretas estimadas entre os diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano (FA) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade.

Na Figura 7 estão apresentadas as NRA, através das diferenças esperadas na progênie (DEP) ao longo do gradiente ambiental, dos dez melhores animais classificados pelo seu desempenho no ambiente favorável, bem como dos dez

melhores animais classificados à partir do ambiente mais desfavorável. O comportamento das NRA reflete a importância da IGA. Genótipos plásticos estão relacionados às inclinações mais acentuadas e apresentam maior sensibilidade a mudanças de ambiente, enquanto que os genótipos robustos, associados às menores inclinações, são menos sensíveis. Através da inspeção gráfica pode-se observar, para todas as características estudadas, a presença de interação genótipo-ambiente evidenciada pela variação dos valores genéticos dos touros ao longo do gradiente ambiental. Outro ponto que deve ser destacado é a reclassificação dos indivíduos conforme o nível dos grupos ambientais.

Dentre os animais selecionados no pior ambiente, o peso aos 120 dias apresentou os animais mais robustos. Entretanto, para todas as idades, a maior parte dos animais classificados nesse ambiente não correspondeu à melhora no ambiente, apresentando valores genéticos inferiores à medida que aumentou o nível do grupo ambiente. O contrário ocorre quando os animais foram classificados a partir do melhor ambiente. Nesse caso pode-se verificar que a maioria dos animais teve normas de reação crescentes com melhores DEPs em ambientes mais favoráveis. Genótipos considerados muito plásticos, geneticamente superiores em ambientes de alto nível podem prejudicar o processo de seleção e o ganho genético do rebanho se selecionados para se reproduzirem em determinados ambientes, pois o ótimo desempenho da progênie verificado em ambientes favoráveis não é equivalente em ambientes de baixo nível.

A plasticidade dos animais aumentou até o peso aos 365 dias. Dessa forma, o P365 foi a característica que apresentou as inclinações mais acentuadas, ou seja, genótipos mais sensíveis as mudanças de ambiente. Em geral, para todos os pesos, houve maior incidência de genótipos robustos, verificados através de menores inclinações das normas de reação.

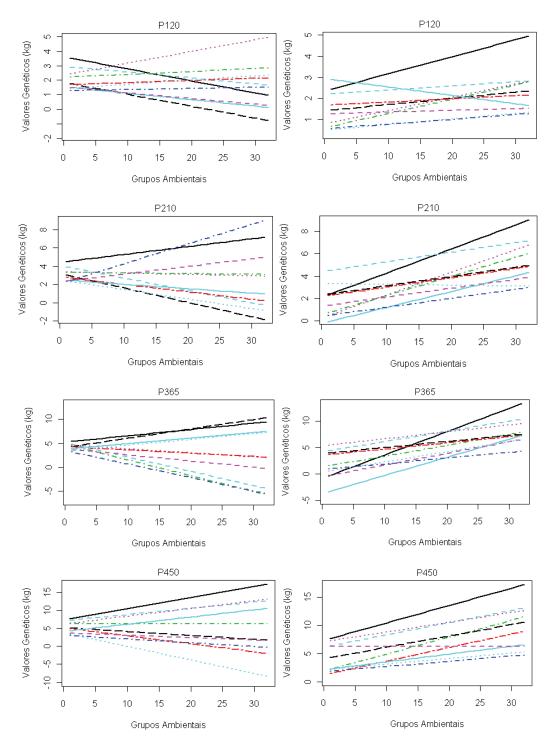


Figura 7 – Normas de reação para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias, dos dez melhores touros classificados no grupo ambiental mais desfavorável (esquerda)

e dez melhores touros classificados grupo ambiental mais favorável (direita) nas análises realizadas utilizando os descritores ambientais formados por fazenda-ano (FA).

É interessante observar que, em geral, a desmama ocorre na seca, época de maior escassez de alimentos em que muitos animais criados a pasto perdem peso. Assim, é possível que a maior importância da IGA para o P365, evidenciada pela maior correlação entre os parâmetros da NRA, pelas correlações genéticas entre os diferentes GAs, e pela maior plasticidade observada nas NRAs apresentadas na Figura 7, seja consequência do menor nível médio de alimentação, no período que pós-desmama.

Descritores ambientais baseados na média dos pesos ajustados (P120, P210, P365 e P450) dos grupos formados pela concatenação de fazenda-ano-estação (FAE)

As estimativas de herdabilidade e variância genética para os grupos ambientais formados por FAE, dos pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade estão apresentadas na Figura 8. O comportamento das variâncias genéticas ao longo do gradiente ambiental foi semelhante para todas as características avaliadas. As variâncias genéticas e os coeficientes de herdabilidade para P120, P210 e P365 foram próximos nos primeiros grupos ambientais, aumentando à medida que os grupos se tornavam favoráveis. Para o P450 a diferença do valor do primeiro grupo em relação aos seguintes ambientes foi mais pronunciada. Entretanto, após o oitavo grupo, esses valores assumiram a mesma tendência observada nas demais características.

As maiores herdabilidades nos melhores grupos dos pesos aos 365 e 450 dias, foram inferiores as encontradas nos grupos formados por FA. As herdabilidades para P365 e P450 variaram de 0,10 a 0,22 e 0,14 a 0,27, respectivamente. Nos casos de P120 e P210, os maiores valores de herdabilidade, verificados nos grupos ambientais de melhores níveis, foram superiores às encontradas nos grupos formados por FA. O maior acréscimo foi para a característica P120, onde os valores obtidos foram 0,08 a 0,16. As herdabilidades estimadas para o P210 nos diversos grupos ambientais variaram entre 0,07 a 0,19. Através da inspeção gráfica podemos verificar que as

estimativas de herdabilidade para os pesos as idades padrão, tendem a aumentar com a idade do animal. Essa tendência tem sido citada por diversos autores (MALHADO et al., 2002; BOLIGON et al., 2008) e se justifica pelo fato de que grande parte dos genes responsáveis pela expressão do peso em uma determinada idade atua também sobre o peso nas idades posteriores. Herdabilidades mais altas seriam esperadas em função da maior especificidade dos grupos ambientais, que passaram a incluir também o efeito da estação de nascimento dos animais. Os resultados aqui encontrados talvez indiquem que para o peso aos 120 dias e 210 dias os efeitos da estação de nascimento sejam mais pronunciados.

As estimativas de variância fenotípica e variância residual (Figura 9) apresentaram o mesmo comportamento para todas as idades. As variâncias aumentaram ao longo do gradiente ambiental, sendo os maiores valores observados nos grupos ambientais de melhores níveis. Conforme relatado acima, as herdabilidades para P120 e P210 foram superiores quando comparadas as obtidas pelos grupos formados por FA. Tal aumento está relacionado às maiores estimativas das variâncias genéticas, atribuindo maior proporção da variação fenotípica a fatores genéticos. As correlações genéticas entre nível e a inclinação, para P120, P210, P365 e P450, foram, respectivamente, 0,50, 0,60, 0,63 e 0,53. Com exceção do P450, as correlações genéticas entre nível e a inclinação sofreram acréscimo. Os coeficientes de correlação das características P120 e P210 apresentaram diferenças marcantes quando comparados ao descritor calculado como média de fazenda-ano, entretanto animais geneticamente superiores para a característica P365 foram os que mais tiveram normas de reação adaptativas positivas, evidenciando o efeito de escala da interação genótipo-ambiente.

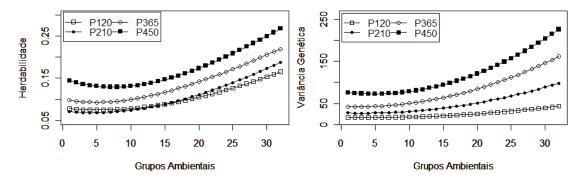


Figura 8 – Estimativas de herdabilidade e variância genética aditiva (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

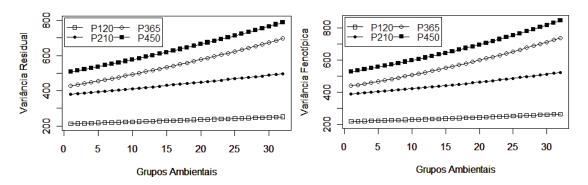


Figura 9 – Estimativas de variância residual (kg²) e variância fenotípica (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados por fazenda-ano-estação (FAE) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

As superfícies de correlações genéticas estimadas entre os diferentes grupos ambientais estão apresentadas na Figura 10. Os menores valores de correlação genética, que são indicativos da importância da IGA e mudança na classificação dos animais, foram observados entre ambientes extremos opostos, 0,44, 0,41, 0,44 e 0,39, para P120, P210, P365 e P450, respectivamente. Os valores de correlação genética para os P120 e P450 foram semelhantes aos obtidos na formação dos grupos ambientais por FA. As maiores mudanças ocorreram para os pesos P210 e P365. Houve aumento das correlações entre ambientes opostos indicando IGA menos importante para essas características quando os grupos ambientais foram baseados em

FAE. Este resultado não era esperado uma vez que quanto mais específica a descrição dos grupos ambientais (inclusão da estação de nascimento) mais específicos deveriam ser os genótipos adaptados a cada um deles.

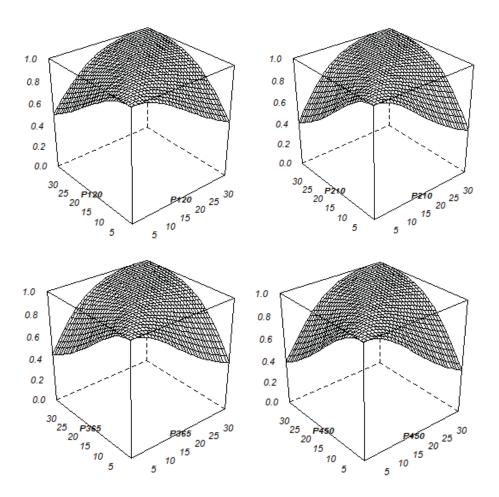
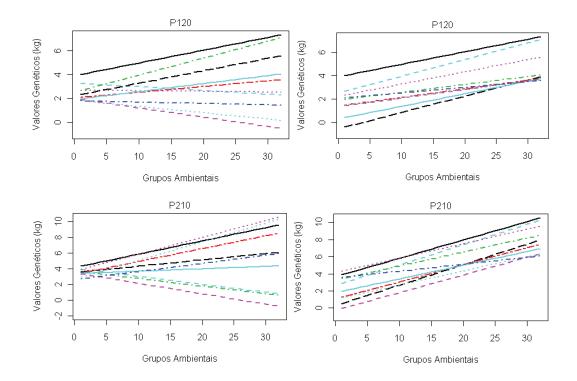


Figura 10 – Correlações genéticas diretas estimadas entre os diferentes grupos ambientais formados por FAE para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade.

As NRA, dos dez melhores animais classificados pelo seu desempenho da progênie no ambiente favorável e no ambiente mais desfavorável permitem observar a alteração do ranking dos animais conforme os diferentes grupos ambientais, evidenciando mais uma vez a importância da IGA. Para todas as características e

critérios de classificação (ambiente favorável x desfavorável) houve maior ocorrência de indivíduos com maior sensibilidade às mudanças no ambiente, determinados como genótipos plásticos. Em relação à análise anterior um maior número de animais selecionados a partir do ambiente desfavorável, tiveram norma de reação adaptativas com inclinação positiva. Como destaque para esse comportamento das NR ao longo do gradiente ambiental podemos apontar o P365. Ainda baseado nessa classificação os pesos aos 120 e 450 dias apresentaram o maior número de animais que responderam de forma negativa o aumento do nível do gradiente.

Quando a classificação foi realizada baseada nos melhores animais nos ambientes favoráveis, o peso P365 apresentou o genótipo com a inclinação mais acentuada. Os dois critérios de classificação adotados nesse estudo apresentam animais em comum. Esses animais são menos sensíveis a variações de ambiente, o que lhes confere um bom desempenho em todos os ambientes.



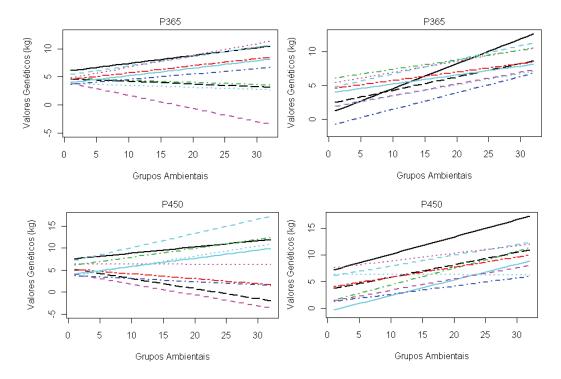


Figura 11 – Normas de reação para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias, dos dez melhores touros classificados no grupo ambiental mais desfavorável (esquerda) e dez melhores touros classificados grupo ambiental mais favorável (direita) nas análises realizadas utilizando os descritores ambientais formados por fazenda-anoestação (FAE).

Descritores ambientais baseados na média dos pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias dos grupos formados através das soluções dos grupos de contemporâneos obtidas por um método iterativo (FAE_{IT})

A analise por grupos ambientais definidos através de um processo iterativo, proposto por CALUS et al. (2004), tem como objetivo reduzir o viés causado pelo uso não aleatório de touros nos diferentes grupos ambientais, touros com poucas progênies, bem como rebanhos formados com um pequeno número de animais. Os coeficientes de herdabilidade estimados nesta análise (Figura 12) foram semelhantes aos

encontrados na análise que definiu os grupos ambientais como FAE (Figura 8). As estimativas de herdabilidade foram mais altas nos extremos ambientais favoráveis e desfavoráveis, sendo mais pronunciadas nas características P365 e P450. A partir de uma determinada região média mais próxima ao ambiente desfavorável, os valores de herdabilidade aumentaram ao longo do gradiente ambiente. Tais resultados indicam que uma maior proporção das diferenças entre os animais é explicada por fatores genéticos em relação aos grupos ambientais à medida que as condições de criação são melhores. Os valores estimados de herdabilidade para P120, P210, P365 e P450, variaram de 0,07 a 0,17; 0,07 a 0,20; 0,11 a 0,19; e 0,13 a 0,28, respectivamente.

As estimativas de herdabilidade em estudos de modelos de normas de reação com animais da raça Nelore, utilizando modelo touro e resíduo modelado em classes, PÉGOLO et al. (2011), foram superiores as encontradas nesse estudo. As herdabilidades relatadas variaram 0,11 a 0,31, 0,14 a 0,30, 0,17 a 0,42 e 0,20 a 0,39, para P120, P210, P365 e P450, respectivamente.

As variâncias genéticas apresentaram tendências semelhantes as das herdabilidades. O P450 apresentou as maiores variações entre classes, o aumento ficou mais evidente a partir da região média do gradiente. As estimativas de variância fenotípica e variância residual (Figura 13) apresentaram o mesmo comportamento para todas as idades. As variâncias aumentaram ao longo do gradiente ambiental, sendo os maiores valores observados nos grupos ambientais mais favoráveis. As correlações genéticas entre nível e a inclinação, para P120, P210, P365 e P450 foram, respectivamente, 0,46, 0,60, 0,60 e 0,58. As estimativas de correlação entre nível e a inclinação foram semelhantes as encontradas no grupos ambientais formados por FAE. O maior incremento de correlação verificado foi para a característica P450, passando de 0,53 (FAE) para 0,58 nos descritores ambientais obtidos pelo processo iterativo.

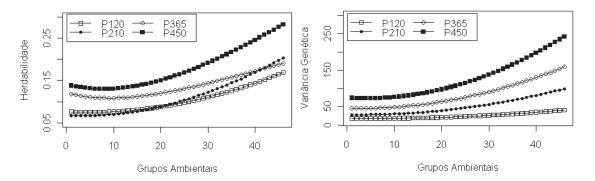


Figura 12 – Estimativas de herdabilidade e variância genética aditiva (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE_{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

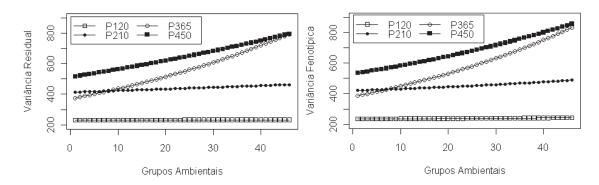


Figura 13 – Estimativas de variância residual (kg²) e variância fenotípica (kg²) nos diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE_{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias.

As superfícies de correlações genéticas estimadas entre os diferentes grupos ambientais estão apresentadas na Figura 14. Os menores valores de correlação genética, que são indicativos de importante IGA e mudança na classificação dos animais, foram observados entre ambientes extremos opostos, 0,57, 0,47, 0,48 e 0,44, para P120, P210, P365 e P450, respectivamente. Para todas as características, as correlações sofreram alteração quando comparadas às outras análises. As estimativas de correlação genética para os todos os pesos aumentaram, indicando menor importância da IGA nessa formação dos descritores, entretanto, as mudanças não

foram de grande magnitude. A maior diferença de correlação observada, entre ambientes extremos, foi para o P210.

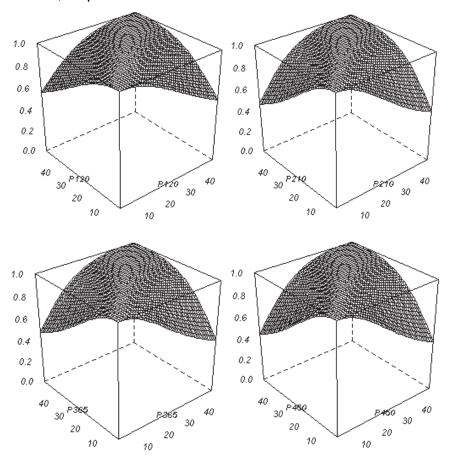


Figura 14 – Correlações genéticas diretas estimadas entre os diferentes grupos ambientais formados pelo método iterativo (FAE_{IT}) para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias de idade.

Na classificação a partir do pior ambiente, as características P120 e P365 apresentaram genótipos mais robustos, quando comparadas as demais características. Assim como constatado na análise FAE parte dos animais selecionados a partir de um ambiente também figuram como geneticamente superiores no outro. Esses animais são genótipos mais robustos, logo, apresentam bom desempenho ao longo de todo gradiente ambiental.

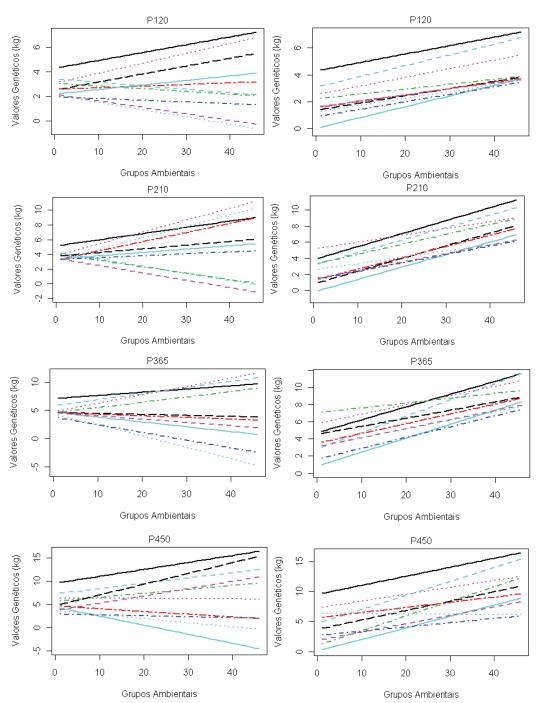


Figura 15 – Normas de reação para os pesos ajustados aos 120, 210, 365 e 450 dias, dos dez melhores touros classificados no grupo ambiental mais desfavorável (esquerda) e dez melhores touros classificados grupo ambiental mais favorável (direita) nas

análises realizadas utilizando os descritores ambientais formados pelo método iterativo (FAE_{IT}).

Comportamento semelhante das NR, dos indivíduos que apresentam desempenho uniforme nos diferentes grupos ambientais, foi verificado para as características de crescimento peso ao nascer, peso aos 205 e 365 dias de idade em animais da raça Angus (MARICLE, 2008) e, produção de proteína e período de serviço em bovinos de leite (KOLMODIN et al., 2004).

Embora não seja possível determinar claramente qual o melhor descritor ambiental nestas análises, os descritores formados a partir do FAE e FAE_{IT} são melhores do que o FA, principalmente em função da magnitude das estimativas de herdabilidade obtidas ao longo do gradiente ambiental.

CONCLUSÕES

Foi verificada a presença de interação genótipo-ambiente para todas as características de crescimento estudadas em bovinos da raça Nelore, analisada por meio de modelos de normas de reação, obtidas por regressão aleatória.

As estimativas de herdabilidade para todas as características foram superiores nos ambientes mais favoráveis, indicando que a resposta à seleção está condicionada ao ambiente de criação dos animais.

O efeito da estação foi importante para definir as variações no gradiente ambiental, visto a elevação das herdabilidades desses modelos.

As normas de reação obtidas a partir dos valores genéticos preditos dos touros, ao longo do gradiente ambiental, mostraram importante alteração no ranking dos animais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BOLIGON, A. A; ALBUQUERQUE, L. G.; RORATO, P. R. N. Associações genéticas entre pesos e características reprodutivas em rebanhos da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 37, n. 4, p. 596-601, 2008.

CALUS, M. P. L.; BIJMA, P.; VEERKAMP, R. F. Effects of data structure on the estimation of covariance functions to describe genotype by environment inter actions in a reaction norm model. **Genetic Selection Evolution**. v. 36, p. 489-507, 2004.

CAMPÊLO, J. E. G.; LOPES, P. S.; TORRES, R. A.; SILVA, L. O. C.; EUCLYDES, R F.; ARAÚJO, C. V.; PEREIRA, C. S. Maternal effects on the genetic evaluation of Tabapuã beef cattle. **Genetics and Molecular Biology**, v. 27, n. 4, p. 517-521, 2004.

CARDOSO, F. F.; OLIVEIRA, M. M.; CAMPOS, L.T. Modelos hierárquicos bayesianos para estudo de interação genótipo-ambiente via normas de reação aplicados ao ganho pós-desmama de bovinos Angus. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 44., 2007, Jaboticabal. Anais...Jaboticabal: SBZ, 2007. 1CD-ROM.

CORRÊA, M. B. B.; LAURINO, J. N.; CARDOS O, F. F. Caracterização da interação genótipo-ambiente e comparação entre modelos para ajuste de ganho pósdesmama de bovinos Devon via normas de reação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. 8, p. 1460-1467, 2009.

CYRILLO, J. N. S. G.; ALENCAR, M..; RAZOOK, A. G.; MERCADANTE, M. E. Z.; FIGUEIREDO, L. A. Modelagem e estimação de parâmetros genéticos e fenotípicos para pesos do nascimento à seleção (378 dias) de machos Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 33, n. 6, p. 1405- 1415, 2004.

DEMPSTER A.P., LAIRD N.M., RUBIN D.B., Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm, **Journal of the Royal Statistical Society.** Series B Series B (Methodological), v. 39, n.1, p. 1-38, 1977.

ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S.; LÔBO, R. B. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 73, p. 3253-3258, 1995.

FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. **The American Naturalist, Chicago,** v.86, p.293-298, 1952.

FIKSE, W. F.; REKAYA, R.; WEIGEL, K.A. Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. **Livestock Production Science**. v. 82, p. 233-231, 2003.

GILMOUR, A. R.; THOMPSON, R.; CULLIS, B. R. Average Information REML: An Efficient Algorithm for Variance Parameter Estimation in Linear Mixed Models, **Biometrics**. v. 51, n. 4, p. 1440–1450, 1995.

HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. **Biological Reviews**. v.22, p.195-203, 1947.

KOMOLDIN, R. Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding. 2003. 36p. Tese (Doutorado em Animal Breeding and Genetics) - Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2003.

KOLMODIN, R. et al. Reaction norms for protein yield and days open in Swedish Red and White dairy cattle in relation to various environmental variables. **Acta Agriculturae Scandinavica A-Animal.** v. 54, p. 139-151, 2004.

MALHADO, C.H.M.; SOUZA, J.C.; SILVA, L.O.C.; FERRAZ FILHO, P.B. Correlações genéticas, fenotípicas e de ambiente entre os pesos de várias idades em bovinos da raça Guzerá no estado de São Paulo. **Archives of Veterinary Science**, v. 7, n. 1, p. 71-75, 2002.

MARICLE, E. A. Genotype by environment interaction estimated by using reaction norms. Columbia: University of Missouri, 2008, 59 p., Thesis of Master Science, Columbia, University of Missouri, 2008.

PÉGOLO, N. T. Interação genótipo-ambiente e sensibilidade ambiental em bovinos de corte. 2009. 116p. Tese (Doutorado em Genética) - Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2009.

PEGOLO, N. T.; OLIVEIRA, H. N.; BEZERRA, L. A. F.; LÔBO, R. B. Genotype by environment interaction for 450-day weight of Nelore cattle analyzed by reaction norm models, **Genetics and Molecular Biology**. v. 32, n. 2, p. 281-287, 2009.

PEGOLO, N. T.; ALBUQUERQUE, L. G.; LÔBO, R. B., OLIVEIRA, H. N. Effects of sex and age on genotype × environment interaction for beef cattle body weight studied using reaction norm models. **Journal of Animal Science**, v.89, p.3410–3425, 2011.

REIS, J.C.; LÔBO, R.B. Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos. Ribeirão Preto: J.C.R./R.B.L., 1991. 194 p.

SCHAEFFER, L. R. Application of random regression models in animal breeding. **Livestock Production Science**. v. 86, p. 35-45, 2004.

SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S.; SORENSEN, D.; KORSGAARD, I. R.; JENSEN J. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, v.84, p.1651-1657, 2006.

VIA, S. & LANDE, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution**. v.39, n. 3, p. 505-522, 1984.