**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Inclusão de efeitos genéticos não aditivos na avaliação de
características de crescimento e carcaça em bovinos compostos
(*Bos taurus* x *Bos indicus*)**

Johanna Ramírez Díaz

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Ciência Animal e Pastagens

**Piracicaba
2013**

Johanna Ramírez Díaz
Zootecnista

Inclusão de efeitos genéticos não aditivos na avaliação de características de crescimento e carcaça em bovinos compostos (*Bos taurus* x *Bos indicus*)

Orientador:
Prof. Dr. **GERSON BARRETO MOURÃO**

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Ciência Animal e Pastagens

Piracicaba
2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Ramírez Díaz, Johanna

Inclusão de efeitos genéticos não aditivos na avaliação de características de crescimento e carcaça em bovinos compostos (*Bos taurus* x *Bos indicus*) / Johanna Ramírez Díaz.- - Piracicaba, 2013.

99 p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. Cruzamento 2. Desenvolvimento ponderal 3. Efeitos genéticos não aditivos
4. Modelos mistos I. Título

CDD 636.2
R173i

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte -O autor"

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Enrique e Magdalena, única razão e causa.

Ao Giorgio Bosi, pelo companheirismo, amor e apoio de inestimável valor.

À inesquecível Daphne (In memoriam)

OFEREÇO

A Deus, por guiar cada um dos meus passos, encorajar-me e proteger-me sempre

Aos meus irmãos, Ruth, Leonel e Carolina

Aos meus sobrinhos, Sandra, Sebastian, Alejandro, Camilo, David e Juliana pelo amor incondicional.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por colocar pessoas e coisas boas no meu caminho.

Ao meu orientador Prof. Dr. Gerson Barreto Mourão pelo apoio constante, pelos conselhos, ensinamentos, palavras de incentivo, amizade e confiança depositada em todos os momentos.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”- Universidade de São Paulo.

Ao Programa de Cooperação Internacional: PEC-PG da Embaixada Brasileira e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro concedido.

Ao Prof. Dr. José Bento Sterman Ferraz, pela disposição e pelo subministro de informações que possibilitaram este trabalho.

Ao Prof. Dr. Roberto Carneiro, pela disposição para resolver minhas dúvidas.

À Profa. Dra. Rachel Santos Bueno pelas sugestões ao trabalho, disposição e pela amizade.

À Elisângela Chicaroni Mattos pela disposição e ajuda na formatação do banco de dados.

Ao Dr. Luiz Gustavo Girardi Figueiredo pela disposição e ajuda nas dúvidas com ASREML.

Ao Diego Cucco, Marina de Nadai Bonin e Miguel Santana pela ajuda com as mensurações de carcaça.

Aos amigos do Grupo de Melhoramento Animal (GEMA) da ESALQ: Aline Zampar, Mayara Salvian, Gregori Rovadoscki, Laiza lung, João Teodoro, Mary Ana Petersen, Simone Pertile, Juliana Petrini, Berna Kappeler, Gilson Rocha, Joana e Marina pelos ensinamentos, amizade, ajuda, convívio, conversas e risadas.

Aos amigos Gerson A. de Oliveira Jr, Laiza lung, Gregori Rovadoscki e Tiago de Almeida Oliveira pela parceria e largas horas de trabalho, pelas críticas, conselhos e conversas.

Ao Giorgio Bosi, pela compreensão da ausência, pela paciência, pelo imenso apoio mesmo que à distância, pelos braços abertos a cada retorno, pelas vibrações a cada conquista e palavras de incentivo sempre.

A Amanda Abdo pela amizade, risadas e a sinceridade das suas opiniões.

Aos amigos da pós-graduação da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Leticia, Ligia, Edward, Liliane, Fausto, Fredy, Verônica, pela amizade.

A Sandra Vicente Augusto pela disposição de sempre.

Aos amigos Daniele Rodrigues, Julian David Alvarado, Luis Gabriel González, John Parra, Susana Alarcón, Pilar Vanegas, Pilar Cortéz, Carlos Eduardo e Karen Sarmiento que sempre torcem para que tudo de certo.

Ao meu amigo Dr. Henry Cardona Cadavid, pela sinceridade dos seus conselhos, pelas horas de conversa, pela disposição de sempre e o carinho.

Ao Prof. Dr. Carlos Manrique Perdomo pela amizade e disposição de sempre.

À minha família e a família Bosi-Negri pelo carinho e torcida

Aos companheiros de casa: Ellen Viegas, Michelle Maia e Marcos Costa por serem minha família em Piracicaba.

Ao meu cunhado Jaime E. Velandia pelo carinho e amabilidade

À Daphne, que mesmo ausente esta sempre próxima de mim, pelo sorriso no coração que trazem suas lembranças.

À Chavela Vargas pela força das suas palavras, que sem sabê-lo, estimularam-me a persistir.

A todos os que contribuíram de alguma maneira com este trabalho.

EPÍGRAFE

“No olvides nunca que un santo es un pecador que persevera”
Nelson Mandela

“El señor nos ha dado muchos días de sol y ligera brisa,
días en los que la pesca fue abundante,
pero también momentos en los que las aguas estuvieron muy agitadas
y el viento contrario.....”

Benedicto XVI

“Run when you can, walk if you have to, crawl if you must; just never give up.” —
Dean Karnazes

SUMARIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO	15
Referências	16
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	17
2.1 Características de importância econômica.....	18
2.2 Efeitos genéticos do cruzamento	20
2.3 Heterose.....	21
2.4 O modelo misto no melhoramento animal.....	22
2.5 Método da Máxima Verossimilhança Restrita – REML	23
2.6 Algoritmo AI-REML (Average Information – Restricted Maximum Likelihood)	24
2.7 Modelo Animal	26
2.8 Modelo animal considerando efeitos maternos	29
2.9 Modelo com ambiente permanente materno	30
2.10 Colinearidade	33
Referências	38
3 EFEITOS GENÉTICOS NÃO ADITIVOS NA ESTIMAÇÃO DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM POPULAÇÕES MULTIRRACIAS DE BOVINOS DE CORTE.....	45
Resumo	45
Abstract	45
3.1 Introdução	46
3.2 Material e métodos.....	47
3.2.1 Dados	47
3.2.2 Consistência dos dados e grupos de contemporâneos (GC)	48
3.2.3 Composição racial	48
3.2.4 Heterozigoses e epistasia.....	50
3.2.5 Análises genéticas.....	50
3.2.6 Comparação dos modelos.....	53
3.3 Resultados e discussão	54
3.3.1 Componentes de (co)variância	55
3.3.2 Herdabilidade.....	57
3.3.3 Comparação de modelos.....	58
3.3.4 Modelos bicaracterística	61

3.3.5	Correlações Genéticas.....	63
3.4	Conclusão.....	66
	Referências.....	66
4	REGRESSÃO RIDGE PONDERADA NA AVALIAÇÃO GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO E CARCAÇA EM POPULAÇÕES MULTIRRACIAS	75
	Resumo	75
	Abstract.....	75
4.1	Introdução.....	76
4.2	Material e Métodos	77
4.2.1	Dados.....	77
4.2.2	Análises estatísticas.....	78
4.2.3	Estimação dos efeitos fixos aditivos.....	79
4.2.4	Diagnóstico de colinearidade e regressão ridge ponderada	81
4.3	Resultados e discussão.....	82
4.3.1	Grau e variáveis envolvidas na dependência linear	82
4.3.2	Comparação das estimativas obtidas pela RR e OLS	84
4.3.3	Parâmetros genéticos	89
4.4	Conclusão.....	95
	Referências.....	95

RESUMO

Inclusão de efeitos genéticos não aditivos na avaliação de características de crescimento e carcaça em bovinos compostos (*Bos taurus* x *Bos indicus*)

Nas últimas décadas, a produção e exportação de carne bovina no Brasil consolidaram o país como um importante fornecedor no mercado internacional. No ano de 2012 o Brasil produziu aproximadamente 17% da demanda mundial de carne, exportando 1.325 milhão de toneladas (USDA, 2012). No entanto, apesar desta posição privilegiada, a produção brasileira é caracterizada pela criação extensiva dos animais e pela baixa qualidade do produto final. O rebanho é composto basicamente por animais *Bos indicus* e seus cruzamentos, com predominância da raça Nelore. Estes animais, por sua vez, apresentam ótima adaptabilidade e resistência ao ambiente tropical, porém com qualidade de carne e carcaça inferior quando comparados a bovinos *Bos taurus*. Assim, buscando indivíduos com maior rusticidade e com melhores índices de crescimento e acabamento de carcaça, os produtores vem utilizando cruzamentos entre bovinos *Bos taurus* X *Bos indicus*, aproveitando os efeitos de heterose e complementariedade entre raças. Os resultados já obtidos reforçam a contribuição dos mestiços na produção de carne, sendo utilizados com maior frequência em ambientes onde animais puros não apresentariam bons desempenhos. Diante disso, a identificação e seleção de animais superiores para ambientes tropicais possibilitariam o atendimento das demandas do mercado, principalmente no que diz respeito à qualidade da carne produzida. Portanto, efeitos genéticos aditivos e não aditivos que influenciam as características de importância econômica devem ser considerados nas avaliações genéticas de animais cruzados. Desta forma, os objetivos deste trabalho foram: I) Estudar a influência dos efeitos genéticos não aditivos na estimação de componentes de variância, parâmetros genéticos e ranking dos animais através de diferentes modelos; II) Estudar a influência da regressão de cumeeira ponderada na redução de colinearidade e na estimação de componentes de variância e parâmetros genéticos. A partir dos resultados foi possível observar que modelos que consideraram efeitos genéticos aditivos e não aditivos da epistasia e de heterozigose foram em geral os mais adequados para descrever o peso a desmama e o ganho de peso da desmama ao sobreano. Para a análise de peso ao nascer, peso aos 12 meses, área do olho do lombo e a espessura de gordura da picanha o efeito da epistasia foi desprezível. Da mesma maneira, foi possível observar que a aplicação da regressão ridge ponderada diminuiu a inflação da variância associada aos efeitos fixos genéticos diretos e maternos e, proporcionou estimativas mais estáveis e plausíveis para as características de crescimento. Em relação aos componentes de variância não foram verificadas diferenças em função da aplicação de regressão ridge ponderada em características de crescimento.

Palavras-chave: Cruzamento; Desenvolvimento ponderal; Efeitos genéticos não aditivos; Modelos mistos

ABSTRACT

Non-additive genetic effects in evaluation of growth and carcass traits in composite beef cattle (*Bos taurus* x *Bos indicus*)

In last year Brazilian beef production and exportation consolidated the country as an important provider in the international market. Thus, in 2012, Brazil provided approximately 17% of global meat demand, exporting 1,325 million tons (USDA, 2012). However, Brazilian production is characterized by extensive grazing system and low meat quality. The Brazilian herd is composed mainly of *Bos indicus* (mostly Nelore) and their crosses. These animals have great adaptability and resistance to tropical environment, but they show lower carcass and meat quality than *Bos taurus* cattle. Thus, looking for individuals with more rusticity and better growth rates and carcass traits, the farmers have been using crossbreed between *Bos taurus* X *Bos indicus*, exploring the heterosis and complementarity effects. Results obtained affirmed the crossbred contribution in meat production, especially in environments where purebred animals would not show good performances. Therefore, the identification and selection of genetically superior animals would meet specific market needs. Thus, is necessary to consider additive and non-additive genetic effects in genetic evaluation. The aims of this study were: I) to study the influence of non-additive genetic effects in the estimation of genetic parameters and ranking of animals across different models. II) To study the influence of weighted ridge regression in collinearity reduction and their effects in genetic parameters estimation. The results showed that models that considered non-additive genetic effects of epistasis and heterozygosity were generally the most suitable to describe the weaning weight and weight gain from weaning to yearling. The epistasis effect was unimportant for birth weight, weight at 12 months, loin rib eye area and fat thickness of. Similarly, it was observed that ridge regression application allowed decreased the inflation variance and provided stable and plausible estimates. No differences due to the application of ridge regression were observed in growth traits.

Keywords: Crossbred; Growth traits; Non-additive genetic effects; Mixed models

1 INTRODUÇÃO

O Brasil possui o segundo maior rebanho do mundo e nas últimas décadas, a produção e as exportações de carne bovina consolidaram o país como um importante fornecedor no mercado internacional. Do total de carne produzido, aproximadamente 80% ou mais, é destinado a consumo interno e o restante exportado. No ano de 2011, 83,5% da carne produzida foi consumida no mercado interno, e em 2012 foram exportadas aproximadamente 1,325 milhão de toneladas, representando o 17% do fornecimento mundial de carne (UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE - USDA, 2012).

De acordo com a Organização das Nações Unidas (UN, 2011) a população mundial deverá atingir cerca de 8 bilhões de pessoas em 2020, e deve chegar a 9,7 bilhões em 2050, com isto, a demanda de alimentos e eficiência nos sistemas de produção dos principais países fornecedores aumentará de forma significativa. De acordo com a Federação das Industriais do Estado de São Paulo (FIESP, 2013), espera-se que a produção e exportação de carne bovina cresçam em torno de 2,1% e 2% ao ano para o período 2012-2022.

A pesar da sua posição privilegiada no mercado de exportações e das projeções de crescimento do setor, a produção brasileira de carne é classificada em uma posição de produção extensiva e de fornecedor de produto de baixa qualidade e confiabilidade, devido à não padronização e a falta de controle sanitário dos animais (BRANDÃO et al., 2013). Neste contexto, a pecuária brasileira requer esforços quanto ao investimento e intensificação no uso de tecnologias em nutrição, sanidade e melhoramento genético de forma sustentável, garantindo a quantidade e a qualidade do produto final, assim como atender tanto ao interesse dos frigoríficos quanto à demanda do mercado consumidor.

Características de produção e qualidade de carne têm mostrado ser suscetível a seleção genética. Com isto, a avaliação e identificação de animais geneticamente superiores permite o aumento na qualidade e produção de carne nas próximas gerações. Diante disto, este trabalho objetivou a aplicação de metodologias que permitam melhorar a avaliação de animais mestiços usualmente utilizados pelos produtores que buscam aproveitar o fenômeno da heterose e complementaridade entre raças.

Referências

BRANDÃO, F.T.; FERREIRA JUNIOR, J.C.; BRICHI, L.O.; MIRANDA, I.T.P. Exportação da carne bovina nacional: os desafios que o setor enfrentará nos próximos anos frente às novas exigências do mercado internacional. **Maringá Management: Revista de Ciências Empresariais**, Maringá, v. 4, n. 2, p. 14, 2007. Disponível em: <www.maringamanagement.com.br/include/getdoc.php?id>. Acesso em: 05 jul. 2013

FEDERAÇÃO DAS INDÚSTRIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO. **Outlook FIESP 2023**: projeções para o agronegócio brasileiro. São Paulo, 2013. 116 p.

UNITED NATIONS. **World population prospects**: the 2010 revision. New York: Department of Economic and Social Affairs, 2011. 503 p.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **GAIN**: Brazil livestock and products semi-annual. 2012. Disponível em: <<http://www.thefarmsite.com/reports/contents/brazillivesamarch12.pdf>> Acesso em: 01 jul. 2013.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O desenvolvimento de raças compostas originou-se a partir das pesquisas realizadas no USMARC do Clay Center localizado na cidade de Nebraska- EE.UU (CUNDIFF et al., 1993, 1997, 1998). No Brasil, o bovino composto Montana Tropical, desenvolvido desde 1994 (LUCHIARI FILHO; MOURÃO, 2006), converteu-se numa alternativa aos problemas de adaptação das raças europeias ao clima tropical com regime a pasto. Este composto é formado por várias raças, as quais estão agrupadas em quatro (4) tipos biológicos denominados pela sigla NABC, e classificadas de acordo com as semelhanças de origem, tipo, função, fisiologia, aspectos de crescimento e reprodução. O tipo biológico N é um agregado de raças zebuínas (*Bos indicus*), representadas principalmente por animais da raça Nelore, incluindo-se também as raças Gir, Guzera, Indubrasil, Tabapuã e outras de origem africana, como o Boran. Essas raças apresentam alta rusticidade, resistência a parasitas e bom rendimento de carcaça. O tipo A é representado por raças bovinas de origem não zebuína adaptadas aos trópicos, através de seleção natural ou artificial. Este grupo inclui as raças Afrikander, Belmont Red, Bosmara, Caracu, Romosinuano, Senepol e outras. Animais destas raças contribuem com alto grau de adaptabilidade ao clima tropical e fertilidade, além de algumas boas características relacionadas à qualidade da carne. As raças taurinas de origem britânica compõem o tipo biológico B, como as raças Aberdeen Angus, Devon, Hereford, Red Angus, RedPoll, South Devon entre outras. Estas raças contribuem com a precocidade sexual e o acabamento de carcaça. Finalmente, o tipo biológico C engloba as raças taurinas da Europa continental, incluindo a Charolesa, a Gelbvieh, a Limousin, a Pardo-Suíço e a Simental que têm alto potencial de crescimento, de rendimento e de qualidade de carcaça (FERRAZ; ELER; GOLDEN, 1999). Neste último grupo, o “Programa Montana” evita usar reprodutores que deixem descendência de grande porte, pois poderiam levar a problemas de partos. Características de precocidade e crescimento são rigorosamente avaliadas.

A composição racial dentro do programa Montana é calculada como múltiplos de 1/16 do total de genes de cada animal (Tabela 1). Existem pelo menos 30 raças representadas em algum grau na população. Deste modo, um animal pode ser considerado Montana se sua composição esta definida conforme na Tabela 2.

Tabela 1 - Algumas das composições raciais dentro do Programa de Compostos Montana Tropical

Raça do Animal	N*	A*	B*	C*	NABC
Nelore	16	0	0	0	16000
Red Angus	0	0	16	0	00160
Simental	0	0	0	16	00016
Nelore x Red Angus (ou Devon, South Devon, Hereford)	8	0	8	0	8080
Nelore x Simental (ou Limousin, Charolês ou outra raça continental)	8	0	0	8	8008
Senepol	0	16	0	0	01600
Senepolx Nelore	8	8	0	0	8800
Caracu x (Senepolx Nelore)	4	12	0	0	41200
Bonsmara x (Red Angus xNelore)	4	8	4	0	4840
Tuli x (Simental x Nelore)	4	8	0	4	4804

* Composição racial em 1/16, Fonte: Sumário Montana 2012.

Tabela 2 - Composição racial de animais que podem ser considerados Compostos Montana Tropical

Grupo Racial	Mínimo	Máximo
Número de raças	3	Sem limite
Grupo N	0	6/16
Grupo A	2/16	14/16
Grupo N + Grupo A	4/16	16/16
Grupo B	0	12/16
Grupo C	0	12/16
Grupo B + Grupo C	0	12/16

*Fonte: Sumário Montana (2012)

2.1 Características de importância econômica

Dentre as características de importância econômica do rebanho, o crescimento do animal é um indicativo da produtividade do sistema, o qual é determinado pelo aumento de massa muscular ou peso vivo por unidade de tempo (TRENKLE; MARPLE, 1983). Durante o desenvolvimento embrionário todos os tecidos crescem por hiperplasia. Após esta fase, no desenvolvimento pós-natal, as células especializadas perdem a habilidade de multiplicar-se e o crescimento ocorre por hipertrofia (OWENS et al., 1993). Uma explicação do fenômeno a nível celular e molecular foi apresentada por Dayton e White (2008) e por Trenkle e Marple (1983).

Ao longo do tempo, o crescimento de um animal pode ser representado por uma curva sigmoide, a qual compreende duas fases: a primeira fase do nascimento até a puberdade caracteriza-se por altas taxas e velocidade no crescimento. Na segunda fase (da puberdade até o peso adulto) a taxa de crescimento diminui até estabilizar-se, logo depois o animal atinge sua idade adulta e o crescimento cessa. Os diferentes tecidos no animal apresentam características alométricas, assim, o tecido nervoso é o primeiro a ser formado, posteriormente o tecido ósseo e em

sequência o tecido muscular e o adiposo. O tecido muscular é o mais abundante, sendo que seu pico de desenvolvimento coincide com o pico de crescimento do animal (GÓMEZ; MUNOZ; BETANCUR, 2008). O tecido adiposo é altamente influenciado pela quantidade de energia ingerida e por tanto é o mais fácil de ser utilizado no caso de restrição alimentar. Na criação a pasto, a deposição de gordura é mais restrita devido a grandes variações na disponibilidade de alimento.

Outras características de importância econômica são aquelas associadas à composição de carcaça e qualidade da carne, uma vez que determina o valor do animal tanto para o produtor quanto para os processadores (BERG; BUTTERFIELD, 1976). De acordo com Trenkle e Marple (1983), características de carcaça e crescimento são determinadas por fatores fisiológicos, genéticos e nutricionais, e interações entre estes que influenciam tanto o peso final quanto a composição do músculo. Diferentes raças de bovinos de corte ou genótipos possuem características musculares particulares devido às diferenças marcantes na fisiologia animal. Assim, o genótipo do animal pode influenciar o crescimento (BIANCHINI et al., 2008; MONTALDO; KINGHORN, 2003) e as características de carcaça (LABORDE et al., 2001; NUNES; RESTLE, 2001).

Nos últimos anos, o uso de ultrassonografia tem se convertido em uma ferramenta objetiva e rigorosa no auxílio das avaliações genéticas de características de carcaça (WILSON, 1992; BERTRAND ET AL., 2001). Esta técnica permite a coleta de dados em forma relativamente rápida e com baixo custo, permite a avaliação de reprodutores, fêmeas e de grande número de animais antes do sacrifício e apresenta alta acurácia com características pós morte, (CREWS et al., 2003; HERRING et al., 1994).

As estimativas de herdabilidade (h^2) para as características de crescimento são moderadas. Estimativas de 0,25; 0,22 e 0,26 foram reportadas para peso ao nascer, peso ao desmame (205 dias) e peso aos 390 dias respectivamente em bovinos Montana (MOURÃO et al., 2008), e h^2 diretas de 0,25 e 0,22 para P205 e P390 foram reportados por Bueno et al. (2011) em modelos que incluíam epistasia para a mesma população. Características de carcaça mensuradas por ultrassonografia apresentam de maneira geral herdabilidades altas a moderadas (Koots et al., 1994) e correlações altas com características de carcaça post-mortem (CREWS e KEMP, 1999; MOSER et al., 1998; REVERTER et al., 2000). Correlações moderadas a altas têm sido reportadas entre as características de carcaça e o peso

em diferentes idades para bovinos da raça Simental (CREWS et al., 2003). Em bovinos mestiços herdabilidades moderadas a altas (0,34-0,60) tem sido reportadas para características de carcaça post-mortem (MOSEY et al., 1998; SHEPARD et al., 1996; SPLAN et al., 2002). Splan et al. (2002) reportou correlações genéticas moderadas de 0,29 e 0,26 entre peso a desmama e área de olho, e entre peso a desmama e espessura de gordura subcutânea, respectivamente.

2.2 Efeitos genéticos do cruzamento

O valor observado de uma característica num indivíduo é conhecido como valor fenotípico. De acordo com Falconer e Mackay (1996) o fenótipo pode ser expresso como:

$$F = G + E$$

$$\text{Sendo, } F = F - \mu_F; G = G - \mu_G \text{ e } E = e - \mu_e$$

Em que: F representa o valor fenotípico do indivíduo, G o valor genotípico e E os desvios causados pelo ambiente. Deste modo, os valores estimados para cada indivíduo são expressos como desvios em relação à média da população. A variação de determinada característica pode ser separada em componentes atribuíveis a diferentes causas, portanto:

$$F = G + E$$

$$G = GA + GNA$$

$$F = A + D + I + E$$

Em que: GA ou A representa o componente genético aditivo, GNA é o componente de efeitos genéticos não aditivos (dominância -D e epistasia -I) e E o componente de efeitos ambientais. Considerando, que os valores são expressos como desvio da média da população e que a interação genótipo-ambiente não está incluída no modelo, a variação da característica é medida e expressa em termos de variância, assim:

$$V_F = V_A + V_D + V_I + V_E$$

Em que: V_F representa a variância fenotípica, V_A representa a variância genética aditiva, V_D representa a variância devida aos desvios de dominância, V_I representa a variância devida às interações epistáticas e V_E a variância devida aos efeitos ambientais.

2.3 Heterose

Dois fenômenos biológicos: heterose e complementaridade estão presentes quando são acasalados indivíduos de diferentes raças. O fenômeno da heterose pode ser explicado por diferentes teorias, que relacionam sua expressão com os diferentes tipos de ação e interação gênica: dominância, sobredominância e epistasia. O termo heterose foi proposto por Shull (1948) e, de acordo com a definição original, constituía uma medida relativa à média das linhagens paternas, referindo-se assim, a qualquer desvio da aditividade observada nas populações mestiças, sendo ela mais intensa quanto mais afastadas geneticamente forem as raças ou linhagens em relação à sua origem (TEODORO et al., 2001). Na prática, a heterose é explicada pelo aumento da heterozigose nos indivíduos resultantes do cruzamento e é devida à contribuição intralocus (dominância) e interlocus (epistasia).

O aumento da heterozigose possibilita a produção de maior número de enzimas, garantindo ao indivíduo mestiço maior “versatilidade bioquímica”, e melhor adaptação de seus mecanismos fisiológicos às circunstâncias de ambiente (FALCONER; MACKAY, 1996). É possível identificar três tipos de heterose: individual, materna e paterna. A heterose individual ou direta representa a superioridade no desempenho da progênie mestiça em relação à média do desempenho dos parentais. A heterose materna é definida como a superioridade da mãe atribuível a sua composição mestiça, proporcionando, por exemplo, vantagens ao bezerro no ambiente intrauterino e/o uma fase pós-natal. A heterose paterna refere-se às vantagens no desempenho da progênie mestiça derivada do uso de pais cruzados em alternativa a pais puros (NOTTER, 1987). No entanto, o nível de heterose é dependente das frequências genicas e dos efeitos de dominância dos genes no cruzamento (MOURÃO, 2008).

De maneira geral, na produção de bovinos de corte, os efeitos da heterose tem se apresentado como favoráveis (GREGORY et al., 1987, 1994; CLÍMACO et al., 2011). Bovinos mestiços têm apresentado maiores desempenhos em

características de carcaça que bovinos puros em função aos níveis de heterose (RESTLE; FELTEN; VAZ, 1995a, 1995b; VAZ; RESTLE; 2001). A predição do cruzamento pode ser realizada utilizando-se modelos genéticos que incluam efeitos aditivos e não aditivos, de forma a explicar o desempenho de um indivíduo em função da heterose e da diferença aditiva entre as raças (MADALENA, 2001).

2.4 O modelo misto no melhoramento animal

Aplicações do modelo linear geral misto (MLGM) na avaliação genética dos animais têm sido amplamente utilizadas nos programas de melhoramento. O MLGM foi introduzido na genética por Henderson (1948). A metodologia consiste no emprego de modelos com propriedades estatísticas desejáveis que permitam a estimação de componentes de (co)variância e das combinações lineares dos efeitos fixos e a predição dos valores genéticos dos indivíduos. O número de informações, a estrutura do banco de dados, a correta identificação e parentesco dos indivíduos, bem como, a consideração dos efeitos (genéticos e ambientais) que influenciam a característica em estudo determinam a qualidade do modelo (VAN DER WERF, 2002).

Um modelo misto é definido como aquele que na sua estrutura envolve efeitos fixos e aleatórios, independentemente da média e do erro. De maneira geral, um fator é considerado como efeito fixo quando seus níveis são selecionados e deseja-se inferir sobre estes especificamente (SEARLE, 1987; UGARTE, ALENDA; CARABAÑO, 1992). Em contrapartida, um fator é declarado como aleatório se o foco da inferência é a população e não existem níveis determinados. Se o modelo é linear nos efeitos aleatórios, é possível expressar a variância total como um somatório das causas de variação (PINHEIRO; BATES, 2000). No MLGM as observações são expressas como combinações lineares dos efeitos, as variáveis explanatórias (contínuas ou discretas) podem ser de natureza fixa ou aleatória de acordo com as suposições do modelo. A análise de MLGM pode ser dividida em duas partes: uma relacionada aos efeitos aleatórios e uma relacionada aos efeitos fixos. Na primeira, é feita a predição dos efeitos aleatórios e a estimação de componentes de variância, e na segunda, realiza-se a estimação e a formulação de testes de hipóteses sobre funções estimáveis dos efeitos fixos. Frequentemente, assume-se que o efeito aleatório apresenta uma distribuição normal uni ou multivariada associada a uma

matriz de variâncias e covariâncias. Em geral, a predição dos efeitos aleatórios e a estimação dos efeitos fixos, dependem da estimação dos componentes de variância, os quais podem ser obtidos através de diversas metodologias como o Modelo I, II e III do Henderson (HENDERSON, 1953), pelo Método de Estimação Quadrática Não Viesada de Norma Mínima –MIINQUE (RAO, 1970, 1971a), o Método de Estimação Quadrática Não Viesada de Variância Mínima –MIVQUE (RAO, 1971b), o Método da Máxima Verossimilhança – ML (HARTLEY; RAO, 1967) e o Método da Máxima Verossimilhança Restrita - REML (PATTERSON; THOMPSON, 1971).

De acordo com Bolfarine e Sandoval (2001), os componentes de variância devem ter estimativas de alta precisão e acurácia, apresentando as seguintes propriedades: 1) Serem não viesados: isto significa que a esperança matemática do estimador é o próprio parâmetro; 2) Serem consistentes: Com o aumento do tamanho da amostra, a esperança do estimador converge para o parâmetro de interesse e a sua variância converge para zero; 3) Serem eficientes: não apresentar vício e ter variância menor ou igual que qualquer outro estimador; 4) Serem suficientes: o estimador condense ao máximo a informação contida na amostra não sendo função do parâmetro; 5) Ter completude: unicidade do estimador e 6). Serem invariantes: se ocorre mudança nos efeitos fixos não ocorre alteração no estimador.

Na avaliação genética, a estimação dos componentes de variância, bem como a predição dos valores genéticos sob metodologia BLUP (Melhor preditor linear não viesado) permite contornar o grande desbalanceamento no número de informações dos bancos de dados. Diversos autores, afirmaram que em função das propriedades do REML (não apresentar viés nem estimativas negativas dos componentes), ele é ideal para a estimação de componentes de variância em dados desbalanceados (HARVILLE, 1977; SEARLE, 1971).

2.5 Método da Máxima Verossimilhança Restrita – REML

Este método foi sugerido inicialmente por Thompson (1962) e foi descrito formalmente por Patterson e Thompson em 1971. O método REML consiste em maximizar a função de densidade de probabilidade (f.d.p) conjunta em relação aos efeitos fixos e aos componentes de variância. O REML fornece estimadores não viesados e de variância mínima, já que considera a perda de graus de liberdade devida aos efeitos fixos. Estimadores REML podem ser obtidos mediante a

maximização da função de verossimilhança que é invariante ao parâmetro de locação, isto significa que as combinações lineares das observações são invariantes para $X\beta$.

Se $y = X\beta + Zu + e$ e Ly o vetor de combinações lineares das observações, então:

$$Ly = LX\beta + LZ u + Le$$

Assim, Ly é invariante a $X\beta$ se e somente se, $LX = 0$, e $LX = 0$, se e somente se $L = TM$ para $M = I - X(X'X)^{-1}X'$ e algum T . Consequentemente L deve ser posto linha completo e por tanto T também.

A estimação REML da σ^2 para $i, j = 0, 1, \dots, r$ é dada pela seguinte equação:

$$tr(\tilde{P}Z_iZ_i'\tilde{P}Z_jZ_j')\sigma_1^2 = (y'\tilde{P}Z_iZ_i'\tilde{P}y)$$

No REML, cada observação é dividida em duas partes independentes: (I) referente aos efeitos fixos e, (II) referente aos efeitos aleatórios, assim a f.d.p das observações é dada pelo somatório da f.d.p de ambas as partes (I e II). Apenas a porção da verossimilhança que é independente dos efeitos fixos é maximizada no REML. O estimador REML está em função dos estimadores dos outros componentes, e só podem ser encontrados por métodos numéricos iterativos. De acordo com a ordem das derivadas utilizadas na obtenção de estimativas com propriedades REML os algoritmos são: algoritmo DF-REML (não derivativo), algoritmo EM-REML, que emprega derivadas parciais de primeira ordem e algoritmo AI-REML que emprega derivadas parciais de primeira e segunda ordem.

2.6 Algoritmo AI-REML (Average Information – Restricted Maximum Likelihood)

O algoritmo AI desenvolvido por Johnson e Thompson (1995) utiliza o método de Newton-Raphson, que utiliza derivadas parciais da função de máxima verossimilhança. Para a obtenção das derivadas de primeira ordem, matrizes esparsas são utilizadas (GILMOUR; THOMPSON; CULLIS, 1995) permitindo a obtenção de expressões que facilitam o cálculo computacional. As derivadas de segunda ordem são aproximadas a partir das informações observadas e esperadas da função de verossimilhança.

O AI-REML calcula o ponto de máximo do logaritmo da f.d.p utilizando sucessivas avaliações da função (JOHNSON; THOMPSON, 1995). Em modelos que consideram uma única característica, a convergência ocorre a partir de valores iniciais atribuídos a $r = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_e^2}$. No caso de modelos bicaracterística a maximização da função de verossimilhança é obtida utilizando valores iniciais de σ_{A1}^2 e $\sigma_{A2}^2, \sigma_{e1}^2$ e σ_{e2}^2 (variâncias genéticas aditivas diretas e residuais para as características 1 e 2 respectivamente), σ_{A1A2} e σ_{e1e2} (covariâncias genéticas aditivas e residuais entre as características 1 e 2 respectivamente).

Assim:

$$G_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{A1}^2 & \sigma_{A1A2} \\ \sigma_{A2A1} & \sigma_{A2}^2 \end{bmatrix} \text{ e } R_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{e1}^2 & \sigma_{e1e2} \\ \sigma_{e2e1} & \sigma_{e2}^2 \end{bmatrix}$$

É necessário que tanto G_0 como R_0 sejam positivas definidas, uma maneira de constatar isto, é verificando se seus elementos obedecem a seguinte propriedade:

$$\sigma_{A1}^2 \times \sigma_{A2}^2 - (\sigma_{A1A2})^2 > 0 \text{ e } \sigma_{e1}^2 \times \sigma_{e2}^2 - (\sigma_{e1e2})^2 > 0$$

De acordo com Harville (1977), o algoritmo AIREML pode ser expresso assumindo uma distribuição normal multivariada, como:

$y \sim N(Xb, V)$, o log (L) de máxima verossimilhança restrita (REML) é:

$$\log L = -\frac{1}{2} [\text{const} + \log|V| + \log X^{*'} V^{-1} X^*] + y' P y$$

Em que:

X^* é uma sub-matriz de X e de posto completo, e $P = V^{-1} - V^{-1} X^* (X^{*'} V^{-1} X^*)^{-1} X^{*'} V^{-1}$

A derivação do log é

$$\frac{\partial \log L}{\partial \theta_i} = \text{tr} \left(\frac{\partial V}{\partial \theta_i} P \right) - y' P \frac{\partial V}{\partial \theta_i} P y$$

e,

$$\frac{\partial^2 \log L}{\partial \theta_i \partial \theta_j} = -\frac{1}{2} \left[\text{tr} \left(P \frac{\partial^2 V}{\partial \theta_i \partial \theta_j} \right) - \text{tr} \left(P \frac{\partial V}{\partial \theta_i} P \frac{\partial V}{\partial \theta_j} \right) - y' P \left(\frac{\partial^2 V}{\partial \theta_i \partial \theta_j} - 2 \frac{\partial V}{\partial \theta_i} P \frac{\partial V}{\partial \theta_j} \right) P y \right]$$

Este termo é conhecido como informação observada, e tem como esperança matemática:

$$E = \left[\frac{\partial^2 \log L}{\partial \theta_i \partial \theta_j} \right] = \frac{1}{2} \text{tr} \left(\mathbf{P} \frac{\partial \mathbf{V}}{\partial \theta_i} \mathbf{P} \frac{\partial \mathbf{V}}{\partial \theta_j} \right)$$

Em consequência, a média entre a informação observada e a esperança desta (JOHNSON; THOMPSON, 1995) é dada por:

$$AI = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial^2 \log L}{\partial \theta_i \partial \theta_j} + E \left[\frac{\partial^2 \log L}{\partial \theta_i \partial \theta_j} \right] \right) = \frac{1}{2} \mathbf{y}' \mathbf{P} \frac{\partial \mathbf{V}}{\partial \theta_i} \mathbf{P} \frac{\partial \mathbf{V}}{\partial \theta_j} \mathbf{P} \mathbf{y}$$

A informação observada é uma medida da curvatura da função (ou do seu log) de verossimilhança e a informação esperada é a própria informação de Fisher.

2.7 Modelo Animal

O modelo animal na sua forma geral pode ser descrito como:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

Em que: $\mathbf{y}_{nx1}$ é o vetor de observações da característica em estudo; $\mathbf{X}_{n \times p}$, é a matriz de incidência dos efeitos fixos; $\mathbf{Z}_{n \times r}$, é a matriz de incidência dos aleatórios (efeito genético aditivo direto); $\boldsymbol{\beta}_{p \times 1}$ é o vetor de efeitos fixos; $\mathbf{u}_{r \times 1}$ é o vetor de efeitos aleatórios (efeitos genéticos aditivos diretos) e $\mathbf{e}_{nx1}$ é o vetor de erros aleatórios associados às observações.

Assumindo-se que os efeitos aleatórios e os erros têm distribuição normal com média zero e são não correlacionados, então:

$$\text{Var}(\mathbf{u}) = \mathbf{G}, \text{Var}(\mathbf{e}) = \mathbf{R}, \text{Cov}(\mathbf{u}, \mathbf{e}') = 0$$

$$\text{var}(\mathbf{y}) = \text{var}(\mathbf{X}\boldsymbol{\beta}) + \text{var}(\mathbf{Z}\mathbf{u}) + \text{var}(\mathbf{e}) = \mathbf{Z}\text{var}(\mathbf{u})\mathbf{Z}' + \text{var}(\mathbf{e}) = \mathbf{Z}\mathbf{G}\mathbf{Z}' + \mathbf{R} = \mathbf{V}$$

Assume-se ainda que $\mathbf{V}$ é não singular, assim:

$$E(\mathbf{y}) = E(\mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}) = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}$$

Em consequência, se $\mathbf{y}$, $\mathbf{u}$ e $\mathbf{e}$ têm distribuição normal multivariada, então:

$$\begin{bmatrix} y \\ u \\ e \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} ZGZ + R & \cdots & ZG & R \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ GZ' & \cdots & G & \emptyset \\ R & \cdots & \emptyset & R \end{bmatrix} \right)$$

Em que $\emptyset$ representa uma matriz nula e 0 um vetor nulo. Na presença de variância homogênea, $R = I\sigma_e^2$, em que σ_e^2 representa a variância residual, G é a matriz de covariância dos efeitos aleatórios. Se u é um vetor de efeitos genéticos aditivos, então um modelo univariado $G = A\sigma_u^2$ sendo σ_u^2 a variância genética aditiva e A o numerador da matriz de parentesco (HENDERSON, 1975).

Em consequência, o número de equações a serem resolvidas é equivalente ao número de animais observados. A derivação de equações do modelo misto (EMM) por meio da maximização da FDP conjunta de y e u permite a estimação de efeitos fixos e a predição de efeitos aleatórios. Considerando que a distribuição seja normal a FDP é dada por:

$$f(y, u) = \frac{1}{(2\pi)^{n/2} [ZGZ' + R]^{1/2}} e^{-1/2[(y-X\beta)'(ZGZ' + R)^{-1}(y-X\beta)]}$$

A FDP conjunta de y e u pode ser escrita como o produto entre a função de densidade condicional de y , dado u , e a FDP de u

$$f(y, u) = f(y/u) \cdot f(u)$$

$$f(y, u) = \frac{1}{(2\pi)^{\frac{n}{2}} [R]^{1/2}} e^{-1/2[(y-X\beta-Zu)'(R)^{-1}(y-X\beta-Zu)]} \cdot \frac{1}{(2\pi)^{\frac{n}{2}} [G]^{1/2}} e^{-1/2[(u-0)'(G)^{-1}(u-0)]}$$

A maximização de $f(y, u)$, é conseguida pela transformação por logaritmo: $L = \log[f(y, u)]$, então:

$$L = \frac{1}{2} 2n \log(2\pi) - \frac{1}{2} (\log R + \log G) - \frac{1}{2} (y'R^{-1}y - 2y'R^{-1}X\beta - 2y'R^{-1}Zu + 2\beta'X'R^{-1}Zu + \beta'X'R^{-1}X\beta + u'Z'R^{-1}Zu + u'G^{-1}u)$$

Derivando-se L em relação à β e u , e tornando tais derivadas identicamente nulas, obtêm-se as equações do modelo misto que permitem obter soluções para os efeitos fixos (β) e predição para os efeitos aleatórios (u):

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ -Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Zu + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta^o \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

Estas equações permitem obter as estimativas dos efeitos fixos ($\hat{\beta}$) e as predições para os efeitos aleatórios (u), sendo a solução obtida por:

$$(X'R^{-1}X).\hat{\beta} + (X'R^{-1}Z).\hat{u} = X'R^{-1}y \quad (i)$$

$$(Z'R^{-1}X).\hat{\beta} + (Z'R^{-1}Z + G^{-1}).\hat{u} = Z'R^{-1}y \quad (ii)$$

A partir de (ii) temos:

$$(Z'R^{-1}Z + G^{-1})\hat{u} = Z'R^{-1}y - Z'R^{-1}X\hat{\beta} = (Z'R^{-1}Z + G^{-1})\hat{u} = Z'R^{-1}(y - X\hat{\beta})$$

$$\therefore \hat{u} = (Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}(y - X\hat{\beta})$$

Ao substituir $\hat{u}$ em (i), então:

$$(X'R^{-1}X).\hat{\beta} + (X'R^{-1}Z).[(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}(y - X\hat{\beta})] = X'R^{-1}y$$

$$\Rightarrow (X'R^{-1}X)\hat{\beta} + (X'R^{-1}Z)(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}y - (X'R^{-1}Z)(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}X\hat{\beta} = X'R^{-1}y \Rightarrow$$

$$\Rightarrow [X'R^{-1}X - (X'R^{-1}Z)(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}X]\hat{\beta} = X'[R^{-1} - R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}]y$$

$$\Rightarrow \{X'[R^{-1} - R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}]\hat{\beta} = X'[R^{-1} - R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}]y \Rightarrow$$

$$\therefore \hat{\beta} = \{X'[R^{-1} - R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}]\hat{\beta}\}^{-1} X'[R^{-1} - R^{-1}Z(Z'R^{-1}Z + G^{-1})^{-1}Z'R^{-1}]y$$

Seja $G = A\sigma_a^2$ e $R = I\sigma_e^2$, o sistema de equações do modelo misto:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A_a^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta^0 \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Em que $\alpha = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2} = \frac{1-h^2}{h^2}$, sendo h^2 o valor da herdabilidade para a característica avaliada.

Variações do modelo em termos da inclusão de efeitos genéticos e ambientais podem ser consideradas de maneira a apresentar modelos mais complexos, como: a) modelos multirraciais (modelo de subclasse, modelos com efeitos não aditivos); b) modelos com efeitos maternos; c) modelos de características correlacionadas; d) modelos com interação genótipo x ambiente; e) modelos com heterogeneidade de variância.

2.8 Modelo animal considerando efeitos maternos

O desenvolvimento dos indivíduos nas primeiras fases da vida é influenciado por efeitos maternos, os quais são estritamente ambientais para o bezerro, mas podem ter componentes ambientais e/ou genéticos na mãe (VAN DER WERF, 2002). O efeito materno pode ser definido como o valor fenotípico da mãe mensurável apenas como um componente do valor fenotípico da sua progênie (WILLHAM, 1972). Além da contribuição genética direta da vaca para o bezerro, a influência da mãe pode ser proporcionada pelas condições intrauterinas, herança extra-cromossômica (MEYER, 1992) e pelo passo de nutrientes pela glândula mamaria proporcionados ao bezerro (ROBISON, 1981). Assim, o conhecimento da variação genética atribuível aos efeitos maternos, bem como a correlação entre os efeitos diretos e maternos (sentido e magnitude) são determinantes no desenho de programas de melhoramento animal (WILLHAM, 1980).

As bases biométricas para o estudo do efeito materno foram apresentadas por Dickerson (1947) e Koch e Clark (1955). Posteriormente, Harvey (1960) proporcionou ferramentas computacionais que permitiram análises de dados não balanceados e que consideravam o efeito materno através de mínimos quadrados. A influência do efeito materno na covariância entre parentes foi estudada por Willham (1963), utilizando um modelo genético linear com efeitos de epistasia. Modelos que consideraram grupos genéticos e efeitos maternos foram desenvolvidos por Dickerson (1974) e Fewson (1974). Em 1976, Thompson desenvolveu uma aproximação de máxima verossimilhança aplicada à estimação de variâncias genética materna.

O modelo animal com efeitos maternos pode ser escrito na sua forma matricial como:

$$y = X\beta + Zu + Wm + e$$

Sendo que, y_{nx1} é o vetor de n observações da característica; $X_{n \times p}$ é a matriz de incidência dos p níveis de efeitos fixos, $Z_{n \times n}$ é uma matriz diagonal de incidência dos efeitos aleatórios, com elementos 1 ou 0, na diagonal principal; $W_{n \times n}$ de incidência de efeitos maternos; $\beta_{p \times 1}$ é o vetor de efeitos fixos, u_{nx1} é o vetor de efeitos aleatórios (efeitos genéticos aditivos); m_{nx1} é o vetor de efeitos aleatórios

maternos (efeitos genéticos maternos indiretos) e e_{nx1} é o vetor de variáveis aleatórias não observáveis. No modelo materno os efeitos aleatórios tem a seguinte distribuição:

$$\text{var} \begin{bmatrix} a \\ m \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix} \quad G = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 \end{bmatrix} = G_0 \otimes A$$

Em que, G_0 é uma matriz quadrada de dimensão 2x2, e $\otimes$ é o produto direto; σ_a^2 é a variância genética aditiva; σ_m^2 é a variância genética materna; σ_{am} é a covariância entre o efeito genético direto e materno e σ_e^2 é a variância de efeitos residuais.

As equações do modelo misto são:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_1 & X'Z_2 \\ Z_1'X & Z_1'Z_1 + \alpha_{11}A^{-1} & Z_1'Z_2 + \alpha_{12}A^{-1} \\ Z_2'X & Z_2'Z_1 + \alpha_{21}A^{-1} & Z_2'Z_2 + \alpha_{22}A^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ u \\ m \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_1'y \\ Z_2'y \end{bmatrix}$$

A literatura sugere como importante os efeitos maternos em características do nascimento até desmama de bovinos de corte, no entanto, esta influencia diminui em características pós-desmama (KOCH; CLARK, 1955; DEESE; KOGER, 1967).

2.9 Modelo com ambiente permanente materno

A expressão das características que sofrem influência materna é ocasionada por quatro componentes: I) efeitos genéticos aditivos diretos -metade do valor genético aditivo do pai e metade da mãe-.II) habilidade genética aditiva da mãe ou efeito genético materno—expresso como valor fenotípico da mãe-. III) efeito de ambiente permanente, que inclui a influência do ambiente permanente da habilidade materna e do efeito genético aditivo materno, o qual permite diferenciar o desempenho da fêmea como mãe e IV) outros efeitos ambientais aleatórios. Entretanto, relações entre efeitos maternos não aditivos são frequentemente ignoradas nos modelos de avaliação genética (QUINTANILLA et al., 1999).

Quando características são afetadas pela presença de efeitos maternos, a resposta à seleção é influenciada pelos valores da variância materna e da covariância entre os efeitos diretos e maternos. Assim, Dickerson (1947) definiu a herdabilidade total considerando o valor genotípico total de características com

influência materna, como uma regressão da soma dos valores genéticos aditivos no valor fenotípico (WILLHAM, 1963):

$$h_t^2 = \frac{V_A + 1,5Cov_{AM} + 0,5V_M}{V_P}$$

Em que: h_t^2 representa a herdabilidade total, V_A é a variância aditiva, V_M é a variância materna, V_P é a variância fenotípica e Cov_{AM} é a covariância entre os efeitos diretos e maternos.

Se os valores de V_M e Cov_{AM} são altos e positivos a resposta à seleção será maior quando comparada com valores negativos de Cov_{AM} (PALACIOS-ESPINOSA et al., 2010). Vesely e Robinson (1971a, 1971b) reportaram correlações negativas entre efeitos diretos e maternos, e perda de aproximadamente 20% na resposta à seleção para peso aos 205 dias devido à correlação negativa entre estes efeitos. O modelo mais empregado para a avaliação dos efeitos maternos tem sido o modelo animal materno (QUAAS; POLLACK, 1980; HENDERSON, 1988) o qual reduz os parâmetros a três variâncias e pressupõe independência entre efeitos maternos de ambiente permanente (covariância zero). Modelos mais sofisticados que levam em consideração de maneira parcial correlações entre efeitos maternos não genéticos têm sido apresentados por vários autores (IWASAKI et al., 2005, DODENHOFF et al., 1998; SCHAEFFER; KENNEDY, 1989, QUINTANILLA et al., 1999).

De maneira geral, os modelos que incluem efeitos diretos, maternos e de ambiente permanente materno podem ser expressos na sua forma matricial como:

$$y = X\beta + Zu + Wm + Qp + e,$$

Em que: y_{nx1} é o vetor de observações da característica; β é o vetor de efeitos fixos; u é o vetor de efeitos genéticos aditivos diretos; m é um vetor de efeitos aleatórios maternos; e p ; representa o vetor de efeitos de ambiente permanente materno; X_{nxp} é uma matriz de incidência de efeitos fixos associando elementos de β a y ; $Z_{n \times n}$ é uma matriz de incidência de efeitos aleatórios, constituída por 1 ou 0 na diagonal principal dependendo se a característica foi medida ou não no animal, e $W_{n \times n}$ é uma matriz de incidência de efeitos maternos.

As pressuposições do modelo são:

$$E[a] = E[m] = E[p] = E[e] = 0$$

$$e \sim N(0, I\sigma_e^2)$$

E, a estrutura de variâncias e covariâncias é dada por:

$$Var \begin{bmatrix} u \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Em que, σ_a^2 é a variância genética aditiva, σ_m^2 é a variância genética materna, σ_p^2 é a variância de ambiente permanente materno, e σ_{am} é a covariância genética aditiva materna.

As equações dos modelos mistos são expressas:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W & X'Q \\ Z'X & Z'Z + A_{\alpha 11}^{-1} & Z'W + A_{\alpha 11}^{-1} & Z'Q \\ W'X & W'Z + A_{\alpha 12}^{-1} & W'W + A_{\alpha 22}^{-1} & W'Q \\ Q'Q & Q'Z & Q'W & Q'Q + I_{\alpha 33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ u \\ m \\ p \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \\ W'R^{-1}y \\ Q'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

Em que: $\begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} \\ \alpha_{22} & \alpha_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{am} \\ \sigma_{am} & \sigma_m^2 \end{pmatrix}^{-1} \sigma_e^2$

Assim, as estimações dos efeitos maternos bem como os componentes de covariância associados resultam de difícil estimação, já que em ocasiões, os efeitos genéticos aditivos e maternos estão confundidos (ARBOLEDA; ZAPATA, 2012) e a expressão dos efeitos maternos é limitada ao sexo e ocorre de maneira tardia na vida da fêmea.

Evidência da influência dos efeitos maternos tem sido amplamente relatados nas características pré-desmama (KOCH, 1972; WILLHAM, 1963, 1972; DEESE; KOGGER, 1967) e alguns autores para características pós-desmama (MAVROGENIS; DILLARD; ROBISON, 1978; MACKINNON; MEYER; HETZEL, 1991).

2.10 Colinearidade

Em modelos de regressão em que são considerados efeitos não aditivos, é possível que existam problemas de colinearidade, devido ao grande número de covariáveis envolvidas no modelo. Uma das pressuposições do modelo lineal geral é que o rank ou posto da matriz $X'X$ é igual a k , em que k é definido como o número de regressores incluídos no modelo. Se a matriz $X'X$ é uma matriz quadrada de ordem k , e de posto completo, existe $(X'X)^{-1}$ e consequentemente é possível obter um único vetor de soluções dos estimadores, através de $\hat{\beta} = (X'X)^{-1}X'y$. O termo colinearidade foi proposto por Frisch R. (1934) e estava associado aos casos em que o posto da matriz $X'X$ é inferior a k , logo, o determinante dessa matriz $|X'X|$ é 0 e $(X'X)^{-1}$ não existe, não existindo solução única para o sistema de mínimos quadrados ordinários $X'X\beta = X'y$. Assim sendo, a colinearidade está associada às situações em que as variáveis explanatórias do modelo estão linearmente relacionadas.

A magnitude dos coeficientes de correlação existentes entre as variáveis explanatórias do modelo permite distinguir três casos diferentes de colinearidade: Ausência de colinearidade, colinearidade perfeita e colinearidade aproximada. A colinearidade perfeita é diagnosticada quando existe forte relação lineal entre o conjunto de variáveis explanatórias (CHATTERJEE ; PRICE, 1991). Se supusermos que o modelo de regressão é da seguinte forma:

$$y_t = \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} + u_1$$

E que $x_{1i} = kx_{2i}$ e k é um parâmetro de valor finito, é evidente a presença de combinações lineares na matriz X , portanto, o posto da matriz será igual a 1 e em consequência a matriz $X'X$ será singular e $(X'X)^{-1}$ não estará definida. Entretanto, a inversa dessa matriz singular pode ser obtida mediante matrizes generalizadas, contudo, somente alguns parâmetros poderiam ser estimados. Uma transformação do modelo poderia ser:

$$\begin{aligned} y_t &= \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} + u_1 = \beta_1 (kx_{2i}) + \beta_2 x_{2i} + u_1 \\ &= (\beta_1 k + \beta_2) x_{2i} + u_1 = bx_{2i} + u_i \end{aligned}$$

Assim, $\hat{b} = \frac{\sum x_{2i}y_i}{\sum x_{2i}^2}$ mas $\hat{b} = \beta_1 k + \beta_2$, portanto, não conseguimos distinguir

os efeitos individuais das variáveis x_1 e x_2 . Esta condição representa o problema causado pela presença de colinearidade perfeita, em que não é possível identificar os efeitos de cada uma das variáveis explanatórias (x) na variável independente (y).

O segundo tipo de colinearidade, definida como colinearidade aproximada, pode ser expresso matematicamente como:

$$a_1 X_1 + a_2 X_2 + \dots + a_K X_K \approx 0$$

Em que $a_i (i = 1, 2, \dots, k)$ são parâmetros tais que pelo menos um é diferente de zero. De acordo com eq.3 podemos observar que não existe uma relação lineal exata entre as variáveis explanatórias do modelo apesar dos regressores estarem relacionados. O grau de dependência pode ser variado, sendo que os resultados serão válidos tanto para relações lineares elevadas ou escassas. Na medida em que não haja uma relação linear, o posto da matriz $(X'X)$ é k , o $|X'X| \neq 0$ e, por conseguinte existirá $(X'X)^{-1}$, de tal modo, o vetor de estimadores de mínimos quadrados ordinários existe e é único. Desta forma o estimador é não viesado e eficiente, dado que as pressuposições do modelo são cumpridas. Contudo, isto não significa que não existam problemas de elevada correlação entre as variáveis explanatórias. Se considerarmos o seguinte modelo lineal geral:

$$y = X\beta + u = X_1 b_1 + X_2 b_2 + u$$

Em que X_1 é um vetor $tx1$ e X_2 é uma matriz de ordem $tx(k-1)$, b_1 é um escalar e b_2 é um vetor de dimensão $(k-1) \times 1$. Deste modo, o vetor de estimadores de mínimos quadrados ordinários do modelo pode ser expresso como:

$$\hat{\beta} = \begin{pmatrix} \hat{b}_1 \\ \hat{b}_2 \end{pmatrix} = (X'X)^{-1} X'y = \begin{bmatrix} X'_1 X_1 & X'_1 X_2 \\ X'_2 X_1 & X'_2 X_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'_1 y \\ X'_2 y \end{bmatrix}$$

O estimador de $\hat{\beta}$ é não viesado e a variância de $\hat{b}_1$ é:

$$var(\hat{b}_1) = \sigma^2 (X'X)^{-1}_{11}$$

O elemento $(X'X)^{-1}_{11}$ corresponde com o primeiro bloco da matriz $(X'X)^{-1}$ que é um escalar, aplicando matrizes particionadas é possível demonstrar que:

$$\begin{aligned}(X'X)_{11}^{-1} &= [X'_1X_1 - X'_1X_2(X'_2X_2)^{-1}X'_2X_1]^{-1} = \{X'_1[I - X_2(X'_2X_2)^{-1}X'_2]X_1\}^{-1} \\ &= (X'_1M_{X_2}X_1)^{-1}\end{aligned}$$

Em que M_{X_2} é uma matriz de projeção ortogonal que aplicada ao vetor proporciona os resíduos da relação entre X_2 e esse vetor de resíduos. No modelo lineal geral é possível demonstrar que $\hat{u} = MY$ e que a soma residual pode ser expressa como uma função da matriz de projeções: $\hat{u}'\hat{u} = Y'MY$, comparando este resultado com eq.7 demonstra-se que esta quantidade coincide com a soma residual do seguinte modelo:

$$X_1 = X_{2\gamma} + v$$

Portanto,

$$Var(\hat{b}_1) = \sigma^2(X'_1M_{X_2}X_1)^{-1}$$

Se multiplicarmos e dividirmos pela mesma quantidade temos que:

$$Var(\hat{b}_1) = \sigma^2 \frac{1}{(X'_1M_{X_2}X_1)^{-1}} \frac{\sum(X_1 - \bar{X}_1)^2}{\sum(X_1 - \bar{X}_1)^2}$$

Levando em conta que $\sum(X_1 - \bar{X}_1)^2$ é a soma total do modelo então o coeficiente de determinação do modelo é definido como:

$$R_{X_2}^2 = 1 - \frac{SR}{ST} = 1 - \frac{X'_1M_{X_2}X_1}{\sum(X_1 - \bar{X}_1)^2}$$

Logo,

$$Var(\hat{b}_1) = \frac{1}{1 - R_{X_2}^2} \frac{\sigma^2}{\sum(X_1 - \bar{X}_1)^2}$$

A razão $\frac{1}{1 - R_{X_2}^2}$ é conhecida como o Fator de Inflação da Variância (VIF). De tal modo, quando existem correlações elevadas entre as variáveis explanatórias $R_{X_2}^2 \rightarrow 1$ e $Var(\hat{b}_1) \rightarrow \infty$. Em consequência, apesar de que a estimação pontual seja não viesada, a estimação por intervalo pode ser infinita, devido a que na prática, qualquer valor pode ser válido. Assim, quanto maior o grau de correlação menor é a

confiabilidade na interpretação do efeito das variáveis explanatórias sobre a dependente.

Na literatura, o diagnóstico mais simples de colinearidade pode ser feito pelo exame da matriz de correlações existentes entre as variáveis explanatórias (FRASER, 2000), este método se baseia no cálculo do coeficiente de correlação linear para todos os pares de variáveis incluídas no modelo. Elevados coeficientes de correlação linear entre um ou vários pares de variáveis sugerem problemas graves de colinearidade aproximada. No entanto, a definição do limite aceitável de correlação pode provocar situações contraditórias. Da mesma forma, a matriz de correlações pode falhar no diagnóstico de colinearidade se as dependências lineares correspondem a inter-relações entre grupos de variáveis, e não a correlações simples entre pares delas (MOORE; REICHERT; CHO, 1984).

Outro método reportado na literatura refere-se à realização de regressões auxiliares e ao exame do valor do fator de inflação da variância, cuja sigla em inglês é VIF. Este método propõe realizar regressões entre uma das variáveis explanatórias e o resto das mesmas para detectar a dependência. O cálculo do VIF indica diretamente o prejuízo causado pela colinearidade à precisão das estimativas (FOX; MONETTE, 1992) e pode ser obtido da seguinte maneira:

$$VIF(X_i) = \frac{1}{1 - R_i^2}$$

Por conseguinte, se existe uma forte relação linear entre X_i e as demais variáveis explanatórias do modelo, R_i^2 estará próximo de 1 e em consequência o VIF será alto. Na presença de ortogonalidade (independência) entre as variáveis aleatórias R_i^2 será igual a zero e o valor de VIF será igual a 1. Valores críticos de VIF não têm sido caracterizados, não obstante valores de VIF acima de 10, geralmente, são tomados como indicação de que a colinearidade pode estar influenciando as estimativas de mínimos quadrados. VIF maiores que 30 denotam sérios problemas de colinearidade (LECLERC; PIREAUX, 1995).

O diagnóstico de colinearidade também pode ser realizado a partir da matriz $X'X$. Este método parte da pressuposição que $|X'X|$ é próximo de zero quando existe uma combinação lineal entre as variáveis explanatórias do modelo. Assim, uma primeira possibilidade é o cálculo de $|X'X|$, quanto mais próximo de zero maior será o

grau de colinearidade, no entanto, a definição de um valor limite permitido do $|X'X|$ pode apresentar decisões contraditórias de diagnóstico, por exemplo, se $|X'X| = 0.1$ $|X'X|=0.05$ dificilmente poderíamos concluir que existem problemas de colinearidade. Outro inconveniente, é que o valor do determinante pode aproximar-se ou afastar-se de zero pela simples modificação da unidade de medida das variáveis, assim o valor de $|X'X|$ é alterado junto com o diagnóstico de colinearidade. Não obstante, a transformação das unidades pode ser realizada subtraindo de cada uma delas a média amostral e dividindo esse valor pelo desvio padrão, de tal forma, que o valor de $|X'X|$ independe das unidades de mensuração originais e seu valor estará entre 0 e 1.

Outra possibilidade para determinar a presença de colinearidade é o cálculo do número de condição, se considerarmos que $X'X$ é simétrica, $|X'X|$ será igual ao produto dos seus autovalores:

$$|X'X| = \prod_{i=1}^k \lambda_i$$

Logo, se $|X'X| = 0$, podemos concluir que pelo menos um dos autovalores é zero. No caso de alta colinearidade entre as variáveis dependentes $|X'X| \rightarrow 0$, novamente o problema é definir quando $|X'X|$ é suficientemente próximo de zero para considerar que existem problemas graves de colinearidade. Para contornar este problema é frequentemente utilizada a razão entre o maior e o menor autovalor, quanto maior é o valor desta razão, maior é a dependência das variáveis. A raiz quadrada desta razão é conhecida como número de condição (NC):

$$n^{\circ} \text{ de condição} = \sqrt{\frac{\lambda_{\max}}{\lambda_{\min}}}$$

Se o NC é maior que 25 podemos considerar que existem problemas graves de colinearidade. Assim, outra das consequências do efeito colinear é que a variância do vetor de estimadores pode assumir valores elevados e, portanto, a estimação por intervalo desses parâmetros será pouco precisa, isto supõe, que qualquer valor real pode estar incluído no intervalo de confiança incluindo o zero, conduzindo a intervalos de confiança amplos e testes de significância inconclusivos.

Outro indício da presença de colinearidade alta se demonstra nos casos em que o modelo inclui todas as variáveis explicativas possíveis e o seu coeficiente de

determinação assume valores elevados, isto faz com que o estatístico da análise de variância conduza à rejeição de H_0 (não significância conjunta dos parâmetros).

Assim, as variáveis não são individualmente significativas, mas são significativas de maneira conjunta.

Referências

ARBOLEDA, Z.E.M.; VERGARA, G.O.D. Modelos animales con efectos maternos, de ambiente permanente, de ambiente común y de dominancia. **Modelación aplicada a las ciências animales**: II. Evaluaciones genéticas. Biogénesis, 2012. cap. 2, p. 45-81.

BERG, R.T.; BUTTERFIELD, R.M. **New concepts of cattle growth**. Sydney: Sydney University Press, 1976. 240 p.

BERTRAND, J.K.; GREEN, R.D.; HERRING, W.O.; MOSER, D.W. Genetic evaluation for beef carcass traits. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 79 E190-E200, 2001. Supplement.

BIANCHINI, W.; SILVEIRA, A.C.; ARRIGONI, M.B.; JORGE, A.M.; MARTINS, C.L.; RODRIGUES, E. Crescimento e características de carcaça de bovinos super precoces Nelore, Simental e Mestiços. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, Salvador, v. 9, n. 3, p. 554-564. 2008.

BOLFARINE, H.; SANDOVAL, M.C. **Introdução à inferência estatística**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Matemática, 2001. 125 p.

BUENO, R.S.; TORRES, R.A.; FERRAZ, J.B.S.; LOPES, P.S.; ELER, J.P.; ALMEIDA E SILVA, M.; EUCLYDES, R.F.; MATTOS, E.C. Inclusão da epistasia em modelo de avaliação genética de bovinos de corte compostos. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 63, n. 4, p. 948-953, 2011.

CHATTERJEE, S.; PRICE, B. **Regression analysis by example**. 2nd ed. New York: Wiley, 1991. 278 p.

CLÍMACO, S.M.; RIBEIRO, E.L.A.; MIZUBUTI, I.Y.; SILVA, L.D.F.; BARBOSA, M.A.A.F.; BRIDI, A.M. Desempenho e característica de carcaça de bovinos de corte de quatro grupos genéticos terminados em confinamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 40, n. 7, p. 1562-1567, 2011.

CREWS; D.H. JR.; POLLAK, E.J.; WEABER R.L.; QUAAS, R.L.; LIPSEY, R.J. Genetic parameters for carcass traits and their live animal indicators in Simmental cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 81, p. 1427-1433, 2003.

CUNDIFF, L.V. Cicle V of the germplasm evaluation (GPE) program in beef cattle. In: GERMLASM EVALUATION PROGRAM - PROGRESS REPORT, 4., 1993, Nebraska. **Proceedings...** Nebraska: Agricultural Research Service, 1993. p. 3-5.

CUNDIFF, L.V. GREGORY, K.E.; KOCH, R.M. Preliminary results from cycle V of the cattle germplasm evaluation program at the Roman L. Hruska U.S. Meat Animal Research Center. In: GERMLASM EVALUATION PROGRAM - PROGRESS REPORT, 16., 1997, Nebraska. **Proceedings...** Nebraska: Agricultural Research Service, 1997. p. 2-11.

CUNDIFF, L.V.; GREGORY, K.E.; WHEELER, S.D.; SHACKELFORD, S.D. KOOHMARAIE, M. Preliminary results from cycle V of the cattle germplasm evaluation program at the U.S. Meat Animal Research Center. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 6., 1998, Armidale. **Proceedings...** Armidale: WCGALP, 1998. v. 23, p. 185-188.

DAYTON, W.R.; WHITE, M.E. Cellular and molecular regulation of muscle growth and development in meat animals. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 86, p. E217-E225, 2008.

DEESE, R.E.; KOGER, M. Maternal effects on preweaning growth rate in cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 26, p. 250-253, 1967.

DICKERSON, G.E. **Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain.** Iowa, Iowa Agricultural Experiment Station Research, 1947. 354 p. (Bulletin, 354).

_____. Evaluation and utilization of breed differences. In: WORKING SYMPOSIUM ON BREED EVALUATION AND CROSSING EXPERIMENTS, 1974, Zeist. **Proceedings...** Zeist, 1974. p. 7-23.

DODENHOFF, J.; VAN VLECK, L.D.; KACHMAN, S.D.; KOCH, R.M. Parameter estimates for direct, maternal, and grand maternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 77, p. 2521-2527, 1998.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics.** 4th ed. New York. Longman, 1996. 464 p.

FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; GOLDEN, B.L. Análise genética do composto Montana Tropical. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 23, p. 111-113, 1999.

FEWSON, D. Crossbreeding in farm animals. In: WORKING SYMPOSIUM ON BREED EVALUATION AND CROSSING EXPERIMENTS, 1974, **Proceedings...** Zeist, 1974. p. 28-38.

FOX, J.; MONETTE, G. Generalized collinearity diagnostics, **Journal of the American Statistical Association**, Virginia, v. 87, n. 417, p. 178-185, 1992.

FRASER, I. An application of maximum entropy estimation: the demand for meat in the United Kingdom. **Applied Economics**, London, v. 32, n. 1, p. 45-63, 2000.

FRISCH, R. **Statistical confluence analysis by means of complete regression systems**. Oslo: University Institute of Economics, 1934. 192 p.

GILMOUR, A.R.; THOMPSON, R.; CULLIS, B.R. Average information REML: an efficient algorithm for parameter estimation in linear mixed models. **Biometrics**, Washington, v. 51, p. 1440-1450, 1995.

GÓMEZ, D.A.A.; MUÑOZ, M.F.C.; BETANCUR, L.F.R. Modelación de las funciones de crecimiento aplicadas a la producción animal. **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, Medellín, v. 21, p. 39-58, 2008.

GREGORY, K.E.; DEARBORN, D.D.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M. Maternal heterosis and grand maternal effects in beef cattle: post weaning growth and carcass traits. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 65, n. 5, p. 1180-1194, 1987.

GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M.; DIKEMAN, M.E.; KOOHMARAIE, M. Breed effects, retained heterosis, and estimates of genetic and phenotypic parameters for carcass and meat traits of beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 72, n. 5, p. 1174-1183, 1994.

HARTLEY, H.O.; RAO, J.N.K. Maximum likelihood estimation for the mixed analysis of variance model. **Biometrika**, Oxford, v. 54, n. 1/2, p. 93-108, 1967.

HARVEY, W.R. **Least-square analysis of data with unequal subclass numbers**. Washington: USDA, Agricultural Research Service, 1960. 157 p.

HARVILLE, D.A. Maximum likelihood approaches to variances component estimation and to relates problems. **Journal of the American Statistical Association**, New York, v. 72, p. 320-340, 1977.

HENDERSON, C.R. **Estimation of general, specific, and maternal combining abilities in crosses among inbred lines of swine**. 1948. 398p. Thesis (Ph.D. Animal Breeding) - Iowa State University, Ames, 1948.

_____. Estimation of variance and covariance components. **Biometrics**, Washington, v. 9, p. 226-52, 1953.

_____. Inverse of a matrix of relationship due to sires and maternal grandsires. **Journal Dairy Science**, Champaign, v. 58, p. 1917-1921. 1975.

_____. Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 71, n. 2, p. 1-16, 1988.

HERRING, W.O.; MILLER, D.C.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, LL. Evaluation of machine, technician, and interpreter effects on ultrasonic measures of back fat and longissimus muscle area in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 72, p. 2216-2226, 1994.

IWAISAKI, H.; TSURUTA, S.; MISZTAL, I.; BERTRAND, J.K. Estimation of correlation between maternal permanent environmental effects related dams in beef cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 83, p. 537-542, 2005.

JOHNSON, D.L.; THOMPSON, R. Restricted maximum likelihood estimation of variance components for univariate animal models using sparse matrix techniques and average information. **Journal Dairy Science**, Champaign, v. 78, p. 449-456, 1995.

KOCH, R.M. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 35, p. 1316-1323, 1972

KOCH, R.M.; CLARK, R.T Genetic and environmental at relationship among economic characters in beef cattle. III. Evaluating maternal environment. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 14, p. 979-996, 1955.

LABORDE, F.L. MANDELL, I.B.; TOSH, J.J.; WILTON, J.W.; BUCHANAN-SMITH J.G. Breed effects on growth performance, carcass characteristics, fatty acid composition, and palatability attributes in finishing steers. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 79, p. 355-365, 2001.

LECLERC, G.; PIREAUX, J.J. The use of least squares for XPS peak parameters estimation. Part 3. Multicollinearity, ill-conditioning and constraint-induced bias. **Journal of Electron Spectroscopy and Related Phenomena**, Amsterdam, v. 71, p. 141-164, 1995.

LUCHIARI FILHO, A.; MOURAO, G.B. **Melhoramento, raças e seus cruzamentos na pecuária brasileira**. Pirassununga: LinBife, 2006. 142 p.

MACKINNON, M.J.; MEYER, K.; HETZEL, D.J.S. Genetic variation and covariation for growth, parasite resistance and heat tolerance in tropical cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 27, p. 105-122, 1991.

MADALENA, F.E. Consideraciones sobre modelos para la predicción del desempeño de cruzamientos en bovinos. **Archivos Latinoamericanos de Producción Animal**, Zulia, v. 9, n. 2, p. 108-117, 2001.

MAVROGENIS, A.P.; DILLARD, E.U.; ROBISON O.W. Genetics analysis of postweaning performance of Hereford bulls. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 47, p. 1004-1013, 1978.

MEYER, K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 31, p. 179-204, 1992.

MONTALDO, V.H.H.; KINGHORN, B.P. Additive and non-additive, direct and maternal genetic effects for growth traits in a multibreed population of beef cattle. **Archivo de Medicina Veterinaria**. Valdivia, v. 35, n. 2, p.243-248, 2003.

MOORE, J.S.; REICHERT, A.K.; CHO, C.C. Analysing the temporal stability of appraisal model coefficients: an application of ridge regression techniques. **Journal of the American Real Estate and Urban Economics Association**, Tallahassee, v. 12, n. 1, p. 50-71, 1984.

MOSER, D.W.; BERTRAND, J.K.; MISZTAL, I.; KRIESE, L.A.; BENYSHEK, L. L. Genetic parameter estimates for carcass and yearling ultrasound measurements in Brangus cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 76, p. 2542–2548, 1998.

MOURÃO, G.B.; FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; BUENO, R.S.; BALIEIRO, J.C.C.; MATTOS, E.C.; FIGUEIREDO, L.G.G. Non additive genetic effects on weights and performance of a Brazilian Bostaurus x Bosindicus beef composites. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 7, p. 1156-1163, 2008.

NOTTER, D.R. The crossbred sire: theory. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 65, p. 99-109, 1987.

NUNES, V.F.; RESTLE, J. Efeito de raça e heterose para características de carcaça de novilhos da primeira geração de cruzamento entre Charolês e Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 30, n. 2, p. 409-416, 2001.

OWENS, F.N.; GILL, D.R.; SECRIST, D.S.; COLEMAN, S.W. Review of some aspects of growth and development of feedlot cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 73, p. 3152-3172, 1993.

PALACIOS-ESPINOSA, A.; ESPINOZA-VILLAVICENCIO, J.L.; GUERRA-IGLESIAS, D.; GONZÁLEZ-PEÑA, D.; DE LUNA-DE LA PEÑA, R. Efectos genéticos directos y maternos del peso al destete en una población de ganado Cebú de Cuba. **Revista Técnica Pecuária en México**, México, v. 48, n. 1, p. 1-11, 2010.

PATTERSON, H.D.; THOMPSON, R. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. **Biometrika**, Oxford, v. 58, p. 545-554, 1971.

PINHEIRO, J.C.; BATES, D.M. **Mixed-effects models in S and S-PLUS**. New York: Springer - Verlag, 2000. 528 p.

QUAAS, R.L.; POLLACK, E.J. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 51, p. 1277-1287, 1980.

QUINTANILLA, R.; VARONA, L.; PUJOL, M.R.; PIEDRAFITA, J. Maternal animal model with correlation between maternal environmental effects related dams. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 77, p. 2904-2917, 1999.

RAO, C.R. Estimation of heteroscedastic variances in linear models. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria, v. 65, p. 161-172, 1970.

_____. Estimation of variance and covariance components – MINQUE Theory. **Journal of Multivariate Analysis**, Davis, v. 1, p. 257–275, 1971a.

_____. Minimum variance quadratic unbiased estimation of variance components. **Journal of Multivariate Analysis**, Maryland, v. 1, p. 445–456, 1971b.

RESTLE, J.; FELTEN, H.G.; VAZ, F.N. Efeito da raça e heterose para características quantitativas da carcaça de novilhos de 24 meses terminados em confinamento. In: REUNIÓN LATINOAMERICANA DE PRODUCCIÓN ANIMAL, 14., 1995, Mar del Plata. **Memorias...** Balcare: ALPA, 1995a. p. 857-859.

_____. Efeito de raça e heterose para desempenho em confinamento de novilhos de corte. In: REUNIÓN LATINOAMERICANA DE PRODUCCIÓN ANIMAL, 14., 1995, Mar del Plata. **Memorias...** Balcarce: ALPA, 1995b. p. 852-854.

ROBISON O.W. The influence of maternal effects on the efficiency of selection: a review. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 8, p. 121-137, 1981.

SCHAEFFER, L.R.; KENNEDY, B.W. Effects of embryo transfer in beef cattle on genetic evaluation methodology. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 67, p. 2536-2543, 1989.

SEARLE, S.R. **Linear models**. New York: John Willey, 1971. 532 p.

_____. **Linear models for unbalanced data**. New York: John Wiley, 1987. 536 p.

SHEPARD, H.H.; GREEN, R.D.; GOLDEN, B.L.; HAMLIN, K.E.; PERKINS, T.L.; DILES, J.B. Genetic parameter estimates of live animal ultrasonic measures of retail yield indicators in yearling breeding cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 74, p. 761–768, 1996.

SHULL, G.H. What is “heterosis”? **Genetics**, Arkansas, v. 33, p. 439-446, 1948.

SPLAN, R.K.; CUNDIFF, L.V.; DIKEMAN, M. E.; VAN VLECK, LD. Estimates of parameters between direct and maternal genetic effects for weaning weight and direct genetic effects for carcass traits in crossbred cattle. **Journal of Animal Science**. Champaign, v. 80, p. 3107-3111, 2002

SUMÁRIO de touros Montana 2012. São José do Rio Preto: CFM - Leachman Pecuária, 2012. 46 p.

TEODORO, R.L.; MADALENA, F.E.; LEMOS, A.M.; VERNEQUE, R.S.; MARTINEZ, M. Cruzamento tríplice de raças leiteiras: avaliação de cruzamento de Jersey e Pardo-Suíço com vacas Girolando. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 22, n. 221, p.49-56, 2001.

THOMPSON, R. The estimation of maternal genetic variances. **Biometrics**, Washington, v. 32, p. 903. 1976.

TRENKLE, A.; MARPLE, D. Growth and development of meat animals. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 57, p. 273-283, 1983.

UGARTE, E.; ALEND, R.; CARABAÑO, J. Fixe for random contemporary groups in genetic evaluations. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 75, p. 269-278, 1992.

VAN DER WERF, J. Mixed models for genetic analysis. **ASReml user guide**. Armidale: University of New England, p. 47-73, 2002.

VAZ, F.N.; RESTLE, J. Efeito de raça e heterose para características de carcaça de novilhos da primeira geração de cruzamento entre Charolês e Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 30, n. 2, p. 409-416, 2001

VESELY, J.A.; ROBISON, O.W. Conventional selection indexes for birth and weaning traits in beef cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 33, p. 537-540, 1971b.

_____. Genetic and maternal effects on preweaning growth and type score in beef calves. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 32, p. 825-831, 1971a.

WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. **Biometrics**, Washington, v. 19, p. 18-27, 1963.

_____. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 35, p. 1288-1293, 1972

_____. Problems in estimating maternal effects. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 7, p. 405-418, 1980.

WILSON, D.E. Application of ultrasound for genetic improvement. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 70, p. 973-983, 1992.

YOKOO, M.J.; ALBUQUERQUE, L.G.; LÔBO, R.B.; BEZERRA L.A.F.; ARAUJO, F.R.C.; SILVA J.A.V.; SAINZ, R.D. Genetic and environmental factors affecting ultrasound measures of longissimus muscle area and back fat thickness in Nelore cattle. **Livestock Science**, Amsterdam, v. 117, p. 147-154, 2008.

3 EFEITOS GENÉTICOS NÃO ADITIVOS NA ESTIMAÇÃO DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM POPULAÇÕES MULTIRRACIAS DE BOVINOS DE CORTE

Resumo

Parâmetros e valores genéticos de aproximadamente 159mil bovinos compostos Montana Tropical foram estimados para características de crescimento e carcaça empregando análises uni e bicaracterística. Na análise unicaracterística três modelos que consideraram diferentes efeitos genéticos aditivos e não aditivos maternos e diretos foram empregados. A seleção do melhor modelo considerou o valor médio da acurácia do valor genético, a porcentagem de viés quadrático e o valor do $-2\log$ da verossimilhança. Após a seleção dos efeitos, análises bicaracterísticas foram conduzidas. Nos modelos unicaracterísticas os resultados mostraram a superestimação dos componentes de variância e da herdabilidade (h^2) quando efeitos genéticos não aditivos foram desconsiderados. Modelos que incluíram os efeitos aditivos e não aditivos (heterose e epistasia) foram mais adequados para a análise de peso a desmama (PESDES) e do ganho de peso da desmama ao sobreano (GP). Para peso ao nascer (PESNAS), peso aos 12 meses (PES12), área de olho do lombo (AOL) e espessura de gordura da picanha (EGP) o modelo mais adequado considerou os efeitos genéticos aditivos e os efeitos não aditivos das heteroses. A consideração dos efeitos aditivos mostrou-se suficiente para a análise de EGS. As estimativas de h^2 foram 0,29, 0,18, 0,13 e 0,14 para PESNAS, PESDES, PES12, e GP, respectivamente, e de 0,17 para AOL e EGP e 0,13 para EGS. Correlações genéticas (r_a^2) positivas e de magnitude media a alta (0,23-0,85) foram observadas para PESNAS, PES12 e GP com PESDES. AOL e EGS apresentaram r_a^2 negativas, enquanto que EGS apresentou r_a^2 positiva com PESDES.

Palavras-chave: Carcaça; Crescimento; Epistasia; Heterozigosidade; Modelos mistos; Ultrassonografia

Abstract

Genetics parameters and breeding values from approximately 159,000 beef Montana Tropical cattle were estimated for growth and carcass traits using single and bivariate analyses. Three models with different genetics effects were considered in single trait analyses. The model comparison used accuracy of breeding value, percentage of bias square and $-2\log$ of the likelihood. After selection of the better model, bivariate analyses were carried. The results showed overestimation of variance components and heritability (h^2) when non-additive genetic effects were ignored. Models that included additive and non-additive genetics effects (heterosis and epistasis) were more suitable for weaning weight (WW) and weight gain from weaning to after yearling (GW). The most appropriate model for birth weight (BW), weight at 12 months (W12), rib eye area (REA) and rump fat thickness (RFT) considered additive genetic effects and non-additive effect of heterosis. The additive genetics effects showed to be sufficient for the analysis of backfat thicknes (EGS). Estimates of h^2 were 0.29, 0.18, 0.13 and 0.14 for BW, PESDES, PES12, and GP, respectively, and 0.17 to AOL and EGP and 0.13 for EGS. Positive genetics

correlations were observed for BW, PES12, GP and EGS with PESDES. Negative genetics correlations were observed with AOL and EGP.

Keywords: Carcass; Epistasis; Growth; Heterozygosity; Mixed models; Ultrasound

3.1 Introdução

Em populações multirraciais, a presença de efeitos genéticos não aditivos poderia explicar a superioridade da progênie (SHULL, 1948) nas características de crescimento e carcaça (GREGORY et al., 1987, 1994; WILLIAMS et al., 2010; CLÍMACO et al., 2011). Efeitos importantes de epistasia e heterose têm sido relatados no crescimento pré-desmama (ROSO et al., 2005) e no ganho de peso pós desmama em bovinos de corte (CARDOSO et al., 2002). Assim, a superioridade dos fenótipos provenientes de cruzamentos depende do nível de heterose, e da ocorrência de certas combinações alélicas entre diferentes locos (PHILLIPS, 1998).

O produto do cruzamento entre raças mais distantes geneticamente exibe geralmente maior nível de heterose que aquele derivado de raças mais próximas. O aumento de peso a desmama pode chegar a 25% no cruzamento entre bovinos *Bos taurus*, e 50% entre bovinos *Bos taurus* e *Bos indicus* (GREGORY; CUNDIFF, 1980). Assim, além do distanciamento genético entre as raças, o nível de performance das mesmas, a habilidade combinatória específica (MARSHAL, 1986) e o sistema de produção irão definir o sucesso econômico da atividade.

Neste contexto, torna-se necessário o uso de modelos genéticos que permitam a separação dos efeitos genéticos aditivos e não aditivos, visando o desenvolvimento de programas efetivos de cruzamento (KINGHORN; VERCOE, 1989). Dickerson (1969) propôs o modelo aditivo-dominante, o qual tem sido largamente empregado para a estimação dos valores genéticos de bovinos de corte cruzados (SULLIVAN et al., 1999; KLEI et al., 1996; ROSO; FRIES, 1998; POLLAK; QUAAS, 1998). A pressuposição deste modelo é que a heterose é derivada principalmente dos efeitos de dominância, e que a mesma tem uma relação linear com a heterozigose (GREGORY et al., 1991; ARTHUR et al., 1999). Similarmente, modelos que permitem a separação da heterose (KOCH et al., 1985; WOLF et al., 1995) e que consideram o efeito da epistasia (FRIES et al., 2000; ROSO et al., 2005) têm sido propostos na avaliação de características de importância econômica. Desta forma, a estimação dos efeitos genéticos direto e materno de raça, de heterose

(MARSHAL, 1986; ROBISON, 1981; WILLIAMS et al., 2010), e de epistasia (FRIES et al., 2000) forneceria subsídios para a predição mais consistente dos valores genéticos de animais cruzados. Na prática, ignorar estes efeitos resulta na estimação viesada dos componentes de variância e consequentemente na predição dos valores genéticos com baixa acurácia (VAN DER WERF, 2002).

Os objetivos desta pesquisa foram: I. Estudar a influência da inclusão dos efeitos genéticos não aditivos diretos e maternos na estimação de componentes de variância e parâmetros genéticos, assim como determinar o efeito desta inclusão na classificação dos animais utilizando modelos unicaracterística. II. Estimar a partir dos modelos selecionados parâmetros genéticos associados às características de interesse por meio de análise bicaracterística.

3.2 Material e métodos

3.2.1 Dados

Foram analisadas características de crescimento (peso ao nascer (kg) – PESNAS; peso a desmama (kg) - PESDES; peso aos 12 meses (kg) - PES12; ganho de peso da desmama ao sobreano (kg) – GP) e de carcaça (área de olho do lombo (cm²) - AOL; espessura de gordura subcutânea (mm) – EGS e espessura de gordura da picanha (mm) - EGP), de bovinos compostos Montana Tropical.

O bovino Montana Tropical é caracterizado por incluir na sua composição genética um grande número de raças, as quais são agrupadas em quatro tipos biológicos de acordo com o Sistema NABC (FERRAZ; ELER; GOLDEN, 1999). O tipo biológico N agrupa as raças de origem indiana (*Bos indicus*), com predominância de bovinos da raça Nelore. O tipo biológico A reúne indivíduos *Bos taurus* que por seleção natural ou artificial foram adaptados ao ambiente tropical, como as raças Bonsmara, Romosinuana e Belmont Red, entre outras. O tipo biológico B agrupa os *Bos taurus* de origem britânico (Angus, Hereford, Devon, entre outras) e o tipo biológico C representa os *Bos taurus* de origem continental como Simental, Limousin e Charolês.

Em todas as fazendas, os animais foram mantidos em sistema de pastoreio e/ou com suplementação mineral e manejo sanitário conforme a recomendação veterinária. A obtenção de informações das características de interesse foi realizada de maneira rigorosa e por técnicos treinados. Características de carcaça foram

obtidas mediante ultrassonografia, empregando equipamento de marca Aloka SSD 500 com transdutor linear (3.5 megahertz e 172 mm de longitude) e guia acústica acoplada. O transdutor foi posicionado longitudinalmente entre a 12^a e 13^a costela e transversalmente ao músculo *Longissimus dorsi* para a obtenção de AOL e EGS, respectivamente. As imagens de EGP foram obtidas na interseção do músculo *Gluteus medius* e *Biceps femoris*, situados entre o ílio e ísquio. Posteriormente, as imagens foram analisadas utilizando o programa LINCE[®]. A idade média dos animais durante a realização das medidas de ultrassonografia foi de 618 dias.

3.2.2 Consistência dos dados e grupos de contemporâneos (GC)

Foram eliminadas informações de indivíduos com parentais desconhecidos, filhos de reprodutores múltiplos, composição racial com erro/desvio maior ou igual a 5% em uma ou mais frações do NABC e informações fora da amplitude biologicamente aceitável (média $\pm$ 3 desvios padrão) para cada característica empregando os programas Microsoft Visual FoxPro-9.2[®] e Statistical Analysis System-9.1. As estatísticas descritivas para PESNAS, PESDES, PES12, GP e AOL, EGS e EGP, estão apresentadas na Tabela 1.

A formação dos grupos de contemporâneos (GC) incluiu as informações de rebanho, ano/safra, sexo e grupo de manejo específico para cada característica de crescimento e as informações de rebanho, sexo e lote para as características de carcaça. A conectabilidade dos GC foi garantida considerando apenas grupos com no mínimo 30 animais, filhos de no mínimo 3 touros e com ao menos 3 grupos genéticos distintos. O número de observações por grupo genético nas diferentes características é apresentado na Tabela 2.

3.2.3 Composição racial

Os coeficientes dos efeitos genéticos aditivos diretos relacionados aos tipos biológicos foram iguais à composição genética individual (fração de N,A,B,C) e materna (Nm, Am, Bm e Cm) e expressos como desvio do tipo biológico N.

Tabela 1 - Estatística descritiva para as características de crescimento e carcaça

Característica	N	Média	DP	Idade Min	Idade Max
PESNAS	158961	33,38	4,81	-	-
PESDES	143141	203,89	35,95	145	265
GP	23556	74,82	43,30	170*	205*
PES12	31664	321,32	32,44	330	450
AOL	1352	62,73	12,99	525	699
EGS	1352	1,37	1,48	525	699
EGP	1352	2,24	2,08	525	699

N= número de observações; DP= Desvio padrão; Idade Min = idade mínima; idade Max=máximo; PESNAS = peso ao nascer; PESDES = peso a desmama; GP = ganho de peso da desmama ao sobreano; PES12= peso aos 12 meses; AOL=área do olho do lombo; EGS =espessura de gordura subcutânea; EGP= espessura de gordura da picanha; *intervalo de dias de ganho de peso

Tabela 2 - Número de observações para características de interesse de acordo com os grupos genéticos

Grupo Genético	PESNAS	PESDES	PES12	GP	AOL	EGS	EGP
Grupo genético ¾							
60% < N < 90%	2179	2419	316	409			
60% < A < 90%	10559	8894	2483	2916	187	187	187
60% < B < 90%	3649	2631	694	1009	14	14	14
60% < C < 90%	162	164	20	7			
Montana tropical							
4444	10675	10644	3176	2816	11	11	11
4480	3015	2587	970	1003	12	12	12
4804	15527	13567	4012	4024	26	26	26
4840	39148	38036	12383	11726	222	222	222
XMONT	31928	28065	6798	10834	743	743	743
Puros							
N ≥ 90%	1140	1162	34	120			
A ≥ 90%	608	313	125	179	15	15	15
B ≥ 90%	2379	1629	242	559	11	11	11
C ≥ 90%	2	2	-	-			
Grupo F1							
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ A ≤ 60%	2290	1718	185	267			
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ B ≤ 60%	25780	21900	3897	4272			
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	3596	3921	425	522			
40 ≤ A ≤ 60% e 40 ≤ B ≤ 60%	148	102	21	41			
40 ≤ A ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	28	25	6	-			
40 ≤ B ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	1399	910	379	686	81	81	81
Outros*	6575	7225	985	1631	28	28	28
Total de indivíduos	168136	153139	38136	44655	1378	1378	1378

PESNAS = peso ao nascer; PESDES = peso a desmama; GP = ganho de peso da desmama ao sobreano; PES12= peso aos 12 meses; AOL=área do olho do lombo; EGS =espessura de gordura subcutânea; EGP= espessura de gordura da picanha; N, A, B e C: Tipos biológicos; 4444= 18.75< N <31.25% e 18.75< A <31.25% e 18.75< B <31.25% e 18.75<C <31.25%; 4480= 18.75< N <31.25% e 43.75< A <56.25% e B< 6.25% e 18.75< C <31.25%; 4804= 18.75< N <31.25% e 43.75< A <56.25% e B< 6.25% e 18.75< C <31.25%; 4840= N <37.25% e 12.50< A <87.50% e B ≤75% e C ≤75% e (N+A) ≥25% e (B+C) ≤75% e XMONT: Toda composição que não atenda a nenhuma das condições anteriores para Montana Tropical

3.2.4 Heterozigoses e epistasia

O efeito da heterozigose individual e materna foi calculado como a soma das heterozigoses parciais e definido como a proporção esperada de loci em que os dois alelos derivaram das diferentes raças parentais (MACKINNON et al., 1996) :

$$H_I = \sum_{i=1}^{n=4} S_i \times D_i$$

$$H_M = \sum_{j=1}^{n=4} S_M \times D_M$$

Em que: H_I e H_M representam a heterozigose individual e materna, respectivamente; S_i e D_i são as frações do tipo biológico (N,A,B,C) do pai e a mãe do animal i ; S_M e D_M são as frações do tipo biológico (N,A,B,C) do pai e a mãe da mãe j .

O valor da heterozigose individual e materna variou de 0 a 100% de acordo com a composição genética dos parentais do indivíduo e da mãe.

A epistasia foi definida como o efeito de interação entre alelos de múltiplos loci foi calculada de acordo com Dickerson (1973) como:

$$r^i = 2(1 - \sum fi^2) - hz^i$$

Em que: fi é a proporção de cada raça no indivíduo e hz^i é o valor de heterozigose total no indivíduo i .

3.2.5 Análises genéticas

As análises genéticas foram divididas em duas fases, na primeira fase, três modelos unicaracterística foram estudados e comparados entre si. O modelo que apresentou o melhor ajuste foi selecionado e considerado na segunda fase, em que foram realizadas análises bi características considerando sempre o peso a desmama como característica âncora. Os componentes de variância, parâmetros genéticos e os valores genéticos dos indivíduos foram obtidos utilizando o software ASREML (GILMOUR, 2009). Na análise unicaracterística todos os modelos incluíram o efeito fixo do GC e a covariável idade do animal à mensuração. A classe de idade da mãe ao parto foi significativa apenas para PESNAS, PESDES e PES12. O regime alimentar (suplementação ou pastoreio) e técnico avaliador foram covariáveis

consideradas apenas nas análises das características de carcaça. O primeiro modelo (MI) considerou adicionalmente como fixos os efeitos de epistasia, de heterozigose (individual e materna) e a composição genética individual e materna (como desvio do tipo biológico N), e, como aleatórios os efeitos genéticos aditivo direto e materno. Adicionalmente, para PESNAS e PESDES foi incluído o efeito de ambiente permanente materno aleatório não correlacionado.

O segundo modelo (MII) considerou todos os efeitos do MI com exceção do efeito da epistasia e o modelo 3 (MIII) ignorou os efeitos de epistasia e heterozigoses individual e materna.

Os modelos podem ser descritos como:

Modelo 1 (MI)

$$y_{ijk} = GC_k + idade + \sum_{l=1}^4 p_{il}B_{il} + \sum_{l=1}^4 p_{jl}B_{lm} + \sum_{i=1}^{n=4} S_i \times D_j + h_j + E_i + a_i + m_j + c_j + e_{ijk}$$

Modelo 2 (MII)

$$y_{ijk} = GC_k + idade + \sum_{l=1}^4 p_{il}B_{il} + \sum_{l=1}^4 p_{jl}B_{lm} + \sum_{i=1}^{n=4} S_i \times D_j + h_j + a_i + m_j + c_j + e_{ijk}$$

Modelo 3 (MIII)

$$y_{ijk}^* = GC_k + idade + \sum_{l=1}^4 p_{il}B_{il} + \sum_{l=1}^4 p_{jl}B_{lm} + a_i + m_j + c_j + e_{ijk}$$

Em que:

GC_k é o efeito fixo dos grupos de contemporâneos (GC);

p_{il} e p_{jl} representa a fração esperada de genes que o animal i e a mãe j recebem da raça l , respectivamente;

B_{il} e B_{lm} representa o efeito genético direto e materno da raça l , respectivamente;

$S_i \times D_j$ representam as heterozigoses parciais do individuo

h_j representa a heterozigose materna total da mãe j respectivamente;

E_i representa a epistasia do individuo i

a_i é o efeito aleatório genético aditivo direto i ;

m_j é o efeito aleatório genético aditivo materno j ;

c_j é o efeito aleatório materno de ambiente permanente materno;
 e_{ijk} é o efeito aleatório de resíduo.

De maneira geral, os modelos podem ser descritos na sua forma matricial como:

$$y_i = X_i\beta_i + Z_d a_d + Z_m a_m + \mathbf{Z}_p \mathbf{a}_p^* + e_i$$

Em que: y_i é o vetor de observações, β é o vetor de efeitos fixos, a_d e a_m são os vetores dos efeitos aleatórios genético aditivo direto e materno, respectivamente, a_p é o vetor aleatório dos efeitos de ambiente permanente materno e e_i é o vetor aleatório de efeitos residuais, X, Z_d, Z_m e Z_p são as matrizes de incidência associadas a os vetores β, a_d, a_m e a_p , respectivamente.

Foi assumido que:

$$E(y) = X\beta \text{ e que } v \begin{bmatrix} a_d \\ a_m \\ a_p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_d^2 & A\sigma_{dm} & 0 & 0 \\ A\sigma_{dm} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Em que: A é a matriz de relacionamento, σ_d^2 é a variância genética aditiva direta, σ_{dm} é a covariância entre os efeitos genéticos direto e materno, σ_m^2 é a variância genética aditiva materna, σ_p^2 é a variância de ambiente permanente materno, σ_e^2 é a variância residual e I é uma matriz identidade.

As herdabilidades total (h_t^2), direta (h_d^2) e materna (h_m^2) foram calculadas de acordo com a definição de Willham (1972), empregando-se as equações:

$$h_t^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2 + 1,5\hat{\sigma}_{am} + 0,5\hat{\sigma}_m^2}{\hat{\sigma}_p^2}; h_d^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_p^2} \text{ e } h_m^2 = \frac{\hat{\sigma}_m^2}{\hat{\sigma}_p^2}$$

Em que $\hat{\sigma}_a^2$: é a estimativa da variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_m^2$: é a estimativa da variância aditiva materna; $\hat{\sigma}_{am}$ é a estimativa da covariância aditiva materna e $\hat{\sigma}_p^2$: é a estimativa da variância fenotípica.

3.2.6 Comparação dos modelos

A escolha do melhor modelo foi baseada na acurácia do valor genético, a porcentagem de viés quadrático (PSB), as correlações de Pearson e Spearman e o valor $-2\log$ da verossimilhança. A acurácia foi calculada de acordo com a BIF (Beef Improvement Federation) e a porcentagem de viés quadrático (PSB) foi calculada de acordo com Ali e Schaeffer (1987):

$$PSB_j = \frac{\sum_{r=1}^o (y_{jr} - \hat{y}_{jr})^2}{\sum_{r=1}^o (y_{jr})^2}$$

Em que: y_{jr} é valor r -ésimo observado para a característica j , $\hat{y}_{jr}$ é o valor predito para cada observação da característica j .

A correlação de Pearson foi calculada entre a informação observada (y) e a informação predita ($\hat{y}$) para cada um dos modelos, enquanto que a correlação de Spearman foi utilizada para observar alterações na classificação dos animais.

Nas análises bicaracterísticas o modelo incluiu os efeitos de GC, idade a mensuração, os efeitos genéticos aditivos de raça e das heterozigoses (individual e materna) e o efeito de epistasia individual para PESDES e GP. Para PESNAS, PES12, AOL e EGP o efeito de epistasia foi retirado do modelo. Similarmente, efeitos genéticos não aditivos foram desconsiderados na análise de EGS.

De maneira geral os modelos bicaracterísticas podem ser descritos na sua forma matricial como:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & 0 \\ 0 & X_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & 0 \\ 0 & Z_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_3 & 0 \\ 0 & Z_4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} m_1 \\ m_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_5 & 0 \\ 0 & Z_6 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p_1 \\ p_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \end{bmatrix}$$

Em que: y_i é o vetor de observações, β é o vetor de efeitos fixos, a e m são os vetores dos efeitos aleatórios genético aditivo direto e materno, respectivamente, p é o vetor aleatório dos efeitos de ambiente permanente materno e e_i é o vetor aleatório de efeitos residuais, X e Z , são as matrizes de incidência associadas a os vetores de efeitos fixos e aleatórios respectivamente.

Assumindo que $E[y] = X\beta$, $E[a] = 0$, $E[m] = 0$, $E[p] = 0$ e $E[e] = 0$, e com matriz de covariâncias definida por:

$$\begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ m_1 \\ m_2 \\ p_1 \\ p_2 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_{a1}^2 & A\sigma_{a1a2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ A\sigma_{a1a2} & A\sigma_{a2}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & A\sigma_{m1}^2 & A\sigma_{m1m2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & A\sigma_{m1m2} & A\sigma_{m2}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & IN_m\sigma_{p1}^2 & IN_m\sigma_{p1p2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & IN_m\sigma_{p1p2} & IN_m\sigma_{p2}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & IN_m\sigma_{e1}^2 & IN_m\sigma_{e1e2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & IN_m\sigma_{e1e2} & IN_m\sigma_{e2}^2 \end{bmatrix}$$

Em que: Nm é o número de mães, N é o número de dados, A é a matriz de parentesco entre os animais; e I é uma matriz identidade. Foram assumidas como zero as covariâncias entre os efeitos genéticos direto e materno; e entre os efeitos ambientais.

3.3 Resultados e discussão

Os valores médios obtidos para as características de crescimento e de carcaça (Tabela 2) encontram-se dentro dos valores reportados na literatura. A média para PESNAS encontrada neste estudo foi de $33,4 \pm 4,8$ kg, valor este menor ao reportado por Skrypzeck et al. (2000) em bovinos compostos africanos ($34,7 \pm 4,86$ kg) e por Baldi, Alencar e Albuquerque, (2010) em bovinos da raça Canchim ($35,1 \pm 5,4$ kg). Por outro lado, o valor médio obtido para PESDES ($203,9 \pm 35,95$ kg) em bovinos Montana Tropical aos 210 dias foi superior ao reportado por Vergara et al., (2009) e Osorio e Segura (2010) de 177 ± 26 kg e $178,5 \pm 0,89$ kg, respectivamente, em bovinos mestiços aos 245 dias. No entanto, Cienfuegos et al., (2006) encontraram valor médio superior ao obtido neste estudo, 211 ± 42 kg aos 205 dias de idade. GP e PES12 apresentaram valores médios entre $74,8 \pm 43,30$ kg e $321,3 \pm 32,44$ Kg, respectivamente. Estes valores são inferiores aos reportados por Peroto et al. (2000) em bovinos mestiços Canchim X Angus e superiores ao encontrado na raça Canchim para PES12 de $219,9 \pm 44,6$ kg (BALDI; ALENCAR; ALBUQUERQUE, 2010). Para as características de carcaça, os valores médios correspondentes a AOL, EGS, EGP foram de $62,73 \pm 12,99$ cm²; $1,37 \pm 1,48$ mm e $2,24 \pm 2,08$ mm, respectivamente. O valor da AOL foi superior ao reportado em bovinos de raça Canchim ($46,60 \pm 9,19$ cm²) por Meirelles et al. (2010) e na raça Nelore ($56,86 \pm 11,98$ cm² e $48,38 \pm 8,72$ cm²) por Cucco (2010) e Yooko et al.

(2008), respectivamente. Os mesmos autores reportaram valores superiores para EGS, $2,94 \pm 1,21$ mm e $1,93 \pm 1,36$ mm, e EGP $4,66 \pm 1,88$ mm e $3,05 \pm 1,97$ mm, respectivamente.

3.3.1 Componentes de (co)variância

As estimativas dos componentes de variância para as diferentes características encontradas no MI, MII e MIII são apresentadas na Tabela 3. De maneira geral, quando os efeitos genéticos não aditivos foram ignorados (MIII) a $\hat{\sigma}_a^2$ foi maior em relação aos demais modelos e principalmente para as de crescimento. No entanto, as diferenças entre as $\hat{\sigma}_a^2$ foram muito pequenas entre os modelos para PESNAS e EGS. Em relação ao MI, a $\hat{\sigma}_a^2$ obtida pelo MIII teve um aumento de 6%, 13%, 20% e 50% para PESDES, PES12, GP e AOL, respectivamente. Contrariamente, para EGP o valor da $\hat{\sigma}_a^2$ diminuiu no MIII. Pequenas diferenças foram constatadas entre MI e MII para as características de crescimento e maiores nas características de carcaça.

A inclusão do efeito materno nas características de crescimento e do efeito de ambiente permanente para PESNAS e PESDES foi significativa em todos os modelos e diferenças importantes foram observadas em relação às magnitudes das $\hat{\sigma}_m^2$ para PES12 e GP. Para PES12 o maior valor da $\hat{\sigma}_m^2$ foi obtida pelo MI seguido do MII e MIII onde este diminuiu cerca de 60%. Para PESDES a $\hat{\sigma}_m^2$ variou de 61,9 (MII) até 65,8 kg (MIII). De acordo com Waldrom et al. (1993) e Meyer (1992) o incremento no valor das variâncias aditivas (direta e/ou materna) obtido com MIII pode ter sido ocasionado pela desconsideração dos efeitos genéticos não aditivos, pois, ignorar os efeitos de recombinação e de heterose tem influência direta na estimação de variâncias genéticas, na herdabilidade direta (DEMEKE; NESER; SCHOEMAN, 2003; LYNCH; WALSH, 1998) e na acurácia do valor genético (MISZTAL, 1997). Assim, é possível entender que os efeitos aditivos de raça por si só não são suficientes para explicar a variação genética das características estudadas, pois a mesma é uma função do componente de variância aditivo e do componente não aditivo (dominância e epistasia), que por sua vez, depende do número de relações de dominância entre os indivíduos (MISZTAL, 1997, 1998).

A $\hat{\sigma}_{am}$ foi negativa em todos os modelos (Tabela 3), com exceção do MII e MIII para PES12. Não foi constatado nenhum padrão na variação da $\hat{\sigma}_{am}$ em função

da definição do modelo. A maior variação no valor da $\hat{\sigma}_{am}$ foi encontrada para PES12 e GD, em que os valores variaram de -7,6 (MI) a 2,7 (MIII), e de -1,6 a -9,7, respectivamente. Para PESNAS e PESDES não foram constatadas diferenças entre o MI e MII.

Tabela 3 - Componente de variância e valores de herdabilidade para as características de crescimento e carcaça em bovinos compostos Montana Tropical

Modelo	$\hat{\sigma}_a^2$	$\hat{\sigma}_m^2$	σ_{am}	$\hat{\sigma}_{ep}^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	h_a^2	h_m^2	h_t^2
PESNAS									
MI	5,4 ± 0,3	0,6 ± 0,09	-0,4 ± 0,1	0,7 ± 0,07	11,3 ± 0,1	18,1 ± 0,2	0,29	0,034	0,27
II	5,3 ± 0,3	0,6 ± 0,09	-0,4 ± 0,1	0,7 ± 0,07	11,4 ± 0,1	18,1 ± 0,2	0,29	0,034	0,27
III	5,6 ± 0,3	0,6 ± 0,09	-0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,07	11,2 ± 0,1	18,2 ± 0,2	0,30	0,035	0,27
PESDES									
MI	120 ± 9,09	62,5 ± 5,5	-22,6 ± 5,3	69,1 ± 3,5	410 ± 7,2	662 ± 7,2	0,18	0,10	0,17
II	122 ± 9,2	61,9 ± 5,5	-22,5 ± 5,3	69,1 ± 3,4	363 ± 5,1	617 ± 7,2	0,20	0,10	0,19
III	128 ± 9,6	65,8 ± 5,6	-26,3 ± 5,6	68,3 ± 3,4	361 ± 5,3	624 ± 7,6	0,20	0,10	0,19
PES12									
MI	74,6 ± 9,6	32,3 ± 6,6	-7,6 ± 6,5		445 ± 7,1	544 ± 4,6	0,13	0,05	0,14
II	73,1 ± 9,7	19,1 ± 5,1	3,4 ± 5,1	-	440 ± 6,9	536 ± 4,5	0,13	0,03	0,16
III	84,3 ± 10,1	18,2 ± 5,1	2,7 ± 5,2	-	434 ± 7,2	540 ± 4,6	0,15	0,03	0,18
GP									
MI	66,1 ± 10,1	7,8 ± 5,0	-1,6 ± 5,4		375 ± 7,9	447 ± 4,7	0,14	0,01	0,15
II	66,1 ± 10,1	8,21 ± 5,1	-2,2 ± 5,5	-	375 ± 7,9	447 ± 4,7	0,14	0,01	0,14
III	79,6 ± 11,4	12,45 ± 2,1	-9,7 ± 6,4	-	369 ± 8,3	451 ± 4,9	0,17	0,02	0,15
AOL									
MI	6,7 ± 4,3				54,0 ± 4,4	60,7 ± 2,5	0,11		
II	11,1 ± 6,3	-	-	-	52,6 ± 6,1	63,7 ± 2,9	0,17	-	-
III	10,1 ± 5,3	-	-	-	52,0 ± 5,1	62,2 ± 2,6	0,16	-	-
EGS									
MI	0,13 ± 0,07				0,7 ± 0,07	0,9 ± 0,03	0,14		
II	0,12 ± 0,07	-	-	-	0,7 ± 0,07	0,9 ± 0,03	0,13	-	-
III	0,12 ± 0,09	-	-	-	0,7 ± 0,09	0,9 ± 0,04	0,13	-	-
EGP									
MI	0,25 ± 1,7				1,7 ± 0,1	2,01 ± 0,08	0,12		
II	0,36 ± 0,1	-	-	-	1,7 ± 0,1	2,06 ± 0,09	0,17	-	-
III	0,23 ± 0,1	-	-	-	1,7 ± 0,1	2,01 ± 0,08	0,11	-	-

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; $\hat{\sigma}_a^2$: variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_m^2$: variância materna; σ_{am} : covariância aditiva-materna; $\hat{\sigma}_{ep}^2$: variância de ambiente permanente; $\hat{\sigma}_e^2$: variância residual; $\hat{\sigma}_p^2$: variância fenotípica. h_a^2 : herdabilidade direta, h_m^2 : herdabilidade materna; h_t^2 : herdabilidade total; MI: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + ED + A + M + AM + E$; II: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + A + M + AM + E$; III: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + A + M + AM + E$; em que: GC = Grupo Contemporâneo, Idade: idade à mensuração, CIMP: Classe de idade da mãe ao parto; Coeficientes de regressão do efeito aditivo direto de raça (AD) aditivo materno de raça (MD), heterose direta (HD) e materna (HM), epistasia direta (ED), efeito aleatório genético aditivo direto (A), efeito aleatório genético aditivo materno (M), efeito aleatório de ambiente permanente (AM)

Covariâncias negativas têm sido amplamente relatadas na literatura (MEYER, 1994; POLLAK et al., 1994; LEE; POLLAK, 2002). No entanto, explicações biológicas do antagonismo entre estes efeitos são complexas. Uma explicação

poderia estar relacionada à regulação e utilização hormonal de nutrientes (homeostase e homeorrese) durante a gestação e lactação, as quais tem variação genética (GORSKI, 1979; KIDDY, 1978; BAUMAN; CURRIE, 1980), e sugerem efeitos pleiotrópicos antagônicos nos genes que regulam a habilidade materna e o desenvolvimento dos bezerros (WILSON; RÉALE, 2005). A presença de covariâncias genéticas negativas está associada a correlações genéticas negativas entre o efeito direto e materno, as quais poderiam afetar a resposta à seleção (LEE; POLLAK, 1997), bem como, produzir previsões menos acuradas do mérito genético (MALLINCKRODT; GOLDEN; BOURDON, 1995). Em decorrência a isto, em alguns modelos a covariância entre os efeitos genéticos e diretos é assumida como zero (WILLHAM, 1963).

Nas características que consideraram o efeito de ambiente permanente, a estimativa deste efeito ($\hat{\sigma}_{ep}^2$) foi levemente maior que a $\hat{\sigma}_m^2$ e não houve diferença entre os modelos para PESNAS. A $\hat{\sigma}_{ep}^2$ representou aproximadamente 4% e 11% da variância fenotípica para PESNAS e PESDES, respectivamente.

3.3.2 Herdabilidade

As estimativas de herdabilidade direta (h_d^2) e total (h_t^2) foram de maneira geral de magnitude baixa a média para as diferentes características (Tabela 3). O valor da h_d^2 foi afetada pela definição do modelo, especialmente para GD e AOL, onde foram encontrados maiores valores de h_d^2 pelo MIII em relação ao MI. Pequenas variações entre os valores de h_d^2 e h_t^2 foram encontradas para PESNAS e PESDES, os quais variaram de 0,27 a 0,30 e de 0,17 a 0,20, respectivamente. Para PES12 o MI e MII proporcionaram valores similares de h_d^2 (0,13) e h_t^2 (0,14-0,16), enquanto o MIII apresentou os maiores valores (0,15 e 0,20). Variações mínimas nos valores de h_m^2 foram encontradas nas diferentes características em função da definição dos modelos. De los Reyes et al. (2006) trabalhando com modelos similares aos utilizados neste estudo em bovinos provenientes de cruzamento entre Nelore e Hereford, encontraram estimativas de h_d^2 inflacionadas em função da desconsideração dos efeitos não aditivos.

Nos modelos que consideraram o efeito de heterozigose (individual e materna) e de epistasia direta os mesmos autores reportaram valores de h_d^2 de 0,18 e 0,19 para peso ajustado aos 205 dias (peso a desmama). Similarmente, valores

inferiores de h_d^2 ($< 0,16$) aos encontrados neste estudo para as características de crescimento foram reportados por Demeke, Naser e Schoeman (2003) para PESNAS e PESDES em populações mestiças de bovinos de corte. Vergara et al. (2009b, 2009a) e Vega-Murillo et al. (2012) trabalhando com modelos que consideravam os efeitos não aditivos das heterozigoses e aditivos de raça reportaram valores de h_d^2 de 0,23 e 0,14, respectivamente para PESDES.

A estimativa da h_m^2 para as características de crescimento encontradas neste estudo variaram de 0,01 a 0,05 com exceção do PESDES (0,10). Estes valores foram similares aos reportados por Vega-Murillo et al. (2012) em bovinos cruzados e inferiores aos reportados por Demeke, Naser e Schoeman (2003) em modelos que consideraram efeitos aditivos e não aditivos (0,09-0,06) e inferiores aos encontrados por Skrypzeck et al. (2000) e Ahunu, Arthur e Kissiedu (1997) que utilizaram modelos que ignoraram o efeito de grupo genético ou a idade da mãe ao parto. Meyer, Carrick e Donnelly (1993) reportaram valores de h_d^2 e h_m^2 de 0,18 e 0,07 para PES12 em bovinos compostos da raça australiana Wokalups em modelos que consideraram apenas os efeitos diretos de raça.

Para as características de carcaça o valor de h_d^2 foi de magnitude baixa. Para AOL, a inclusão do efeito de epistasia (MI) provocou a diminuição do valor de h_d^2 quando comparado aos demais modelos, que apresentaram valores próximos. Estimativas similares para AOL (0,16) foram reportadas por Newman, Reverter e Johnston, (2002) em bovinos cruzados e de 0,12 por Shepard et al. (1996) em bovinos da raça Simental. Em bovinos *Bos Indicus* as herdabilidade reportadas na literatura para AOL variam de 0,41 a 0,31 (RIOS-UTRETA; VAN VLECK, 2004; YOKOO et al., 2008; CUCCO, 2010). As estimativas de h_d^2 para EGS foram próximas, não apresentando diferenças entre os modelos. Contrariamente, para EGP a consideração dos efeitos de raça e de heterozigose provocaram um aumento no valor da h_d^2 .

3.3.3 Comparação de modelos

As correlações de Pearson e Spearman entre os valores genéticos dos touros (safra de 2009) nos diferentes modelos foram altas e positivas ($> 0,80$) e significativamente diferentes de zero ($P < 0,001$) para todas as características. No entanto, quando analisados os 20% melhores touros desta safra a correlação de

Pearson se manteve alta enquanto que a correlação de Spearman variou de magnitude média a alta (Tabela 4). Isto sugere que a definição dos modelos não alteraria o ordenamento dos reprodutores, com exceção de PES12, que apresentou o menor valor de correlação de Spearman (0,67) entre o MI e MIII.

Tabela 4 - Correlações de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) significativas ($\alpha=0.05$) nos diferentes modelos para as características de crescimento e carcaça

	Touros safra 2009			20% Melhores touros da safra 2009		
	MI	MII	MIII	MI	MII	MIII
PESNAS						
MI	1	0,99	0,99	1	0,99	0,99
MII	0,99	1	0,99	0,99	1	0,98
MIII	0,99	0,98	1	0,98	0,97	1
PESDES						
MI	1	0,99	0,98	1	0,97	0,95
MII	0,97	1	0,98	0,94	1	0,96
MIII	0,98	0,98	1	0,91	0,93	1
PES12						
MI	1	0,99	0,97	1	0,94	0,85
MII	0,98	1	0,99	0,86	1	0,94
MIII	0,97	0,99	1	0,67	0,85	1
GP						
MI	1	0,99	0,97	1	0,99	0,91
MII	0,99	1	0,98	0,96	1	0,94
MIII	0,97	0,98	1	0,80	0,87	1
AOL						
MI	1	0,94	0,96	1	0,99	0,99
MII	0,91	1	0,95	0,99	1	0,99
MIII	0,95	0,94	1	0,98	0,98	1
EGS						
MI	1	0,99	0,99	1	0,92	0,99
MII	0,99	1	0,99	0,88	1	0,92
MIII	0,99	0,99	1	0,98	0,91	1
EGP						
MI	1	0,97	0,99	1	0,92	0,99
MII	0,97	1	0,97	0,89	1	0,91
MIII	0,99	0,96	1	0,98	0,85	1

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; MI: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + ED + A + M + AM + E$; MII: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + A + M + AM + E$; MIII: $\mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + A + M + AM + E$; em que: GC = Grupo Contemporâneo, Idade: idade à mensuração, CIMP: Classe de idade da mãe ao parto; Coeficientes de regressão do efeito aditivo direto de raça (AD) aditivo materno de raça (MD), heterose direta (HD) e materna (HM), epistasia direta (ED), efeito aleatório genético aditivo direto (A), efeito aleatório genético aditivo materno (M), efeito aleatório de ambiente permanente AM

Contudo os intervalos dos valores genéticos dos 20% melhores touros foram diferentes em função dos efeitos considerados nos modelos. Os valores genéticos mínimos menos favoráveis à seleção foram encontrados com MIII sugerindo possíveis alterações tanto no ordenamento dos animais quanto no valor mínimo de seleção (Tabela 5).

Tabela 5 - Média, mínimo e máximo dos valores genéticos do total de touros da safra 2009 e dos 20% melhores touros da safra 2009 para características de crescimento e carcaça

	Touros safra 2009			20% Melhores touros safra 2009		
	Média	Mínimo	Máximo	Média	Mínimo	Máximo
PESNAS						
MI	0,57	-3,88	7,87	2,15	1,29	7,93
MII	0,55	-3,94	7,72	2,15	1,29	7,86
MIII	0,63	-3,87	8,13	2,24	0,45	8,20
PESDES						
MI	3,45	-15,09	23,94	8,68	6,09	23,94
MII	3,27	-15,75	22,20	8,74	6,10	25,20
MIII	3,95	-14,84	27,63	9,53	2,41	27,63
PES12						
MI	3,29	-9,22	19,46	6,55	4,32	21,66
MII	3,74	-9,53	20,48	7,10	5,04	22,72
MIII	4,40	-14,79	22,53	8,21	4,75	25,93
GP						
MI	3,47	-7,14	16,98	5,57	4,07	17,72
MII	3,44	-7,01	16,59	5,59	4,04	17,74
MIII	3,68	-9,15	16,70	6,17	0,63	19,45
AOL						
MI	0,21	-2,96	3,69	0,66	0,33	3,69
MII	0,32	-4,52	5,66	0,91	0,78	5,66
MIII	0,39	-4,53	5,39	0,98	-1,14	5,39
EGS						
MI	0,019	-0,36	1,10	0,12	0,04	1,66
MII	0,018	-0,35	1,10	0,12	0,03	1,10
MIII	0,025	-0,34	1,63	0,13	-0,009	1,10
EGP						
MI	0,031	-0,58	1,58	0,17	0,05	1,58
MII	0,061	-0,74	2,27	0,23	0,07	2,27
MIII	0,036	-0,54	1,46	0,16	-0,07	1,46

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; MI: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + ED + A + M + AM + E$; MII: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + A + M + AM + E$; MIII: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + A + M + AM + E$; em que: GC = Grupo Contemporâneo, Idade: idade à mensuração, CIMP: Classe de idade da mãe ao parto; Coeficientes de regressão do efeito aditivo direto de raça (AD) aditivo materno de raça (MD), heterose direta (HD) e materna (HM), epistasia direta (ED), efeito aleatório genético aditivo direto (A), efeito aleatório genético aditivo materno (M), efeito aleatório de ambiente permanente (AM)

De acordo com o valor médio da acurácia, PSB e o valor $-2\log$ da verossimilhança, os modelos que consideraram efeitos genéticos não aditivos (MI e MII) apresentaram-se como os mais adequados na análise das características estudadas (Tabela 6). Os MII e MIII apresentaram os maiores valores de PSB para todas as características estudadas. O valor de acurácia foi maior no MIII para PESDES, PES12, GD e AOL e no MII para PESNAS, EGS e EGP, esta melhoria aparente no valor da acurácia em função da desconsideração do efeito de epistasia ou de heterozigose e epistasia esteve sempre relacionada ao incremento de PSB.

Tabela 6 - Valores de acurácia, porcentagem de viés quadrático (PSB) e valor -2 log da função de verossimilhança (-2log) nos modelos MI, MII e MIII para as características de crescimento e carcaça in vivo em bovinos Montana Tropical

Característica	Modelo	Acurácia	PSB	-2log
PESNAS	MI	0	0	0
	II	+0,5	+0,02	-1,53
	III	+0,3	+0,02	+56,7
PESDES	MI	0	0	0
	II	+0,13	+0,04	+10,1
	III	+0,26	+0,05	+345,9
PES12	MI	0	0	0
	II	+0,39	+0,015	-504
	III	+0,89	+0,015	-503,2
GP	MI	0	0	0
	II	-0,09	+0,36	+3,26
	III	+0,34	+0,40	+16,7
AOL	MI	0	0	0
	II	+0,81	+0,03	-1083,5
	III	+1,47	+0,06	-10,1
EGS	MI	0	0	0
	II	+2,04	+0,67	-15,58
	III	+0,21	+0,67	-65,796
EGP	MI	0	0	0
	II	+1,85	+0,38	-406,618
	III	+1,42	+0,59	-58,96

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha. MI: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + ED + A + M + AM + E$; MII: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + HD + HM + A + M + AM + E$; MIII: $Y = \mu + CG + IDADE + CIMP + AD + MD + A + M + AM + E$; em que: GC = Grupo Contemporâneo, Idade: idade à mensuração, CIMP: Classe de idade da mãe ao parto; Coeficientes de regressão do efeito aditivo direto de raça (AD) aditivo materno de raça (MD), heterose direta (HD) e materna (HM), epistasia direta (ED), efeito aleatório genético aditivo direto (A), efeito aleatório genético aditivo materno (M), efeito aleatório de ambiente permanente (AM)

Os valores mais altos de PSB foram apresentados pelo MIII para GP e EGP e pelo MII para EGS. De acordo com o valor de -2log o melhor ajuste foi encontrado no MI para PESDES e GP que apresentou o menor valor de -2log, enquanto que o melhor ajuste para PESNAS, PES12, AOL e EGP foi apresentado no MII e para EGS no MIII. Estes resultados sugerem que os modelos que consideraram os efeitos genéticos não aditivos de heterozigose e/ou de epistasia são os mais recomendados para a análise de características de crescimento e de carcaça, pois, a melhor estimativa dos parâmetros será o valor que maximiza a probabilidade conjunta dos dados. Dado que a função de log da verossimilhança (L) é uma função monótona, o máximo de log (L) vai ser coincidente com o máximo de L, sendo o maior valor aquele mais consistente com os dados (SCHWARZ, 2001).

3.3.4 Modelos bicaracterística

Todas as características foram modeladas considerando os efeitos que apresentaram o melhor ajuste na análise unicaracterística. Assim a $\hat{\sigma}_a^2$ para as

características GPD12, AOL e EGP foram inferiores quando comparadas com análises bicaracterística, enquanto que PES12 apresentou valores superiores. Não foram constatadas diferenças para PESNAS e EGS em nenhum dos componentes de variância (Tabela 7). De acordo com Henderson (1986) a variação da $\hat{\sigma}_a^2$ observadas em análises bicaracterísticas podem ser resultado das estratégias de seleção e manejo empregadas dentro dos rebanhos. Incrementos nas $\hat{\sigma}_a^2$ em análises bi e multivariadas para características de peso pós-desmama também foram observados por Mercadante et al. (2004) e Boligon, Albuquerque e Mercadante (2009). Por tanto, o aumento observado no PES12 pode ser explicado pela remoção do vício recorrente à seleção pós-desmama ou aquele ocasionado quando dentro dos rebanhos é praticada uma pré-seleção a desmama (MEYER, 1995; KAPS; HERRING; LAMBERSON, 1999).

O comportamento da $\hat{\sigma}_a^2$ observado para GP, AOL e EGP possivelmente está relacionado ao número de registros disponíveis para estas características. De acordo com Schoeman e Jordaan (1999) mudanças nas estimativas dos componentes de variância podem ocorrer para aquelas características que apresentam pequena contribuição genética para a variância fenotípica total, bem como baixa correlação e com número de informações reduzido.

Observando-se a $\hat{\sigma}_m^2$ de PES12 e GP é possível notar um comportamento antagônico com PESNAS, pois é esperado que exista uma redução do efeito materno com o aumento da idade do animal. No entanto, diversos autores confirmam a importância do efeito materno nas fases pré e pós natal do bezerro, onde o efeito pode ser alterado em função do manejo proporcionado aos animais (SARMENTO, 2003). Albuquerque e Meyer (2001) verificaram variâncias pequenas para o efeito materno e de ambiente permanente materno em características de peso após desmama, no entanto, concluíram que apesar da baixa relevância, o efeito materno continua presente pós desmama, e que a desconsideração do efeito materno na análise de PESDES pode ocasionar a superestimação da variância do efeito genético direto devido à inclusão da variância genética materna no valor da variância aditiva. A $\hat{\sigma}_m^2$ estimada para PESDES também foi superior às estimativas encontradas na análise unicaracterísticas. A contribuição da $\hat{\sigma}_p^2$ para a variância fenotípica foi apenas de 4% para PESNAS.

Em relação às herdabilidades, as estimativas de h_a^2 todas as características com exceção de EGP, foram de magnitude moderada e não apresentaram

diferenças em função do tipo de análise. A h_a^2 para PESNAS foi semelhante às relatadas por Baldi, Alencar e Albuquerque (2010) e Freitas et al. (1994) de 0,33 e 0,34 respectivamente. Valores superiores de h_a^2 (>0,50) para PESNAS foram reportados por Meyer, Carrick e Donnelly (1993) em análises uni, bi e multivariadas.

Para PESDES a h_a^2 variou de 0.23 a 0.32 sugerindo que uma parte importante da variação da característica está determinada pelo componente genético aditivo. Em bovinos da raça Canchim, valores de h_a^2 variaram de 0,23-0,31 em modelos bi e multicaracterística, respectivamente (BALDI; ALENCAR; ALBUQUERQUE 2010) e em populações multirraciais de bovinos australianos, Meyer, Carrick e Donnelly (1993) reportaram valores de 0,3 e 0,28 para PESNAS e PES12, respectivamente. Em bovinos da raça Simental os valores reportados variaram de 0,22, 0,13 e 0,19 para PESNAS, PESDES e PES12, respectivamente (MARQUES et al., 2000). Paneto et al. (2002) e Boligon et al. (2000) reportaram valores de h_a^2 de 0,16 - 0,23 em análise bicaracterística.

A h_a^2 nas características de carcaça foram iguais às encontradas pela análise unicaracterística com exceção de EGP em que a h_a^2 foi menor que 0,01. Valores superiores aos encontrados no presente estudo têm sido reportados pela literatura, Caetano et al. (2013) reportou h_a^2 para AOL, EGS e EGP de 0.34 0.23 e 0.31 para bovinos Nelore em análise bicaracterística, enquanto que Arnold et al. (1991) apresentou valor de 0,25 e 0,26 para AOL e EGS para a raça Hereford, utilizando modelo touro. Bertrand et al. (2001) apresentaram uma revisão extensa de parâmetros genéticos para características de carcaça mensuradas por ultrassom, e observaram valores de h_a^2 que variaram de 0,40-0,97 e 0,18-0,56 para AOL e EGS, respectivamente. Rios-Utrera e Van Vleck (2004) concluíram que as variações existentes entre os valores reportados na literatura devem-se a diferentes fatores como número de observações, efeitos incluídos na modelagem, metodologias de análises, e inclusão de grupos genéticos.

3.3.5 Correlações Genéticas

As correlações genéticas entre PESDES e PESNAS e PESNAS e PES12 foram altas e positivas neste estudo. Estimativas similares (0,62, 0,60 e 0,61) entre PESDES e PESNAS foram encontradas por Lôbo et al. (2000), Silva et al. (2001) e Van Mellis (2002), respectivamente. Correlações genéticas inferiores (0,02) para

PESDES e PES12 foram apresentadas por Oliveira et al. (2012) em bovinos Montana Tropical. Para PESNAS – GP as estimativas foram de magnitude media e positivas.

Contrariamente ao esperado, as correlações genéticas entre PESDES e AOL encontradas neste estudo foram negativas e baixas, indicando que não existem fortes relações genéticas entre o PESDES e AOL. Estes resultados diferem dos reportados na literatura, em que são relatadas correlações de magnitude media-alta entre o PESDES e AOL (KOOTTS; GIBSON; WILTON 1994; MARSHALL, 1994), Correlações genéticas de 0,29 e de 0,26 entre PESDES e AOL e entre PESDES e EGS foram reportados por Splan et al. (2002). Gregory, Cundiff e Koch (1995); Bertrand (2001) e Koots et al. (1994) observaram correlações entre PESDES e EGS de 0,15 – 0,17.

Tabela 7 - Componentes de variância e valores de herdabilidade para as características de crescimento e carcaça em bovinos compostos Montana Tropical

Características	Componentes de Variância				Covariâncias			Herdabilidades	
	$\hat{\sigma}_a^2$	$\hat{\sigma}_m^2$	$\hat{\sigma}_{ep}^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_{aa}$	$\hat{\sigma}_{mm}$	h_d^2	h_m^2
PESNAS / PESDES	5,50 (0,34) / 133,1(9,37)	0,69 (0,09)/ 66,15(5,56)	0,73(0,07)/ 69,78(3,48)	11,33(0,18)/ 357 (5,17)	18,27	14,21 (1,38)	1,43 (0,53)	0,30 0,23	0,03 0,11
PES12 / PESDES	123 (10,84)/ 113 (13,33)	51,09 (5,7)/ 86,91(5,79)	----/ 42,43(2,59)	452 (7,35)/ 373,5(4,77)	627,362	100 (11,82)	62,63 (4,9)	0,19 0,19	0,08 0,15
GP / PESDES	63 (8,88)/ 119 (9,05)	12,47 (3,41)/ 67,79(5,68)	----/ 64,22(5,68)	380 (7,48)/ 365 (5,04)	456,492	20,9 (7,19)	-27,4(3,98)	0,13 0,21	0,027 0,12
AOL / PESDES	9,31 (5,03)/ 120(9,11)	----/ 62,80(5,54)	----/ 68,98(3,5)	0,75(0,07)/ 364 (5,07)	62,359	-2,02 (1,78)	---	0,14 0,21	-- 0,11
EGS / PESDES	0,14 (0,06)/ 120(9,12)	----/ 62,38(5,52)	----/ 69,16(3,5)	0,752 (0,07)/ 364(5,07)	0,924	-2,39 (1,15)	--	0,15 0,32	-- 0,17
EGP / PESDES	0,19 (0,12)/ 120(9,12)	----/ 62,49(5,52)	----/ 69,11(3,5)	1,86 (0,16)/ 364(5,08)	2,092	-1,76 (1,68)	---	0,01 0,32	-- 0,17

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; GPD12: ganho de peso da desmama aos 12 meses; PES12: peso aos 12 meses; AOL: área do olho do lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; $\hat{\sigma}_a^2$: Variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_m^2$: Variância materna; $\hat{\sigma}_{aa}$: Covariância aditiva entre a característica 1 e 2 ; $\hat{\sigma}_{mm}$: Covariância aditiva materna ntre a característica 1 e 2 ; $\hat{\sigma}_{ep}^2$: Variância de ambiente permanente; $\hat{\sigma}_e^2$: Variância residual; $\hat{\sigma}_p^2$: Variância fenotípica; h_d^2 : Herdabilidade direta; h_m^2 : Herdabilidade materna; h_t^2 : Herdabilidade total

Tabela 8 – Correlações genéticas para as características de crescimento e carcaça considerando peso a desmama em bovinos compostos Montana Tropical

	Correlação	PESNAS	PES12	GP	AOL	EGS	EGP
PESDES	r_a^2	0,52	0,85	0,23	-0,060	-0,56	0,36
	r_m^2	0,21	0,93	-0,94	--	--	--

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; GPD12: ganho de peso da desmama aos 12 meses; PES12: peso aos 12 meses; AOL: área do olho do lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; r_a^2 : Correlação genética aditiva; r_m^2 : Correlação genética materna

3.4 Conclusão

Os resultados obtidos no presente trabalho mostraram que a consideração individual dos efeitos aditivos de raça em populações multirraciais provocam estimativas viesadas dos componentes de variância e parâmetros genéticos, sendo necessária a consideração de efeitos de heterozigose e epistasia. Por outro lado, a consideração dos efeitos maternos e de ambiente permanente na análise de características de crescimento do nascimento até os 12 meses mostrou-se adequada.

Referências

- AHUNU, B.K.; ARTHUR, P.F.; KISSIEDU, H.W.A. Genetic and phenotypic parameters for birth and weaning weights of purebred and crossbred Ndama and West African Shorthorn cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 51, p. 165-171, 1997.
- ALBUQUERQUE, L.G.; MEYER, K. Estimates of direct and maternal genetic effects for weights from birth to 600 days of age in Nelore cattle. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Berlin, v. 118, p. 83-92, 2001.
- ALI, T.E.; SCHAEFFER, L.R. Accounting for covariances among test day milk yields in dairy cows. **Canadian Journal Animal Science**, Ottawa, v. 67, p. 637-644, 1987.
- ARNOLD, J.W.; BERTRAND, J.K.; BENYSHEK, L.L.; LUDWIG, C. Estimates of genetic parameters for live animal ultrasound, actual carcass data, and growth traits in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 69, p. 985-992, 1991.
- ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P.D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 57, p. 231-241, 1999.
- BALDI, F.; ALENCAR, M.M.; ALBUQUERQUE, L.G. Estimativas de parâmetros genéticos para características de crescimento em bovinos da raça Canchim utilizando modelos de dimensão finita. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 39, n. 11, p. 2409-2417, 2010.
- BAUMAN, D.E.; CURRIE W.B. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. **Journal Dairy Science**, Champaign, v. 63, p. 1514-1529, 1980.

BERTRAND, J.K.; GREEN, R.D.; HERRING, W.O.; MOSER, D.W. Genetic evaluation for beef carcass traits. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 79, E190-E200, 2001. Supplement.

BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z. Herdabilidades e correlações entre pesos do nascimento à idade adulta em rebanhos da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 12, p. 2320-2326, 2009.

BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G.; MERCADANTE, M.E.Z.; LÔBO, R.B. Study of relations among age at first calving, average weight gains and weights from weaning to maturity in Nelore cattle. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 39, p. 746-751, 2010.

CAETANO S.L.; SAVEGNAGO, R.P.; BOLIGON, A.A.; RAMOS, S.B.; CHUD, T.C.S.; LÔBO, R.B.; MUNARI, D.P. Estimates of genetic parameters for carcass, growth and reproductive traits in Nelore cattle. **Livestock Science**, Amsterdam, v. 155, n. 1, p. 1-7, 2013.

CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A. de; BRITO, F.V.; FRIES, L.A. Evidence of heterotic and epistatic effects on postweaning weight gain of Nelore calves. **WORLD CONGRESS GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION**, 7., 2002, Montpellier, **Proceedings...** Montpellier, INRA, 2002. p. 279-282.

CIENTFUEGOS-RIVAS, E.G.; ORÚE-RÍOS, M. de; BRIONES-LUENGO, M.; MARTÍNEZ-GONZÁLEZ, J.C. Estimación del comportamiento productivo y parámetros genéticos de características predestete en bovinos de carne (*Bos taurus*) y sus cruas, VIII Región, Chile. **Archivo de Medicina Veterinaria**, Valdivia, v. 38, n. 1, p. 69-75, 2006.

CLÍMACO, S.M.; AZAMBUJA, R.E.L. de; MIZUBUTI, Y.K.; SILVA, F.L. da; BARBOSA, F.M.A.; BRIDI, A.M. Desempenho e característica de carcaça de bovinos de corte de quatro grupos genéticos terminados em confinamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 40, n. 7, p. 1562-1567, 2011.

CUCCO, D.C. Estudo **genético quantitativo e molecular de características de crescimento e carcaça em bovinos da raça Nelore usando inferência bayesiana**. 2010. 109 p. Tese (Doutorado em Qualidade e Produtividade Animal) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2010.

DE LOS REYES, A.; ELZO, M.A.; FRIES, L.A.; ROSO, V.M.; CARVALHEIRO, R. Non-genetic, additive and non-additive genetic effects for Animal model analyses of weaning weights in a nellore x Hereford multibreed population in Brazil. In: **WORLD CONGRESS GENETICS APPLIED LIVESTOCK PRODUCTION**, 8., 2006, Belo Horizonte. **Proceedings...** Belo Horizonte, EMBRAPA, 2006.

DEMEKE, S.; NESER, F.W.C.; SCHOEMAN, S.J. Variance components and genetic parameters for early growth traits in a mixed population of purebred *Bos indicus* and crossbred cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 84, p. 11-21, 2003.

DICKERSON, G.E. Experimental approaches in utilizing breed resources. **Animal Breeding Abstracts**, Edinburgh, v. 37, p. 191-202, 1969.

_____. Inbreeding and heterosis in animals. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF JAY L. LUSH, 1973, Champaign. **Proceedings...** Champaign: American Society Animal Science and Dairy Science, 1973. p. 54-77.

FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; GOLDEN, B.L. Análise genética do composto Montana Tropical. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 23, p. 111-113, 1999.

FIGUEIREDO, L.A. Parâmetros genéticos do peso no início da estação de monta, considerando indicativo do peso adulto de matrizes Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 33, n. 5, p. 1135-1144, 2004.

FREITAS, A.R.; FAVORETTI, A.C.; ALENCAR, M.M.; PEGORIN, M.J. Uso da máxima verossimilhança restrita e transformação canônica para estimação de parâmetros genéticos de características de crescimento em bovinos. **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 23, n. 3, p. 394-401, 1994.

FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H.; GRASER, H.U. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbreed beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 13, suppl. B, p. 242, 2000.

GILMOUR, A.R.; CULLIS, B.R.; WELHAM, S.J.; THOMPSON, R. **ASREML**: reference manual. Armidale, NSW Agriculture, 2002. 217 p.

GORSKI, J. Endocrine factors in genetic improvement of milk production. **Journal Dairy Science**, Champaign, v. 62, p. 814-817, 1979.

GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V. Crossbreeding in beef cattle: evaluation of systems. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 51, p. 1224-1242, 1980.

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

_____. Genetic and phenotypic (co)variances for growth and carcass traits of pure-bred and composite populations of beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 73, p.1920–1926; 1995.

GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M.; DIKEMAN, M.E.; KOOHMARAIE, M. Breed effects, retained heterosis, and estimates of genetic and phenotypic parameters for carcass and meat traits of beef cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 72, p. 1174-1183, 1994.

GREGORY, K.E.; DEARBORN, D.D.; CUNDIFF, L.V.; KOCH, R.M. Maternal heterosis and grand maternal effects in beef cattle: postweaning growth and carcass traits. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 65, n. 5, p. 1180-1194, 1987.

HENDERSON, C.R. Recent developments in variance and covariance estimation. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 63, n. 1, p. 208-216, 1986.

KAPS, M.; HERRING, W.O.; LAMBERSON, W.R. Genetic and environmental parameters for mature weight in Angus cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 77, p. 569-574, 1999.

KIDDY, C.A. A review of research on genetic variation in physiological characteristics related to performance in dairy cattle. **Journal Dairy Science**, Champaign, v. 62, p. 818-824, 1978.

KINGHORN, B.P.; VERCOE, P.E. The effect of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbreed genotypes. **Animal Production**, Cambridge, v. 49, p. 209-216, 1989.

KLEI, L.; QUAAS, R.L.; POLLAK, E.J.; CUNNINGHAM, B.E. Multiple-breed evaluation. ANNUAL RESEARCH SYMPOSIUM AND ANNUAL MEETING OF THE BEEF IMPROVEMENT FEDERATION, 28., 1996, Birmingham. **Proceedings...** Oklahoma, OSU, 1996. p. 93-105,

KOCH, R.M.; DICKERSON, G.E.; CUNDIFF, L.V.; GREGORY, K.E. Heterosis retained in advanced generations of crosses among Angus and Hereford cattle. **Journal Animal Science**. Champaign, v. 60, p. 1117-1132, 1985.

KOOTS, K.R.; GIBSON, J.P.; WILTON, J.W. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. **Animal Breeding Abstracts**, v. 62, p. 825-853, 1994.

LEE, C.; POLLAK, E.J. Relationship between sire x year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 75, p. 68-75, 1997.

_____. Genetic antagonism between body weight and milk production in beef cattle. **Journal Animal Science**. Champaign, v. 80, p. 316-321, 2002.

LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 978 p.

MACKINNON, J.; THORPE, W.; BAKER, L.; Source of genetic variation for milk production in a crossbred herd in the tropics. **Animal Science**, Cambridge, v. 62, p. 5-16, 1996.

MALLINCKRODT, C.H.; GOLDEN, B.L.; BOURDON, R.M. The effect of selective reporting on estimates of weaning weight parameters in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 73, p. 1264-1270, 1995.

MARQUES, L.F.A.; PEREIRA, J.C.C.; OLIVEIRA, H.N.; SILVA, M.A.; BERGMANN, J.A.G. Análise de características de crescimento da raça Simental. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v. 52, n.5, p. 527-533, 2000.

MARSHAL, T.T. **Heterosis and additive breed effects on feedlot and carcass traits from crossing Angus and Brown Swiss**. 1986. 48 p. Thesis (PhD in Animal Breeding) – University of Florida, Gainesville, 1986.

MARSHALL, D.M. Breed differences and genetic parameters for body composition traits in beef cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 72, p. 2745–2755, 1994

MEIRELLES, S.L.; ALENCAR, M.M. de; OLIVEIRA, H.N. de; REGITANO, C.A.L. Efeitos de ambiente e estimativas de parâmetros genéticos para características de carcaça em bovinos da raça Canchim criados em pastagem. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 39, n. 7, p. 1437-1442, 2010.

MERCADANTE, M.E.Z.; RAZOOK, A.G.; TROVO, J.B.F.; CIRYLLO, J.N.S.G.; MEYER, K. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 44, p. 125-137, 1995.

MEYER, K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 31, p. 179-204, 1992.

_____. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 38, p. 91–105, 1994.

MEYER, K.; CARRICK, M.J.; DONNELLY, B.J. Genetic parameters for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 71, p. 2614-2622, 1993.

MISZTAL, I. Estimation of variance components with large-scale dominance models. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 80, p. 965-974, 1997.

_____. Studies on the value of incorporating the effect of dominance in genetic evaluations of dairy cattle, beef cattle and swine. **Biotechnology, Agronomy, Society and Environment**, Gembloux, v. 2, p. 227-233, 1998.

NEWMAN, S.; REVERTER, A.; JOHNSTON, D.J. Purebred-crossbred performance and genetic evaluation of post weaning growth and carcass traits in *Bos indicus* × *Bos taurus* crosses in Australia. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 80, p. 1801-1808, 2002.

OSORIO, M.M.; SEGURA, J.C. Estimates of breed direct, maternal and heterosis effects for weaning and yearling weights of beef cattle in the humid tropics of México. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, México, v. 12, n. 3, p. 463-469, sep./dic. 2010.

PANETO, J.C.C., LEMOS, D.C., BEZERRA, L.A.F., FILHO, R.M., LOBO, R.B. Study of quantitative growth traits from 120 to 550 days of age in Nellore cattle. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 31, p. 668–674, 2002.

PEROTO, D.; CUBAS, A.C.; MOLETTA, J.L.; LESSKIU, C. Heterose sobre os pesos de bovinos Canchim e Aberdeen Angus e de seus cruzamentos recíprocos.

Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 35, n. 12, p. 2511-2520, 2000.

PHILLIPS, P.C. The language of gene interaction. **Genetics**, Arkansas, v. 149, p. 1167-1171, 1998.

POLLAK, E.J.; QUAAS, R.L. Multibreed genetic evaluations of beef cattle. In: WORLD CONGRESS ON GENETICS APPLIED TO LIVESTOCK PRODUCTION, 6., 1998, Armidale. **Proceedings...** Armidale, 1998. p. 101-104.

POLLAK, E.J.; WANG, C.S.; CUNNINGHAM, B.E.; KLEI, L.; VAN TASSELL, C.P. Considerations on the validity of parameters used in national cattle evaluations. In: GENETIC PREDICTION WORKSHOP, 4., 1994, Kansas, **Proceedings...** Kansas, Beef Improvement Federation, 1994.

RIOS-UTRETA, A.; VAN VLECK, L.D. Heritability estimates for carcass traits of cattle: a review. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 3, n. 3, p. 380-394, 2004.

ROBISON, O.W. The influence of maternal effects on the efficiency of selection: a review. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 8, p. 121-137, 1981.

ROSO, V.M.; FRIES, L.A. Avaliação das heteroses materna e individual sobre o ganho de peso do nascimento ao desmame em bovinos Angus x Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.29, n.3, p. 732-737, 2000.

ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P.; WILTON, J.W. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 83, p. 1780-1787, 2005.

SARMENTO, J.L.R. **Avaliação genética de características de crescimento de ovinos Santa Inês utilizando modelos multicaracterísticas e de regressão aleatória**. 2003. 67 p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2003.

SCHOEMAN, S.J.; JORDAAN, G.F. Multitrait estimation of direct and maternal (co)variances for growth and efficiency traits in a multibreed beef cattle herd. **South African Journal of Animal Science**, Hatfield, v. 29, p. 124-136, 1999.

SHEPARD, H.H.; GREEN, R.D.; GOLDEN, B.L.; HAMLIN, K.E.; PERKINS, T.L.; DILES, J.B. Genetic parameter estimates of live animal ultrasonic measures of retail yield indicators in yearling breeding cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 74, p. 761-768, 1996.

SHULL, G. H. What is "heterosis"? **Genetics**, Arkansas, v. 33, p. 439-446, 1948.

SKRYPZECK, H.; SCHOEMAN, S.J.; JORDAAN, G.F.; NESER, F.W.C. Estimates of crossbreeding parameters in a multibreed beef cattle crossbreeding project. **South African Journal of Animal Science**, Hatfield, v. 30, p. 193-203, 2000.

SPLAN, R.K.; CUNDIFF, L.V.; DIKEMAN, M.E.; VAN VLECK L.D. Estimates of parameters between direct and maternal genetic effects for weaning weight and direct genetic effects for carcass traits in crossbred cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 80, p. 3107-3111, 2002,

SULLIVAN, P.G.; WILTON, J.W.; MILLER, S.P.; BANKS, L.R. Genetic trends and breed overlap derived from multiple-breed genetic evaluation of beef cattle for growth traits. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 77, p. 2019-2027, 1999.

VAN DER WERF J. Mixed models for genetic analysis. In: UNIVERSITY OF NEW ENGLAND. **ASReml user guide**. Armidale, 2002. p. 47-73.

VEGA-MURILLO, V.E. RÍOS-UTRERA, A.; MONTAÑO-BERMÚDEZ, M.; MARTÍNEZ-VELÁZQUEZ, G. Evaluación genética multirracial de características de crecimiento en bovinos Simmental y Simbrah. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, México, v. 15, p. 403-414, 2012.

VERGARA, O.D.; ELZO, M.A.; CERON-MUÑOZ, M.F.; ARBOLEDA E.M. Weaning weight and post-weaning gain genetic parameters and genetic trends in a Blanco Orejinegro-Romosinuano-Angus-Zebu multibreed cattle population in Colombia. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 124, p. 156-162, 2009a.

VERGARA, O.D.; CERON-MUÑOZ, M.F.; ARBOLEDA, E.M.; OROZCO, Y.; OSSA, G.A. Direct genetic, maternal genetic, and heterozygosity effects on weaning weight in a Colombian multibreed beef cattle population. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 87, p. 516-521, 2009b.

WALDROM, D.F.; MORRIS, C.A.; BAKER, R.L.; JOHNSON, D.L. Maternal effects for growth traits in beef cattle. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 34, p. 57-70, 1993.

WILLHAM, R.L. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. **Biometrics**, Ames, v.19, p. 18-27, 1963.

_____. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 35, p. 1288-1295, 1972.

WILLIAMS, J.L.; AGUILAR, I.; REKAYA, R.; BERTRAND, J.K. Estimation of breed and heterosis effects for growth and carcass traits in cattle using published crossbreeding studies. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 88, p. 460–466, 2010.

WILSON, A.J.; RÉALE D. Ontogeny of additive and maternal genetic effects: lessons from domestic mammals. **The American Naturalist**, Chicago, v. 167, p. E23–E38, 2005.

WOLF, J.; DISTL, O.; HYÁNEK, J.; GROSSHANS, T.; SEELAND, G. Crossbreeding in farm animals. V. Analysis of crossbreeding plans with secondary crossbred generations. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Berlin, v. 112, n. 1/6, p. 81-94, 1995.

YOKOO, M.J.; ALBUQUERQUE, L.G.; LOBO, R.B.; BEZERRA, L.A.F.; ARAUJO, F.R.C.; SILVA, J.A.V.; SAINZ, R.D. Genetic and environmental factors affecting ultrasound measures of longissimus muscle area and back fat thickness in Nelore cattle. **Livestock Science**, Amsterdam, v. 117, p. 147-154, 2008.

4 REGRESSÃO RIDGE PONDERADA NA AVALIAÇÃO GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO E CARÇA EM POPULAÇÕES MULTIRRACIAS

Resumo

Informações de características de crescimento (peso ao nascimento, peso a desmama, peso aos 12 meses e ganho de peso da desmama até o sobreano) e de carcaça (área de olho do lombo, espessura de gordura subcutânea e da picanha) de bovinos compostos Montana Tropical foram utilizadas para investigar o efeito da regressão ridge ponderada na solução de colinearidade e na estimação de parâmetros genéticos. Para todas as características foram considerados como fixos os efeitos diretos e maternos de raça, de dominância, de epistasia e os efeitos ambientais. Os efeitos genéticos aditivos diretos e maternos e de ambiente permanente foram considerados como aleatórios. Foi observada a presença de colinearidade ($VIF > 30$) em todas as características estudadas e em geral as variáveis associadas aos efeitos genéticos aditivos de raça estiveram envolvidas com dependências lineares. A aplicação de regressão ridge ponderada permitiu a redução dos valores VIF e da variância do erro de predição, assim como a detecção de significância de alguns os efeitos incluídos nos modelos. Os componentes de variância obtidos a partir de modelos que consideraram as soluções ridge foram em geral maiores que aqueles obtidos por mínimos quadrados ordinários. Foram observadas alterações no ordenamento dos reprodutores em função da aplicação da regressão ridge ponderada nas características de espessura da gordura subcutânea e da picanha.

Palavras-chave: Bovinos de corte; Carcaça; Colinearidade; Crescimento; Cruzamento; Parâmetros genéticos

Abstract

Growth traits (birth weight, weaning weight, weight at 12 months and weight gain from weaning to yearling) and carcass informations (rib eye area , backfat thicknes, rump fat thickness) of the composite Montana Tropical beef cattle were used to study the effect of the weighted ridge regression in collinearity reduction and estimation of genetic parameters. For all traits were considered fixed direct and maternal breed effects, dominance, epistatic and environmental effects . The direct and maternal additive genetic effects and permanent environmental effects were considered as random. Diagnosis of collinearity ($VIF > 30$) was confirmed in all variables. Additive genetic effects of breed generally been involved with linear dependencies. The use of ridge regression allowed to reduce the VIF values and variance of the error prediction, and permitted the finding of significance of the effects included in the model. Variance components obtained from models that considered ridge solutions were generally greater than those obtained by OLS. Changes were observed in the ranking of sires due to application of ridge regression in backfat and rump fat thickness .

Keywords: Beef cattle; Carcass; Collinearity; Growth; Crossbreed; Genetic parameters

4.1 Introdução

Modelos que consideram efeitos genéticos não aditivos têm apresentado problemas de colinearidade (KINGHORN; VERCOE, 1989; ROSO et al., 2005; CARVALHEIRO et al., 2006) devido ao grande número de parâmetros a serem incluídos e a existência de dependências lineares entre eles. Consequentemente, em populações multirraciais em que os efeitos de heterose e epistasia têm influência nas características de interesse (ARTHUR et al., 1999; FRIES et al., 2000), problemas associados à colinearidade poderiam conduzir a estimadores com baixa precisão (CHATTERJEE; PRICE, 1991), de sentido e magnitude incorreta (HAIR JR et al., 1992) ou de variância elevada (BELSLEY, 1991), dificultando a quantificação e determinação da significância de cada variável regressora sobre variável resposta. Uma forma simples de diagnosticar colinearidade é por meio do fator de inflação da variância (VIF) e do índice de condição (CN), definido como a razão entre o maior e menor autovalor da matriz simples de correlação (WEISBERG, 1985). Valores de CN acima de 100 indicam problemas moderados e acima de 1000 problemas sérios de colinearidade (MONTGOMERY; PECK, 1981), enquanto que VIF maiores do que 30 indicam forte dependência linear entre as variáveis regressoras (NETER; WASSERMAN; KUTNER, 1983).

A regressão ridge ou regressão de cumeieira tem se apresentado como um dos métodos mais eficientes, pois a pesar do viés introduzido pela adição do coeficiente λ na matriz de correlações (HOERL; KENNARD, 1970), as estimativas dos parâmetros são mais estáveis e biologicamente mais plausíveis (CARVALHEIRO et al., 2006; PIMENTEL et al., 2006; ROSO et al., 2005) que aquelas obtidas por mínimos quadrados ordinários (OLS).

Similarmente, a escolha adequada do valor do coeficiente λ em função da magnitude da dependência linear proporcionará menor viés na estimação dos parâmetros que aqueles obtidos quando são utilizados valores de λ gerais (LOWERRE, 1974; GRUBER, 1998). Neste sentido, os objetivos deste estudo foram: I) identificar as fontes de colinearidade presentes na avaliação de características de crescimento e carcaça em populações multirraciais e II) comparar as estimativas dos parâmetros genéticos, bem como o ordenamento dos indivíduos pelos métodos de mínimos quadrados ordinários (OLS) e pela regressão ridge ponderada (RR).

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Dados

Foram analisadas as informações de peso ao nascer (PESNAS - kg), peso a desmama (PEDES - kg), peso aos 12 meses (PES12 - kg), ganho de peso da desmama ao sobreano (GP- kg), área de olho do lombo (AOL - cm²), espessura de gordura subcutânea (EGS -mm) e espessura de gordura da picanha (EGP -mm) do banco de dados gerenciado pelo Grupo de Melhoramento Animal e Biotecnologia da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo e referentes a bovinos compostos Montana Tropical (Tabela 1). O bovino Montana Tropical é caracterizado por incluir na sua composição genética aproximadamente 30 raças, as quais são agrupadas em função das suas origens genéticas, geográficas e das suas aptidões zootécnicas em quatro tipos biológicos, denominados pela sigla NABC (FERRAZ; ELER; GOLDEN, 1999). Em que o tipo biológico N representa as raças de origem indiana (*Bos indicus*), o tipo biológico A representa os indivíduos *Bos taurus* adaptados ao ambiente tropical. O tipo biológico B agrupa os *Bos taurus* de origem britânico e o tipo biológico C representa os *Bos taurus* de origem continental.

A obtenção de informações das características crescimento e de carcaça foi realizada de maneira rigorosa e por técnicos treinados. As imagens de AOL, EGS e EGP foram obtidas mediante ultrassonografia, empregando equipamento de marca Aloka SSD 500 com transdutor linear (3.5 megahertz e 172 mm de longitude) e guia acústica acoplada e, analisadas empregando o software LINCE[®]. A idade média dos animais durante a realização das medidas de ultrassonografia foi de 618 dias. Todos os animais foram mantidos em sistema de pastoreio e/ou com suplementação mineral e manejo sanitário conforme a recomendação veterinária. A análise de consistência dos dados foi realizado utilizando os softwares Microsoft Visual FoxPro-9.2[®] e Statistical Analysis System -v9.2 (Tabela 1 e 2) e foram eliminadas informações de indivíduos que: i) não possuíam informações dos parentais ou filhos de reprodutor múltiplo; ii) informações de composição racial incompatível com as composições genéticas dos pais ou que excedessem mais de 5% de erro de uma ou mais frações; iii) informações foram de amplitude biologicamente aceitável (media $\pm$ 3 desvios padrão); iv) pertencentes a grupos de contemporâneos conformados por menos de 3 raças ou filhos do mesmo pai.

4.2.2 Análises estatísticas

Duas etapas de análises foram realizadas conforme Carvalheiro et al., (2006). Na primeira etapa (E1), foram estimadas as soluções para todos os efeitos incluídos no modelo de análise para cada uma das características utilizando o software ASREML (Gilmour et al., 2009). Na segunda etapa (E2), as estimativas dos efeitos fixos associados aos efeitos diretos e maternos aditivos e não aditivos obtidos na E1 foram empregadas para a obtenção de um novo vetor de observações pré-ajustadas (y^*), e em seguida foi realizado o diagnóstico de colinearidade. A RR foi empregada para todos os modelos que apresentaram colinearidade e as novas estimativas foram comparadas com as soluções de OLS.

Tabela 1 - Número de observações para características de interesse de acordo com os grupos genéticos

Grupo Genético	PESNAS	PESDES	PES12	GP	AOL	EGS	EGP
Grupo genético ¾							
60% < N < 90%	2179	2419	316	409			
60% < A < 90%	10559	8894	2483	2916	187	187	187
60% < B < 90%	3649	2631	694	1009	14	14	14
60% < C < 90%	162	164	20	7			
Montana tropical							
4444	10675	10644	3176	2816	11	11	11
4480	3015	2587	970	1003	12	12	12
4804	15527	13567	4012	4024	26	26	26
4840	39148	38036	12383	11726	222	222	222
XMONT	31928	28065	6798	10834	743	743	743
Puros							
N ≥ 90%	1140	1162	34	120			
A ≥ 90%	608	313	125	179	15	15	15
B ≥ 90%	2379	1629	242	559	11	11	11
C ≥ 90%	2	2	-	-			
Grupo F1							
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ A ≤ 60%	2290	1718	185	267			
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ B ≤ 60%	25780	21900	3897	4272			
40 ≤ N ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	3596	3921	425	522			
40 ≤ A ≤ 60% e 40 ≤ B ≤ 60%	148	102	21	41			
40 ≤ A ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	28	25	6	-			
40 ≤ B ≤ 60% e 40 ≤ C ≤ 60%	1399	910	379	686	81	81	81
Outros*	6575	7225	985	1631	28	28	28
Total de indivíduos	168136	153139	38136	44655	1378	1378	1378

PESNAS = peso ao nascer; PESDES = peso a desmama; GP = ganho de peso da desmama ao sobreano; PES12 = peso aos 12 meses; AOL = área do olho do lombo; EGS = espessura de gordura subcutânea; EGP = espessura de gordura da picanha; N, A, B e C: Tipos biológicos; 4444 = 18.75 < N < 31.25% e 18.75 < A < 31.25% e 18.75 < B < 31.25% e 18.75 < C < 31.25%; 4480 = 18.75 < N < 31.25% e 43.75 < A < 56.25% e B < 6.25% e 18.75 < C < 31.25%; 4804 = 18.75 < N < 31.25% e 43.75 < A < 56.25% e B < 6.25% e 18.75 < C < 31.25%; 4840 = N < 37.25% e 12.50 < A < 87.50% e B ≤ 75% e C ≤ 75% e (N+A) ≥ 25% e (B+C) ≤ 75% e XMONT: Toda composição que não atenda a nenhuma das condições anteriores para Montana Tropical

Tabela 2 - Estatística descritiva para as características de crescimento e carcaça

Característica	N	Média	DP	Idade Min	Idade Max
PESNAS	158961	33,38	4,81	-	-
PESDES	143141	203,89	35,95	145	265
GP	23556	74,82	43,30	170*	205*
PES12	31664	321,32	32,44	330	450
AOL	1352	62,73	12,99	525	699
EGS	1352	1,37	1,48	525	699
EGP	1352	2,24	2,08	525	699

N = número de observações; DP = desvio padrão; Min = mínimo; Max = máximo; PESNAS = peso ao nascer; PESDES = peso a desmama; GP = ganho de peso da desmama ao sobreano; PES12 = peso aos 12 meses; AOL = área do olho do lombo; EGS = espessura de gordura subcutânea; EGP = espessura de gordura da picanha; *intervalo de dias de ganho de peso

4.2.3 Estimação dos efeitos fixos aditivos

Na E1 os modelos genéticos consideraram como efeitos fixos o grupo de contemporâneos (GC) formado a partir das informações de rebanho, ano, estação, sexo e grupo de manejo específico para cada característica, e as covariáveis associadas aos efeitos diretos individual (N,A,B,C) e materno (Nm, Am, Bm, Cm) de raça, não aditivos de epistasia direta (Ed), heterozigose individual (NXA, NXB, NXC, AXB, AXC, BXC), heterose materna (Hm) e idade a mensuração. O efeito genético aditivo foi considerado como aleatório. Adicionalmente, para as características de crescimento o efeito genético aditivo materno foi incluído. O efeito aleatório do ambiente permanente materno e a covariável classe de idade da mãe ao parto (CIMP) foram incluídos apenas para as características de PESNAS e PESDES. A conectabilidade entre os GC foi garantida considerando apenas grupos com no mínimo 30 animais, filhos de no mínimo 3 touros e com ao menos 3 grupos genéticos.

A heterozigose individual e materna foi calculada como a proporção esperada de loci em que os dois alelos derivaram das diferentes raças parentais (MACKINNON; THORPE; BAKER,1996; ROSO et al., 2005):

$$H_I = 1 - \sum_{i=1}^{n=4} S_i \times D_i \quad e \quad H_M = 1 - \sum_{j=1}^{n=4} S_M \times D_M$$

Em que: H_I e H_M representam a heterozigose individual e materna, respectivamente; S_i e D_i são as frações do tipo biológico (N,A,B,C) da mãe e do pai do animal i ; S_M e D_M são as frações do tipo biológico (N,A,B,C) da mãe e do pai da fêmea j .

O valor da heterozigose individual e materna variou de 0 a 100% de acordo com a composição genética dos parentais, do individuo e da mãe. O valor de epistasia direto foi calculado de acordo com Dickerson (1973) como:

$$r^i = 2(1 - \sum fi^2) - hz^i$$

Em que: fi é a proporção de cada raça no individuo e hz^i é o valor de heterozigose total no individuo i .

De maneira geral, o modelo pode ser descrito na sua forma matricial como:

$$y_i = X_i\beta_i + Z_d a_d + Z_m a_m + Z_p a_p^* + e_i$$

Em que: y_i é o vetor de observações, β é o vetor de efeitos fixos, a_d e a_m são os vetores do efeito aleatório genético aditivo direto e materno, respectivamente, a_p é o vetor aleatório de efeitos de ambiente permanente materno considerado unicamente para PESNAS e PESDES e e_i é o vetor aleatório de efeitos residuais, X, Z_d, Z_m e Z_p são as matrizes de incidência associadas a os vetores β, a_d, a_m e a_p respectivamente.

Foi assumido que:

$$E(y) = X\beta \text{ e que } v \begin{bmatrix} a_d \\ a_m \\ a_p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_d^2 & A\sigma_{dm} & 0 & 0 \\ A\sigma_{dm} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Em que: $E(y)$ é a esperança de y ; v é a variância; A é a matriz de relacionamento, σ_d^2 é a variância genética aditiva direta; σ_{dm}^2 é a co-variância entre os efeitos genéticos direto e materno; σ_m^2 é a variância genética aditiva materna; σ_p^2 é a variância de ambiente permanente materno; I é uma matriz identidade; e σ_e^2 é a variância residual.

4.2.4 Diagnóstico de colinearidade e regressão ridge ponderada

O modelo empregado na E2 pode ser descrito na forma matricial como:

$$y_i^* = X_i \beta_i^* + Z_d a_d + Z_m a_m + Z_p a_p$$

Em que: y_i^* é o vetor de observações corrigido para os efeitos fixos não genéticos e para os efeitos aleatórios genético direto, materno e materno de ambiente permanente; β^* é o vetor de efeitos fixos não genéticos (GC, CIMP, IDADE..etc); a_d e a_m são os vetores dos efeitos aleatórios genéticos aditivos direto e materno, respectivamente, a_p é o vetor aleatório de efeitos de ambiente permanente materno considerado unicamente para PESNAS e PESDES; e X, Z_d, Z_m e Z_p são as matrizes de incidência associadas a os vetores β, a_d, a_m e a_p respectivamente.

A colinearidade foi diagnosticada por meio do fator de inflação da variância (VIF) e o número de condição (CN), os quais foram calculados por meio das opções *VIF* e *Collin* do procedimento PROC REG do SAS®. O VIF foi definido pelos elementos da diagonal da matriz inversa de correlação e o CN calculado como a raiz quadrada da razão entre o máximo e mínimo autovalor da covariável em questão. Posteriormente, foram estimadas as soluções para todas covariáveis de interesse do vetor "y" empregando Regressão Ridge ponderada (RR) e Mínimos Quadrados Ordinários (OLS).

O parâmetro ridge (k) foi ponderado em função do valor de VIF e calculado como:

$$K_i = \theta X (FIV_i / \max FIV)$$

Em que K_i é o elemento da matriz diagonal K (ROSO et al, 2005; CARVALHEIRO et al., 2006) e θ é definido como o valor mínimo entre zero e um que proporcionaram um valor de VIF médio de 10 e máximo de 30 (NETER; WASSERMAN; KUTNER, 1983) e calculado de forma interativa utilizando o proc IML do SAS.. A ponderação do parâmetro ridge evitou a introdução de viés naquelas variáveis com valores mínimos de VIF. A comparação entre as soluções obtidas por OLS e RR foi realizada por meio dos valores médio e máximo de VIF, a variância do erro de predição e a diferença entre as soluções de OLS e RR ($vies(g_{RR})$) estimadas pela equação (ROSO et al., 2005):

$$vies(g_{RR}) = \left(1 - \frac{||H||}{||I||}\right) \times 100$$

Em que: g_{RR} são as soluções obtidas pela regressão ridge ponderada do vetor g ; $||H||$ é a norma Euclidiana da matriz H e $||I||$ é a norma Euclidiana da matriz identidade de ordem igual ao número de parâmetros no vetor g . Os efeitos contidos no vetor g foram considerados significativos se os mesmos fossem ao menos 10 vezes maior ao seu respectivo erro padrão (WOLF; ZAVADILOVA; NEMCOVA, 2005).

4.3 Resultados e discussão

4.3.1 Grau e variáveis envolvidas na dependência linear

O diagnóstico de colinearidade revelou que as covariáveis associadas ao efeito aditivo direto do tipo biológico Bm, e as heterozigoses entre os tipos AXB e AXC estiveram envolvidas nas dependências lineares encontradas para PES12 e GP, respectivamente (Figura 1). Simultaneamente, o tipo biológico C apresentou valores $VIF > 30$ em todas as características de crescimento. Para AOL, EGS e EGP somente as covariáveis relacionadas aos tipos biológicos A, B e C foram relacionadas com problemas de colinearidade (Figura 2). Verificou-se ainda o mesmo diagnóstico com as informações obtidas por CN. Rodriguez-Almeida et al., (1997), trabalhando com modelos que desconsideravam o efeito de epistasia direta (Ed) em populações multirraciais de *Bos taurus*, observaram altas correlações entre os efeitos aditivos e maternos de raça para PESNAS e PESDES, levando a aumentos no coeficiente de determinação e por conseguinte maiores valores de VIF dos β estimados (FREUND; WILSON, 1998). Em bovinos Montana, Petrini et al. (2013) e Dias et al. (2011) identificaram que os tipos biológicos A, B, C, Bm, Cm e as heterozigoses NXB e NXC, além de AXC estiveram associadas a relações de quase dependência entre os regressores para PESNAS, PESDES e PES12, respectivamente. No entanto, nestes estudos valores $VIF > 10$ foram assumidos como colinearidades. Em características de desempenho pós-desmama como ganhos diários de peso, Cardoso et al. (2008) trabalhando com bovinos mestiços Hereford X Nelore, observaram que modelos que incluem efeitos maternos apresentam maiores VIF devido a presença de colinearidade, que é susceptível ao aumento do número de parâmetros e a estrutura dos dados (MASON et al., 1975).

Figura 1 - Fator de inflação da variância (VIF) para as covariáveis consideradas nos modelos de peso ao nascer (PESNAS), peso a desmama (PESDES), peso aos 12 meses (PES12) e ganho de peso da desmama ao sobreano (GP). A, B, C, Am, Bm, e Cm representam a fração do indivíduo e da mãe associado aos tipos biológicos A, B e C. NxA, NxB, NxC, AXB, AXC, e BXC são os efeitos diretos de heterozigose; Hm é a heterose materna e Ed é o valor de epistasia direta. A linha sobreposta indica o limite máximo de VIF para considerar fortes relações de dependência linear

Figura 2 - Fator de inflação da variância (VIF) para as covariáveis consideradas nos modelos de características de carcaça: área do olho do lombo (AOL), espessura de gordura subcutânea (EGS) e espessura de gordura da picanha (EGP). A, B, C, Am, Bm, e Cm representam a fração do indivíduo e da mãe associado aos tipos biológicos A, B e C. NxA, NxB, NxC, AXB, AXC, e BXC são os efeitos diretos da heterozigose; Hm é a heterose materna e Ed é o valor de epistasia direta. A linha sobreposta indica o limite máximo de VIF para considerar fortes relações de dependência linear

Na literatura não existem trabalhos que verifiquem o grau de colinearidade em características de carcaça. No entanto os resultados encontrados para estas características devem ser analisados com cautela, pois o desbalanceamento no número de indivíduos avaliados nos diferentes grupos genéticos pode ter

influenciado a estimação do grau de colinearidade. De acordo com Chatterjee e Hadi (2006) altos graus de colinearidade podem ser consequência das relações entre as variáveis e do número de informações disponíveis para a característica.

A escolha do parâmetro k associado ao valor de λ considerou as informações média, mínimo e máximo dos valores VIF e a variância do erro de predição obtida pelos diferentes valores atribuídos a λ que variaram de 0 a 1 na RR (Tabela 3). Com esta escolha foi possível obter uma diminuição das dependências lineares entre os regressores para cada característica avaliada (Figura 3 e 4).

4.3.2 Comparação das estimativas obtidas pela RR e OLS

Para PESNAS as estimativas dos efeitos aditivos diretos de raça foram negativas e significativas em ambos os métodos, com exceção do tipo biológico C, que apresentou mudança de sentido em função da correção de dependências lineares pela RR. Contrariamente ao esperado, indivíduos com composições genéticas associadas aos tipos biológicos A e B apresentaram desempenhos inferiores ao nascer em relação aos indivíduos do tipo N. Resultados similares foram reportados por Arthur et al. (1994) e Williams et al. (2010) que observaram maiores pesos ao nascimento em bezerros da raça Brahman quando comparados com as raças Hereford e Angus. A mudança de sentido e magnitude apresentada pelo tipo biológico C sugere o amplo efeito da colinearidade na precisão dos estimadores, pois era esperado que bovinos com composições raciais do tipo C apresentassem maiores PESNAS. No entanto o programa Montana Tropical evita selecionar animais com grande porte ao nascimento, fato este que poderia contribuir com o valor da estimativa encontrada. Outros estudos têm reportado maiores pesos ao nascimento em indivíduos da raça Charolês quando comparados a animais Brahman (FRANKE et al., 2001; PRAYAGA, 2003)

Figura 3 - Fator de inflação da variância (VIF) estimadas por regressão ridge ponderada (■) e por mínimos quadrados ordinários (▤) para as covariáveis consideradas nos modelos de peso ao nascer (A), peso a desmama (B), peso aos 12 meses (C) e ganho de peso da desmama ao sobreano (D). A linha sobreposta indica o limite máximo de VIF para considerar fortes relações de dependência linear. A, B, C, Am, Bm, e Cm representam a fração do indivíduo e da mãe associado aos tipos biológicos A, B e C. NxA, NxB, NxC, AxB, AxC, and BxC são os efeitos diretos da heterozigose; Hm é a heterose materna e Ed é o valor de epistasia direta

Figura 4 - Fator de inflação da variância (VIF) estimadas por regressão ridge ponderada (■) e por mínimos quadrados ordinários (▨) para as covariáveis consideradas nos modelos de características de carcaça. A linha sobreposta indica o limite máximo de VIF para considerar fortes relações de dependência linear. A, B, C, Am, Bm, e Cm representam a fração do indivíduo e da mãe associado aos tipos biológicos A, B e C. NxA, NxB, NxC, AxB, AxC, and BxC são os efeitos diretos da heterozigose; Hm é a heterose materna e Ed é o valor de epistasia direta

Ainda para PESNAS, os efeitos aditivos dos tipos biológicos maternos estimados por RR foram positivos e inferiores aos obtidos por OLS, sendo que o tipo biológico Am e Bm apresentaram as maiores estimativas, 0,011 kg e 0,007 kg respectivamente, como desvios do tipo Nm. Franke et al. (2001) encontraram resultados semelhantes para o tipo biológico Bm. Contrariamente, Riley et al. (2007) encontraram maior habilidade materna em bovinos Brahman quando comparados com indivíduos Angus e Romosinuano. O tipo Cm não foi significativo para PESNAS em ambos os métodos.

Os efeitos de heterozigose relacionados ao cruzamento de indivíduos do tipo biológico N com os demais tipos tiveram baixa influência no PESNAS enquanto que os efeitos não aditivos gerados pelo cruzamento entre os grupos A, B e C contribuíram de maneira significativa para PESNAS. O efeito de Hm foi positivo, porém de pequena magnitude, e não houve diferença entre os métodos de estimação. Para PESDES somente as covariáveis B, Am, Bm, NxA, AXB, BXC, Hm e Ed foram significativas em ambos os métodos. Os valores estimados por RR foram iguais ou inferiores aos encontrados por OLS, não mostrando vantagens no uso de RR. No entanto, a RR permitiu a constatação de significância do tipo biológico Cm.

Em relação à superioridade das raças britânicas encontrada neste estudo, diversos autores têm reportado efeitos positivos no PESDES de até 23 kg pelo uso destas raças em relação a bovinos da raça Brahman (FRANKE et al., 2001; ARTHUR et al., 1994). De acordo com o sentido e magnitude das estimativas encontradas para os efeitos de Am, Bm e Cm, foi possível verificar a importância do efeito materno pós-natal no PESDES, indicando contribuições favoráveis destes tipos biológicos. Arthur et al. (1994) encontraram resultados semelhantes para os efeitos maternos da raça Hereford como desvio da raça Brahman (8,5 – 28,5 kg). Entretanto, Prayaga (2003) e Teixeira (2004) encontraram estimativas de 13,3 kg e de -9,0 kg para raças britânicas e continentais, e de -13,71 kg e - 8,81 kg para as raças Hereford e Angus como desvio de raças Zebuínas, respectivamente.

A Hm e as heterozigoses associadas aos grupos NXA e BXC contribuíram positivamente para PESDES, comportamento diferente foi observado para os efeitos de Ed e AXB. As estimativas das covariáveis incluídas na análise de PES12 e GP foram em geral não significativas e semelhantes em ambos os métodos. Com a aplicação de RR mudanças de sentido foram observadas no efeito da interação alélica entre N e A e no tipo Bm para PES12 e GP, respectivamente. Apesar da não significância apresentada pela maioria dos efeitos incluídos no modelo, as estimativas obtidas na ausência de colinearidade mostraram resultados favoráveis dos efeitos aditivos e não aditivos diretos e maternos dos tipos biológicos A, B e C no PES12 e dos efeitos de A, B, C Bm e Cm no GP.

Similarmente, o efeito de Ed contribuiu positivamente com PES12, enquanto que para GP a Ed apresentou efeito negativo. Martinez et al., (2012) encontraram melhores desempenhos no PES12 em bovinos da raça Normando quando comparado com bovinos da raça Guzerá. Enquanto que Arboleda et al., (2008) trabalhando com bovinos puros e mestiços das raças Angus, Blanco Orejinegro, Zebu e Romosinuano observaram efeitos negativos das raças não zebuínas sobre o PES12 em modelos que não incluíram o efeito de epistasia.

Tabela 3 - Estimativas dos efeitos genéticos aditivos e não aditivos ($\pm$ DP) estimados por mínimos quadrados ordinários e regressão ridge para características de crescimento

Covariável	PESNAS		PESEDES		PES12		GP	
	OLS	RR	OLS	RR	OLS	RR	OLS	RR
A	-0,026 (0,002)***	-0,016 (0,001)***	0,077 (0,01)	0,070 (0,01)	0,194 (0,025)	0,139 (0,020)	0,154 (0,026)	0,122 (0,022)
B	-0,032 (0,001)***	-0,021 (0,001)***	0,108 (0,01)***	0,108 (0,01)***	0,138 (0,023)	0,10 (0,019)	0,087 (0,022)	0,079 (0,020)
C	-0,006 (0,004)	0,005 (0,003)	0,091 (0,02)	0,085 (0,01)	0,135 (0,063)	0,071 (0,034)	0,215 (0,072)	0,132 (0,036)
A_Mae	0,019 (0,001)***	0,011 (0,001)***	0,121 (0,01)***	0,116 (0,01)***	-0,003 (0,022)	0,009 (0,012)	0,010 (0,021)	-0,012 (0,017)
B_Mae	0,016 (0,001)***	0,007 (0,001)***	0,097 (0,01)***	0,088 (0,01)***	0,096 (0,021)	0,094 (0,012)	0,171 (0,020)	0,135 (0,014)***
C_Mae	0,011 (0,002)	0,003 (0,002)	0,091 (0,01)	0,084 (0,01)***	0,045 (0,039)	0,055 (0,023)	0,086 (0,041)	0,088 (0,023)
NXA	0,002 (0,001)	0,002 (0,001)	0,075 (0,01)***	0,078 (0,01)***	0,080 (0,012)	0,084 (0,011)	-0,013 (0,014)	-0,004 (0,013)
NXB	0,002 (0,002)	0,003 (0,002)	0,068 (0,01)	0,072 (0,01)	0,074 (0,033)	0,079 (0,021)	-0,057 (0,038)	-0,018 (0,024)
NXC	0,006 (0,002)	0,004 (0,002)	0,021 (0,01)	0,023 (0,01)	0,118 (0,033)	0,129 (0,023)	-0,040 (0,039)	-0,008 (0,025)
AXB	0,046 (0,002)***	0,033 (0,001)***	-0,142 (0,01)***	-0,144 (0,01)***	-0,219 (0,023)	-0,182 (0,016)***	0,095 (0,023)	0,087 (0,018)
AXC	0,054 (0,001)***	0,040 (0,001)***	0,014 (0,01)	0,007 (0,01)	-0,139 (0,022)	-0,116 (0,013)	0,013 (0,022)	-0,013 (0,016)
BXC	0,047 (0,002)***	0,033 (0,001)***	0,091 (0,01)***	0,084 (0,01)***	-0,109 (0,028)	-0,072 (0,018)	-0,032 (0,028)	-0,050 (0,021)
Het	0,004 (0,001)***	0,004 (0,001)***	0,074 (0,01)***	0,074 (0,01)***	0,014 (0,0004)	0,014 (0,0004)	-0,014 (0,005)	-0,015 (0,005)
Ed	-0,541 (0,068)	-0,255 (0,064)	-4,432 (0,375)***	-4,481 (0,36)***	4,631 (1,017)	3,393 (0,947)		
Teste de Colinearidade								
Media FIV	18,56	9,99	15,89	9,99	22,51	9,99	20,63	9,99
Max FIV	46,89	17,57	42,19	17,89	55,25	17,55	58,73	17,79
Bies	-	6,33	-	4,95		7,97	-	0,01245
θ	-	0,01037	-	0,0089		0,0119	-	6,93

A, B, C, Am, Bm, e Cm representam a fração do indivíduo e da mãe associado aos tipos biológicos A, B e C. NxA, NxB, NxC, AxB, AxC, and BxC são os efeitos diretos da heterozigose; Hm é a heterose materna e Ed é o valor de epistasia direta. MediaFIV: média do fator de inflação da variância; MaxFIV: máximo valor do fator de inflação da variância do modelo. θ : valor de θ que proporcionaram um valor de VIF médio de 10 e máximo de 30

Segundo os autores, estes resultados estiveram relacionados com o reduzido número de indivíduos e informações dos diferentes cruzamentos na população estudada, e com o alto número de parâmetros considerados nos modelos. Contudo, esta teoria não explica os nossos resultados dado que o número de observações é relativamente alto. Uma das possíveis explicações é que efeitos adicionais referentes ao ambiente possam estar influenciando o PES12 e o GP dado que os dados provem de diferentes regiões brasileiras. De acordo com Elzo e Bradford (1985), Falconer e Mackay (1996) e Beffa (2005) é necessário incluir os efeitos da interação entre genótipo e o ambiente quando são analisadas informações de cruzamento entre *Bos taurus* e *Bos indicus* proveniente de diferentes regiões.

O reduzido número de grupos genéticos assim como o grande desbalanceamento na quantidade de informações dentro dos grupos e a alta contribuição ambiental nas características de carcaça podem explicar a ausência de significância e alto erro associado às estimativas dos efeitos incluídos no modelo. De acordo com Elzo e Fámula (1985) a falta de representatividade de alguns cruzamentos, e o tamanho e distribuição dos grupos de contemporâneos influenciam o confundimento entre os regressores do modelo, impedem a separação dos efeitos raciais aditivos e não aditivos e provocam estimativas viesadas (SANCHEZ et al., 2008). Para estas características Martinez et al. (2012) encontraram diferenças entre bovinos *Bos taurus* e *Bos indicus* para AOL e EGS aos 12 meses de idade, nas quais os melhores desempenhos foram observados em bovinos Simental.

A contribuição de heterose para AOL variou de 0,12cm – 6,57 cm² e de - 0,01 a 0,03 mm para EGS em função da idade dos indivíduos. Williams et al. (2010) e Rios-Utreta (2006) observaram superioridade da raça Limousin em relação a raça Brahman para AOL e contribuições positivas dos efeitos aditivos de raça e não aditivos para EGS. Assim, estes estudos confirmam a influencia de efeitos genéticos e ambientais na variação fenotípica das características de carcaça (OWENS et al., 1995; VAN SOEST, 1994).

4.3.3 Parâmetros genéticos

Estimativas de componentes de variância e herdabilidade utilizando fenótipo ajustado por mínimos quadrados ordinários e regressões ridge são apresentadas na Tabela 5. Pequenas diferenças foram encontradas entre os componentes de

variância e entre as estimativas de herdabilidade (h^2) obtidas por OLS e RR nas características de crescimento. Para GP as variâncias aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$) e materna ($\hat{\sigma}_m^2$) estimadas por OLS foram maiores que aquelas obtidas por RR, enquanto que a variância residual foi maior pelo RR. Diferenças consideráveis entre componentes de variância foram encontradas para AOL, EGS e EGP. A $\hat{\sigma}_a^2$ obtida para AOL e EGS por meio de RR foram menores quando comparadas com OLS. Para EGS esse comportamento foi inverso, sendo menor a $\hat{\sigma}_a^2$ estimada por RR. As $\hat{\sigma}_e^2$ para AOL, EGS e EGP foram similares entre os métodos.

Diferenças importantes foram observadas nos valores de h_a^2 , mas não tiveram comportamento padrão em função da metodologia empregada. A h_a^2 para AOL foi de magnitude alta e variou de 0,42 (OLS) - 0,51 (RR). Para EGP a h_a^2 foi de magnitude média a baixa variando de 0,22 - 0,11 para OLS e RR, respectivamente. O valor de h_a^2 estimado por RR foi aproximadamente 4 vezes maior que o estimado por OLS, isto devido a um aumento da $\hat{\sigma}_a^2$ quando a independência linear foi excluída. Não foram encontrados trabalhos na literatura que estimaram componentes de variância quando utilizadas estimativas de OLS e RR para o ajuste dos dados.

Tabela 4 - Estimativas dos efeitos genéticos aditivos e não aditivos ($\pm$ DP) estimados por mínimos quadrados ordinário (OLS) e regressão ridge ponderada (RR) para as características de carcaça

Covariável	AOL		EGS		EGP	
	OLS	RR	OLS	RR	OLS	RR
A	0,141(0,076)	0,077(0,045)	0,0008(0,009)	0,0007(0,005)	-0,003(0,014)	-0,002(0,008)
B	0,137(0,074)	0,074(0,044)	0,0039(0,009)	0,0036(0,005)	0,000(0,013)	0,000(0,008)
C	0,140(0,176)	0,045(0,103)	-0,0229(0,021)	-0,0155(0,012)	-0,010(0,031)	-0,007(0,019)
A_Mae	0,205(0,050)	0,170(0,038)	0,0079(0,006)	0,0079(0,004)	0,017(0,009)	0,017(0,007)
B_Mae	0,169(0,069)	0,120(0,052)	0,0060(0,008)	0,0064(0,006)	0,007(0,012)	0,006(0,009)
C_Mae	0,107(0,108)	0,082(0,088)	0,0256(0,013)	0,0211(0,010)	0,045(0,019)	0,043(0,016)
NXA	0,074(0,019)	0,077(0,019)	0,0012(0,002)	0,0012(0,002)	-0,001(0,003)	-0,001(0,003)
NXB	-0,013(0,086)	0,005(0,063)	0,0136(0,010)	0,0094(0,007)	0,000(0,015)	-0,002(0,011)
NXC	0,023(0,090)	0,048(0,071)	0,0236(0,011)	0,0200(0,008)	0,011(0,016)	0,009(0,013)
AXB	0,017(0,034)	0,018(0,029)	0,0002(0,004)	0,0004(0,003)	0,007(0,006)	0,006(0,005)
AXC	-0,019(0,035)	-0,017(0,031)	-0,0035(0,004)	-0,0033(0,004)	0,006(0,006)	0,005(0,006)
BXC	0,008(0,053)	0,011(0,047)	-0,0086(0,006)	-0,0084(0,006)	0,002(0,009)	0,000(0,008)
Ed	-0,015(0,010)	-0,015(0,010)	0,0007(0,001)	0,0007(0,001)	0,003(0,002)	0,003(0,002)
Teste de colinearidade						
Media FIV	19,97	9,99	19,97	9,99	19,97	9,97
Max FIV	58,38	20,19	58,38	20,19	58,38	20,19
Bies	-	5,707	-	5,707	-	5,707
θ	-	0,00903	-	0,00903	-	0,00903

Tabela 5 - Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos para características de crescimento e carcaça que empregaram as estimativas de mínimos quadrados ordinários (OLS) e regressão ridge ponderada (RR)

Modelo	$\hat{\sigma}_a^2$	$\hat{\sigma}_m^2$	σ_{am}	$\hat{\sigma}_{ep}^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	h_d^2	h_m^2	h_t^2
PESNAS									
OLS	6,85 ± 0,41	0,97 ± 0,11	-1,12 ± 0,18	0,73 ± 0,07	10 ± 0,21	18,6 ± 0,27	0,36 ± 0,01	0,05 ± 0,006	0,30 ± 0,01
RR	6,37 ± 0,38	0,83 ± 0,11	-0,89 ± 0,17	0,74 ± 0,07	11 ± 0,20	18,2 ± 0,25	0,35 ± 0,01	0,04 ± 0,005	0,29 ± 0,01
PESDES									
OLS	140 ± 10,53	118 ± 6,37	-53,7 ± 6,4	49,9 ± 3,5	355 ± 5,72	614 ± 9,6	0,22 ± 0,01	0,19 ± 0,008	0,19 ± 0,01
RR	141 ± 13,38	119 ± 18,6	-55,7 ± 6,5	50,3 ± 3,5	354 ± 5,75	615 ± 9,7	0,23 ± 0,01	0,19 ± 0,008	0,19 ± 0,01
PES12									
OLS	106 ± 12,3	49,5 ± 7,81	-20,4 ± 8,28	*	419 ± 8,01	575 ± 10,5	0,18 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,17 ± 0,01
RR	114 ± 13,12	54,3 ± 8,23	-28,2 ± 8,85	*	415 ± 8,30	584 ± 11,5	0,19 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,17 ± 0,01
GP									
OLS	282 ± 13,9	132 ± 14,83	-163 ± 17,77	*	282 ± 13,9	664 ± 23,2	0,37 ± 0,02	0,19 ± 0,01	0,10 ± 0,01
RR	187 ± 20,2	118 ± 13,69	-132 ± 15,51	*	309 ± 11,9	615 ± 20,2	0,30 ± 0,02	0,19 ± 0,01	0,07 ± 0,01
AOL									
OLS	38,09 ± 11,4	*	*	*	37,4 ± 9,5	75,5 ± 3,58	0,51 ± 0,13	*	*
RR	26,04 ± 9,33	*	*	*	43,8 ± 8,1	69,9 ± 3,16	0,42 ± 0,12	*	*
EGS									
OLS	0,16 ± 0,07	*	*	*	0,8 ± 0,07	0,95 ± 0,03	0,16 ± 0,08	*	*
RR	0,62 ± 0,18	*	*	*	0,6 ± 0,15	1,21 ± 0,05	0,51 ± 0,13	*	*
EGP									
OLS	0,50 ± 0,22	*	*	*	1,7 ± 0,21	2,28 ± 0,08	0,22 ± 0,09	*	*
RR	0,23 ± 0,14	*	*	*	1,8 ± 0,14	2,04 ± 0,08	0,11 ± 0,06	*	*

A partir das duas abordagens foi calculada a correlação entre os valores genéticos (correlação de Pearson) e a correlação de posto (correlação de Spearman) para verificar as possíveis alterações na classificação dos reprodutores dos touros da safra de 2009 (Tabela 6). Correlações altas e positivas ($>0,90$) foram encontradas para as características de crescimento e valores médios (0,8) foram observados para EGP. Para EGS, correlações baixas de 0,69 e 0,65 foram observadas em Pearson e Spearman, respectivamente, indicando alterações na classificação dos touros. Ao selecionar o 20% dos melhores touros da safra de 2009, as correlações de Pearson e Spearman diminuíram no caso de PESNAS e aumentaram em EGS. Para as demais características estes valores mantiveram-se constantes.

Tabela 6 - Correlações de Pearson (acima da diagonal) e de Spearman (abaixo da diagonal) significativas ($\alpha=0.05$) entre os valores obtidos pelo ajuste por mínimos quadrados ordinários e regressão ridge ponderada

	Touros safra 2009		20% Melhores touros safra 2009	
	OLS	RR	OLS	RR
PESNAS				
OLS	1	0,99	1	0,88
RR	0,99	1	0,83	1
PESDES				
OLS	1	0,99	1	0,98
RR	0,99	1	0,97	1
PES12				
OLS	1	0,98	1	0,99
RR	0,98	1	0,99	1
GP				
OLS	1	0,98	1	0,97
RR	0,98	1	0,97	1
AOL				
OLS	1	0,98	1	0,97
RR	0,98	1	0,97	1
EGS				
OLS	1	0,69	1	0,80
RR	0,65	1	0,83	1
EGP				
OLS	1	0,88	1	0,95
RR	0,83	1	0,88	1

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; OLS: mínimos quadrados ordinários; RR: regressão ridge ponderada

As diferenças entre a média, mínimo e máximo dos valores genéticos (Tabela 7) foram maiores para aquelas características com menor número de observações e que apresentaram menor correlação de Pearson e Spearman. A amplitude dos valores genéticos para AOL na categoria dos 20% melhores touros apresentou diferenças em função da metodologia utilizada. Similarmente os valores

mínimo e máximo obtidos por OLS e RR apresentaram grandes diferenças para EGS. Pequenas diferenças foram constatadas para as características de crescimento.

Tabela 7 – Média, mínimo e máximo dos valores genéticos do total de touros da safra 2009 e dos 20% melhores touros da safra 2009 obtidos pelo ajuste por mínimos quadrados ordinários e regressão ridge ponderada

	Touros safra 2009			20% Melhores touros safra 2009		
	Média	Mínimo	Máximo	Média	Mínimo	Máximo
PESNAS						
OLS	0,32	-5,27	8,80	2,61	1,46	8,80
RR	0,45	-4,75	8,74	2,69	1,58	8,74
PESDES						
OLS	5,63	-15,80	23,50	6,27	-10,87	22,92
RR	5,81	-15,61	24,14	5,81	-15,61	24,14
PES12						
OLS	5,15	-20,75	23,64	4,81	-9,53	20,80
RR	5,82	-22,28	25,54	5,82	-22,28	25,54
GP						
OLS	2,04	-23,68	33,06	1,96	-15,48	32,5
RR	2,16	-16,86	26,07	2,16	-16,86	26,1
AOL						
OLS	-0,54	-16,15	15,4	-0,69	-9,61	5,71
RR	-0,15	-11,90	11,01	-0,15	-11,90	11,01
EGS						
OLS	0,04	-0,40	1,46	0,06	-0,24	0,54
RR	-0,07	-1,71	4,14	-0,07	-1,71	4,14
EGP						
OLS	-0,01	-1,15	2,75	0,04	-0,66	0,78
RR	0,04	-0,48	1,58	0,07	-0,48	1,58

PESNAS: peso ao nascer; PESDES: peso a desmama; PES12: peso aos 12 meses; GP: ganho de peso da desmama ao sobreano; AOL: área de olho de lombo; EGS: espessura de gordura subcutânea; EGP: espessura de gordura da picanha; OLS: mínimos quadrados ordinários; RR: regressão ridge ponderada

Da mesma maneira, valores menores de -2log (não apresentados) foram observados nos modelos que consideraram o fenótipo corrigido pelas soluções ridge. Assim, neste estudo foi observado que a correção do fenótipo empregando soluções ridge não teve influência significativa na estimação de parâmetros genéticos. Similarmente foi possível observar que em bancos de dados derivados do cruzamento, a presença de colinearidade esta estreitamente relacionada com a disponibilidade de informações entre e dentro de grupos genéticos, características com elevado número de informações apresentaram menores dependências lineares que aquelas com limitado número de observações.

Apesar disso, a estimação e predição dos efeitos incluídos nos modelos de avaliação devem considerar a solução de problemas associados à colinearidade, por ser a independência linear entre os regressores uma das pressuposições do modelo de regressão, já que na presença de dependências lineares, os estimadores dos β obtidos por OLS não tem solução única e em vez disso, infinidade de soluções

poderiam existir, sendo estes inapropriados para predição (BJÖRKSTRÖM; SUNDBERG, 1999). De acordo com Özçelik et al. (2002) e Wan (2002) o benefício da regressão ridge ponderada resulta do fato da redução da variância, do quadrado médio do erro de predição (WEIGEL et al., 1991) e da instabilidade associada às estimativas de quadrados mínimos na presença de colinearidade.

4.4 Conclusão

Na análise de características de importância econômica em populações multirraciais, o uso da regressão ridge ponderada permitiu a diminuição de dependências lineares entre os efeitos fixos genéticos diretos e maternos, contornando os efeitos da colinearidade.

A identificação adequada dos efeitos envolvidos com dependências lineares permite a aplicação de estratégias que permitam melhorar a qualidade das predições em programas de cruzamentos. Os resultados associados às características de carcaça devem ser considerados com cautela devido ao reduzido número de observações e desbalanceamento dentro dos grupos genéticos

Referências

ARBOLEDA-ZAPATA, E.M.; CERÓN-MUÑOZ, M.F.; COTES-TORRES, J.M. Heterocigosis individual y materna en poblaciones bovinas multirraciales de diferentes sistemas para producción de carne en el trópico bajo Colombiano. **Livestock Research for Rural Development**, Cali, v. 20, n. 209, 2008. Disponível em: <<http://www.lrrd.org/lrrd20/12/arbl20209.htm>>. Acesso: 04 out. 2013.

ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; STEPHENSON, P.D. Direct and maternal additive and heterosis effects from crossing *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle: cow and calf performance in two environments. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 57, p. 231-241, 1999.

ARTHUR, P.F.; HEARNshaw, H.; KOHUN, P.J.; BARLOW, R. Evaluation of *Bos indicus* and *Bos taurus* straightbreds and crosses: direct and maternal genetic effects on growth traits. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 45, p. 807-818, 1994

BEFFA, L. **Genotype x environment interaction in Africander cattle**. 2005. 129 p. Thesis (PhD in Animal Breeding) - Faculty of Natural and Agricultural Sciences, University of the Free State, Bloemfontein, 2005

BELSLEY, D. **Conditioning diagnostics**: collinearity and weak data in regression. New York: Wiley, 1991. 396 p

BJÖRKSTRÖM, A.; SUNDBERG, R.A Generalized view on continuum regression. **Scandinavian Journal of Statistics**, Orebro, v. 26, p. 17-30. 1999

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

CARVALHEIRO, R.; PIMENTEL, E.C.; CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A.; FRIES, L.A. Genetic effects on preweaning weight gain of Nelore-Hereford calves according to different models and estimation methods. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 84, p. 2925–2933, 2006.

CHATTERJEE, S.; HADI, A.S. **Regression analysis by example**. 4th ed. New York: John Wiley, 2006. 408 p.

CHATTERJEE, S.; PRICE, B. **Regression analysis by example**. 2nd ed. New York: Wiley, 1991. 278 p.

CUCCO, D.C. **Estudo genético quantitativo e molecular de características de crescimento e carcaça em bovinos da raça Nelore usando inferência bayesiana**. 2010. 109 p. Tese (Doutorado em Qualidade e Produtividade Animal) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2010.

DIAS, R.A.P.; PETRINI, J.; FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; BUENO, R.S.; COSTA, A.L.L. da; MOURÃO, G.B. Multicollinearity in genetic effects for weaning weight in a beef cattle composite population. **Livestock Production Science**, Amsterdam, v. 142, p. 188-194, 2011.

DICKERSON, G.E. Inbreeding and heterosis in animals. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF JAY L. LUSH, 1973, Champaign. **Proceedings...** Champaign: American Society Animal Science and Dairy Science, 1973. p. 54-77.

ELZO, M. A.; BRADFORD G. E. Multibreed sire evaluation across countries. **Journal Animal Science**, Champaign, v.60, p.953-963, 1985.

ELZO, M.A.; FAMULA T.R. Multibreed sire evaluation within a country. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 60, p. 942-952, 1985.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th ed. New York: Longman, 1996. 464 p.

FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P; GOLDEN, B.L. Análise genética do composto Montana Tropical. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v. 23, p. 111-113, 1999.

FRANKE, D.E.; HABET, O.; TAWAH, L.C.; WILLIAMS, A.R.; DEROUEN, S.M. Direct and maternal genetic effect on birth and weaning traits in multibreed cattle data and predicted performance of breed crosses, **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 79, p. 1713-1722, 2001.

FREUND R.J.; LITTELL, R.C. **SAS system for regression**. 3rd ed. Cary: SAS Institute, 35 p.

FREUND, R.J.; WILSON, W.J. **Regression analysis**: statistical modeling of a response variable. San Diego: Academic Press, 1998. 144 p.

FRIES, L.A.; JOHNSTON, D.J.; HEARNshaw, H. GRASER, H.U. Evidence of epistatic effects on weaning weight in crossbred beef cattle. **Asian-Australasian Journal of Animal Science**, Champaign, v. 13, suppl. B, p. 242, 2000.

GILMOUR, A.R.; CULLIS, B.R.; WELHAM, S.J.; THOMPSON, R. **ASREML** Reference manual. Armidale, NSW Agriculture, 2009. 217 p.

GRUBER, M.H. J. **Improving efficiency by shrinkage**: the James-Stein and ridge regression estimators. New York: Marcel Dekker, 1998. 648 p.

HAIR JR., J.F.; ANDERSON, R.E.; TATHAM, R.L.; BLACK, W.C. **Multivariate data analysis**. 3rd ed. New York: Macmillan, 1992. 544 p.

HOERL, A.E.; KENNARD, R.W. Ridge regression: biased estimation for nonorthogonal problems. **Technometrics**, Baltimore, v. 12, p. 55-67, 1970.

KINGHORN, B.P.; VERCOE, P.E. The effects of using the wrong genetic model to predict the merit of crossbred genotypes. **Animal Production**, Melbourne, v. 49, p. 209-216, 1989

LOWERRE, J.M. On the mean square error of parameter estimates for some biased estimators. **Technometrics**, Baltimore, v. 16, p. 461-464, 1974

MACKINNON, J.; THORPE, W.; BAKER, L.; Source of genetic variation for milk production in a crossbred herd in the tropics. **Animal Science**, Cambridge, v. 62, p. 5-16, 1996.

MARTÍNEZ, N.C.A.; MANRIQUE C.P.; ELZO, M.A.; JIMÉNEZ R.A. Additive genetic group and heterosis effects on growth and corporal composition of crossbred cattle in southern César (Colombia). **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, Medellin, v. 25, n. 3, p. 377-390, 2012.

MASON, R.L.; GUNST, R.F.; WEBSTER, J.T. Regression analysis and problems of multicollinearity. **Communications in Statistics**, Ontario, v. 4, p. 277-292, 1975.

MONTGOMERY, D.C.; PECK, E.A. **Introduction to linear regression analysis**. New York: J. Wiley, 1981. 504 p.

NETER, J.; WASSERMAN, W.; KUTNER, M.A. **Applied linear regression models**. Homewood: Richard D. Irwin, 1983. 1408 p.

OWENS, F.N.; GILL, D.R.; SECRIST, D.S.; COLEMAN, S.W. Review of some aspects of growth and development of feedlot cattle. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 73, p. 3152-3172, 1985

ÖZÇELİK, Y.; KULAKSIZ, S.; ÇETİN, M.C. Assessment of the wear of diamond beads in the cutting of different rock types by the ridge regression. **Journal of Materials Processing Technology**, Amsterdam, v. 127, p. 392-400, 2002.

PETRINI, J.; DIAS, R.P.; PERTILE, S.F.; ELER, J.P.; FERRAZ, J.B.; BARRETO, M.G. Degree of multicollinearity and variables involved in linear dependence in additive-dominant models. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 47, n. 12, p. 1743-1750, 2012.

PIMENTEL, E.C.G.; QUEIROZ, S.A.; CARVALHEIRO, R. FRIES, L.A. Estimativas de efeitos genéticos em bezerros cruzados por diferentes modelos e métodos de estimação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 3, p. 1020-1027, 2006.

PRAYAGA, K.C. Evaluation of beef cattle genotypes and estimation of direct and maternal genetic effects in a tropical environment 1. Growth traits. **Australian Journal Agricultural Research**. Melbourne, v. 54, p. 1013-1025, 2003.

RILEY, D.G.; CHASE, C.C.; COLEMAN, S.W.; OLSON, T.A. Evaluation of birth and weaning traits of Romosinuano calves as purebreds and crosses with Brahman and Angus. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 85, p. 289-298, 2007.

RÍOS-UTRERA, A.; CUNDIFF, L.V.; GREGORY, K.E.; KOCH, R.M.; DIKEMAN, M.E.; KOOHMARAIE, M.; VAN VLECK, L.D. Effects of age, weight, and fact slaughter end points on estimates of breed and retained heterosis effects for carcass traits. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 84, p. 63-87, 2006

RODRÍGUEZ-ALMEIDA, F.A.; VAN VLECK, L.D.; GREGORY, K.E. Estimation of direct and maternal breed effects for predictions of expected progeny differences for birth and weaning in three multibreed populations. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 75, p. 1203-1212; 1997.

ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S.; MILLER, S.P.; SCHAEFFER, L.R. Estimation of genetic effects in the presence of multicollinearity in multibreed beef cattle evaluation. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 83, p. 1788–1800, 2005.

SÁNCHEZ, J.P.; MISZTAL, I.; AGUILAR, I.; BERTRAND, J.K. Genetic evaluation of growth in a multibreed beef cattle population using random regression-linear spline models. **Journal Animal Science**, Champaign, v. 86, p. 267-277, 2008.

SCHOEMAN, S.J.; AZIZ, M.A.; JORDAAN, G.F. The influence of multicollinearity on crossbreeding parameter estimates for weaning weight in beef cattle. **South African Journal of Animal Science**, Hatfield, v. 32, n. 4, p. 239-246, 2002.

TEIXEIRA, R.A. **Efeitos genéticos aditivos e não aditivos que influenciam características reprodutivas e de crescimento em bovinos de corte.** 2004. 104 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2004.

VAN SOEST, P.J. **Nutritional ecology of the ruminant.** 2nd ed. Ithaca: Comstock Publishing Associates, 1994. 374 p.

WAN, A.T.K. On generalized ridge regression estimators under collinearity and balanced loss. **Applied Mathematics and Computation**, Germantown, v. 129, p. 455-467, 2002.

WEIGEL, K.A.; GIANOLA, D.; TEMPELMAN, R.J.; MATOS, C.A.; CHEN, I.H.C.; WANG, T.; BUNGE, R.; LO, L.L. Improving estimates of fixed effects in a mixed linear model. **Journal of Dairy Science**, Champaign, v. 74, p. 3174-3182, 1991.

WEISBERG, S. **Applied linear regression.** 2nd ed. New York: John Wiley, 1985. 324 p.

WILLIAMS, J.L.; AGUILAR, I.; REKAYA, R.; BERTRAND, J.K. Estimation of breed and heterosis effects for growth and carcass traits in cattle using published crossbreeding studies. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 88, p. 460–466, 2010.

WOLF, J.; ZAVADILOVA, L.; NEMCOVA, E. Non-additive effects on milk production in Czech dairy cows. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, Berlin, v. 122, p. 332–339, 2005.