UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE ZOOTECNIA E ENGENHARIA DE ALIMENTOS

LAÍS GRIGOLETTO

Estudo da influência genética da herança citoplasmática em características de interesse econômico de bovinos da raça Nelore.

PIRASSUNUNGA
2016

LAÍS GRIGOLETTO

Estudo da influência genética da herança citoplasmática em características de interesse econômico de bovinos da raça Nelore.

(VERSÃO CORRIGIDA)

Dissertação apresentada à Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Mestre em Ciências.

Área de concentração: Biociência Animal

Orientador: Prof. Dr. José Bento Sterman Ferraz

PIRASSUNUNGA

2016

Ficha catalográfica elaborada pelo
Serviço de Biblioteca e Informação, FZEA/USP,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

G857e

Grigoletto, Laís
Estudo da influência genética da herança citoplasmática em características de interesse econômico de bovinos da raça Nelore / Laís Grigoletto ; orientador José Bento Sterman Ferraz. -- Pirassununga, 2016.
82 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Biociência Animal) -- Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo.

1. crescimento. 2. efeito citoplasmático. 3. eficiência alimentar. 4. reprodução. 5. seleção. I. Sterman Ferraz, José Bento, orient. II. Título.

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

À toda minha família, minha fortaleza, dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida e por fortalecer e guiar minha caminhada na vida. A Santa Teresinha das Rosas, toda minha devoção a ti.

Ao Professor Bento, gratidão pela oportunidade de conviver ao seu lado, agradeço a confiança depositada em mim logo, no primeiro contato. A toda troca de conhecimento e de tantas ideias que surgiram de nossa parceria acadêmica. Toda força e reconhecimento no desenvolvimento de todos os projetos. E principalmente, pela amizade construída.

Ao Professor Fernando Baldi, que se tornou peça chave no desenvolvimento deste e outros projetos. Fico grata por ter sua ajuda e disponibilidade.

Ao Dr. Miguel Santana, foi um prazer ser coorientada por você, agradeço por todos os momentos.

À Li, você é especial e essencial. Obrigada pela disponibilidade, conversas, conselhos. Auxiliando em todos os momentos precisos e preciosos para meu crescimento pessoal e profissional. Fico grata em poder contar com a sua amizade, o que é recíproco!

Ao Dr. Ricardo Ventura, pelas sábias palavras e conhecimentos trocados.

À Profa. Rachel, por toda ajuda no início desta jornada.

À Capes, pela bolsa concedida para realização deste trabalho.

A FZEA e programa de pós-graduação Biociência Animal, ao coordenador Profº Adriano e toda comissão.

Aos amigos do GMAB, Isabela, Barbára, Yuri, Leydiana, Mika, Gerson, Pâmela, Lenin, Gerardo, Minos, Eduardo. Pelas importantes risadas, discussões, ajuda, conselhos. À parceria construída com o colega Bruno, agradeço a todos os projetos que fizemos juntos e toda a ajuda. À Lilian, presente desde o início da minha vida profissional, sigo seu exemplo como profissional, minha admiração por você.

Aos amigos do Hospital Veterinário, Tatá, Bia, Shay, André, obrigada pela amizade e apoio, vocês tornaram momentos difíceis em momentos alegres, que fortaleceram a finalização desta trajetória.

A todos os colegas que fiz ao longo de minha trajetória profissional na CRV Lagoa e em todas as fazendas por onde passei, foram muito importantes na construção da profissional que me tornei e me orgulho muito por todos os passos caminhamos até aqui. Principalmente, as minhas '*sises*': Larys, Carol e Marcelinha, a vida me presentiou com as melhores irmãs de coração. Obrigada por todo apoio, empolgação, vibração, amizade e amor.

Aos meus amigos de infância, uma vida convivendo juntos, por todo suporte, amizade, amor, curiosidade e força. Vocês são mais que amigos, irmãos! Principalmente, minhas amigas-irmãs: Fernanda, Isa, Paulinha, Ju, Ana, Carol, Mazon e Vicky, mais de 20 anos compartilhando momentos felizes, sonhos e realizações! As amizades recentes, mas que já fazem parte da minha vida: Fafá, Mari, Má Megiatto, Bita, Regis, Rafinha, obrigada pelo apoio, risadas e conselhos.

À minha família amada, meu pai e minha mãe, que sempre lutaram para nos dar o melhor, prezaram por nossos estudos e nunca nos deixaram fraquejar. Agradeço, todos os dias, pela família, estrutura, amor e dedicação. Ao meu irmão, Renan, por toda preocupação e por cuidar de mim quando nem percebi, e por estar ao meu lado na vida pessoal e acadêmica. Às minhas tias amadas, Mila, Cláudia e Estelinha, sou muito abençoada por poder ter mais três anjos me guiando e me fortalecendo. À Carol, minha cunhada, pela amizade.

Às minhas avós (*in memorian*), a saudade é grande, mas a certeza da conviviência e proteção nos fazem continuar a trilhar o caminho da vida, sem dúvidas, a força que sinto hoje, devo a vocês.

A todos que de alguma maneira contribuíram para execução deste trabalho.

A vida é mais bonita e simples com vocês ao meu lado.

Muito Obrigada!

“As grandes ideias surgem da observação dos pequenos detalhes.”

Augusto Cury

RESUMO

GRIGOLETTO, L. **Estudo da influência genética da herança citoplasmática em características de interesse econômico de bovinos da raça Nelore.** 2016. 82p. Dissertação de Mestrado – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2016.

Os efeitos maternos e, principalmente, os componentes citoplasmáticos devido sua herança matrilinear, podem influenciar de forma permanente na seleção e no potencial de expressão das características de importância econômica dos bovinos. Como objetivo deste estudo, estimou-se o impacto da inclusão do efeito genético da linhagem citoplasmática sobre estimativas de componente de (co)variância, parâmetros genéticos e sua influência sobre a predição dos valores genéticos para características de crescimento, reprodução e eficiência alimentar de animais da raça Nelore. Para traçar a genealogia, tomando como base a linha materna de cada animal, utilizou-se o software *LinMat* e arquivo de pedigree contendo 496.190 animais do rebanho de bovinos Nelore pertencentes à Agropecuária CFM e 8.635 animais compondo o arquivo provenientes dos experimentos para eficiência alimentar. Os componentes de (co)variância e parâmetros genéticos foram estimados com base nos registros para peso ao nascimento (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso ajustado para 345 dias de idade (GPSOB), perímetro escrotal aos 18 meses (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC), musculosidade (MUSC), ingestão de matéria seca (IMS), consumo residual (CAR), taxa de conversão alimentar (CA) e ganho médio diário (GMD). As análises de componentes de variância foram realizadas no programa computacional *BLUPF90* de forma uni-característica com modelo animal pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML), e por inferência bayesiana para os indicadores de eficiência alimentar, considerando a linhagem citoplasmática como efeito aleatório. Os resultados obtidos revelam que as características analisadas podem ser utilizadas como critério de seleção pela variabilidade genética e potencial de transmissão. A inclusão do efeito de linhagem citoplasmática foi significativo para PN, CONF, PREC e MUSC. Ao longo prazo, a seleção de linhagens citoplasmáticas com maior efeito genético pode promover o avanço genético para as características de interesse econômico.

Palavras-chaves: crescimento, eficiência alimentar, efeito citoplasmático, reprodução, seleção

ABSTRACT

GRIGOLETTO, L. **Study of genetic influence of cytoplasmic inherited in prodution traits of Nellore cattle.** 2016. 82p. M. Sc. Qualification – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2016.

Maternal effects and its inheritance have been suggested to have a permanent influence on selection and expression potential traits in cattle. The objectives of this study were to estimate the impact of the inclusion of the cytoplasmic lineage genetic effect on component estimates of (co) variance, genetic parameters and evaluated the influence of this effect on the prediction of breeding values for growth, reproductive and feed efficiency traits of Nellore cattle. Pedigree data from 496,190 Nellore animals belonging to the Agropecuaria CFM and 8,635 animals from feed efficiency traits composing the pedigree file that was used to trace the genealogy, based on the maternal line of each animal by LinMat software. The records for birth weight (BW), weaning weight (WW), weight gain adjusted to 345 days of age (PWG), scrotal circumference at 18 months (SC), conformation (CONF), precocity (PREC), muscularity (MUSC), dry matter intake (DMI), residual feed intake (RFI), feed conversion rate (FCR) and average daily gain (ADG) were evaluated. Analyses were performed by computer program BLUPF90 with an animal model by the method of restricted maximum likelihood (REML) and Bayesian approach to feed efficiency indicators, considering cytoplasmic lineage as a random effect. The results show that the traits analyzed can be used as selection criteria by the genetic variability and the potential for heritability. The inclusion of cytoplasmic lineage effect was significant for BW, CONF, PREC and MUSC. In long-term, the selection of cytoplasmic lines with greater genetic effect may promote genetic progress for economic interest traits.

Key words: growth, feed efficiency,cytoplasmic effect, reproduction, selection

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – *Bos indicus* mtDNA.....6

Figura 2 – Esquema da descendência de genes mitocondriais pela linha materna.....8

Figura 3 – Esquema de avaliação dos escores visuais (conformação, musculosidade e precocidade) para a raça Nelore.....20

Figura 4 – Esquema para encontrar a linhagem materna ancestral (citoplasmática) tomando como base cada animal do arquivo de pedigree.....24

Figura 5 – Trace-plots e densidade das estimativas *a posteriori* da herdabilidade para os indicadores de eficiência alimentar em animais da raça Nelore por M_1 e M_2, respectivamente.....47

Figura 6 – Linhagem com maior efeito genético e os descendentes (machos e fêmeas) de acordo com maior valor genético para CAR.....49

Gráfico 1 – Relação entre o número de animais e número de gerações até o ancestral – Longest path ancestral (LAP).....23

Gráfico 2 – Distribuição das densidades referente as soluções genéticas do efeito da linhagem citoplasmática (L_c) para todas as características.....41

Gráfico 3 – Densidade da variância do efeito de linhagem citoplasmática (L_c).....49

Gráfico 4 – Dispersão dos valores genéticos obtidos nos modelos estatísticos utilizados para CAR (a), CA (b), GMD (c) e IMS (d) de todos os animais avaliados na análise.....51

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Caracterização completa da estrutura populacional do arquivo de pedigree dos animais da raça Nelore utilizado nas análises.....22

Tabela 2 – Níveis de coeficiente de endogamia (*F*) presentes na população.....23

Tabela 3 – Número de descendentes por linhagem citoplasmática obtidas a partir do software *LINMAT – A maternal and cytoplasmatic line indentification*.....25

Tabela 4 – Efeitos fixos (grupo de contemporênos), aleatórios (aditivo direto, materno, ambiente materno permanente, grupo de manejo à desmama, linhagem citoplasmática e residual) e covariáveis incluídos no modelo completo (M_1) para análise genética.....29

Tabela 5 – Número de observações (N), média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e coeficientes de variação (CV%) das características avaliadas para o estudo dos efeitos de linhagem citoplasmática do rebanho da Agropecuária CFM.....36

Tabela 6 – Estimativas dos componentes de (co) variância para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo completo (M_1).....37

Tabela 7 – Estimativas de parâmetros genéticos para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo completo (M_1).....38

Tabela 8 – Estimativas dos componentes de (co) variância para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo reduzido (M_2).....39

Tabela 9 – Estimativas de parâmetros genéticos para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo reduzido (M_2).....40

Tabela 10 – Porcentagem de conflitos de seleção para os produtos (machos e fêmeas) da safra 2013 nas sete características e considerando três diferentes pontos de corte de seleção (10, 20 e 30%).....42

Tabela 11 – Teste de razão de máxima verossimlhança (*-2Log*) para comparação dos modelos completo (M_1) e reduzido (M_2).....43

Tabela 12 – Número de animais (N), Médias e desvio padrão (DP), Número de touros (N_T), Número de matrizes (N_V) e Número de linhagem citoplasmática (N_{lc}) para cada característica analisada.....44

Tabela 13 – Média, Desvio padrão (DP), Mediana e região de credibilidade (RC) para as estimativas de variância genética aditiva (σ^2_a), variância genética do efeito de linhagem citoplasmática (σ^2_{lc}), variância residual (σ^2_e) e coeficiente de herdabilidade direta (h^2) usando o modelo geral (M_1).....45

Tabela 14 – Média, Desvio padrão (DP), Mediana e região de credibilidade (RC) para as estimativas de variância genética aditiva (σ^2_a), variância genética do efeito de linhagem citoplasmática (σ^2_{lc}), variância residual (σ^2_e), coeficiente de herdabilidade direta (h^2) e fração da linhagem citoplasmática (L_c^2) usando o modelo linhagem citoplasmática (M_2).....46

Tabela 15 – Acima da diagonal a correlação de Spearman (ρ) para as 30 linhagens citoplasmáticas com maior efeito e abaixo da diagonal o percentual de seleção dos 10 animais com maior valor genético dentro da mesma linhagem citoplasmática para eficiência alimentar usando o modelo linhagem citoplasmática M_2.....48

Tabela 16 – Correlação de Spearman (ρ) para os diferentes cenários de seleção.....50

Tabela 17 – Critério de seleção e comparação entre os modelos geral (M_1) e linhagem citoplasmática (M_2) usando o critério de informação de “deviance” (DIC).....52

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 1

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA 4

2.1. A raça Nelore no brasil 4

2.2. Herança Citoplasmática 6

2.3. Efeito citoplasmático na produção de bovinos de corte 9

2.4. Eficiência Alimentar 15

3. HIPÓTESE 19

4. OBJETIVOS 19

4.1. Objetivo geral 19

4.2. Objetivos específicos 19

5. MATERIAL E MÉTODOS 20

5.1. Local 20

5.2. Crescimento, reprodução e escores visuais. 20

5.2.1. Dados 20

5.2.2. Estrututura populacional 21

5.2.3. Linhagem Citoplasmática 24

5.2.4. Estimativa dos componentes de variância 25

5.2.5. Metodologia de Análise 26

5.2.6. Estimativa dos parâmetros genéticos 29

5.2.7. Comparação dos modelos 30

5.3. Eficiência Alimentar 30

5.3.1. Dados e experimentos 30

5.3.2. Coleta de dados e dieta 31

5.3.3. Modelos Estatísticos 32

5.3.4. Inferência Bayesiana 33

5.3.5. Estimativa dos parâmetros genéticos 34

5.3.6. Comparação dos modelos 35

5.4. Avaliação dos conflitos de seleção 35

6. RESULTADOS 37

6.1. Crescimento, reprodução e escores visuais 37

6.2. Eficiência Alimentar 45

7. DISCUSSÃO 54

7.1. Crescimento, reprodução e escores visuais 54

7.2. Eficiência Alimentar 58

8. CONCLUSÃO 65

Referências 66

1. INTRODUÇÃO

Na última década, aliadas com a importância econômica global da produção animal, grandes mudanças foram aplicadas nos programas de melhoramento genético. O aprimoramento e surgimento de novas técnicas, critérios de seleção, ciclo de produção, especialmente no âmbito da genética bovina, promoveram a intensificação da pecuária. Logo, estudos sobre o comportamento dos efeitos genéticos através dos padrões de herança tornam-se importantes para o aumento da produtividade do rebanho bovino.

No melhoramento genético é dada maior importância para as contribuições que o reprodutor transmite para a futura progênie, devido ao maior número de descendentes advindo, além da monta natural, da utilização de biotecnologias como a inseminação artificial. Os principais sumários brasileiros de touros da raça Nelore (PAINT, CFM, ABCZ, Aliança, IZ, etc) apresentam reprodutores com média de cinco anos de produção e mais de 7.000 progênies avaliadas para as principais características que compõem os índices de seleção, mostrando assim, maior intensidade de seleção e ganho genético. Por outro lado, os índices produtivos e reprodutivos das matrizes refletem o baixo ganho genético e intensidade de seleção, já que, apresentam idade ao primeiro parto (IPP) de 36 meses em média, intervalo de geração de seis anos considerando todas as progênies nascidas, demonstrando a necessidade de intensificação da seleção de fêmeas.

A qualidade das informações de pedigree e dos fenótipos pode afetar as estimativas de parâmetros genéticos e predição de valores genéticos (RISTOV et al., 2016), bem como, é um problema associado com a menor seleção baseada em matrizes, sendo um dos principais pilares para obtenção de resultados acurados nas

avaliações genéticas, devido à correta formação da matriz de parentesco e dados de produção. Em bovinos de corte, especialmente em condições de criação extensiva, as coletas de informações de pedigree são escassas e a estrutura do pedigree é insuficiente quanto às informações referentes às linhagens paternas e maternas.

A contribuição da fêmea para o fenótipo de sua progênie contempla a metade do seu componente genético aditivo direto somado ao efeito materno. Em geral, nos programas de melhoramento genético para bovinos de corte, os efeitos maternos são utilizados nos modelos genéticos para características de pré-desmama, onde estes dados se encaixam melhor em um modelo completo do que em um modelo que leva em conta somente o componente aditivo direto, sendo que, ignorar estes efeitos para essas características pode subestimar respostas genéticas importantes.

A estimativa da variância genética das linhagens citoplasmáticas, bem como, a investigação da ação dos genes nucleares e mitocondriais na expressão de características de importância zootécnica para a produção de bovinos de corte torna-se uma alternativa para seleção de animais superiores, principalmente para características de difícil mensuração como eficiência alimentar e qualidade de carne. Igualmente, para identificação de embriões com material genético citoplasmático superior para serem utilizados em cruzamentos e produção a pasto, ou como matrizes fundadoras. Diversos estudos (MAURER & GREGORY, 1990; SCHUTZ et al., 1994; HIENDLEDER et al., 1995; GIBSON et al., 1997; CUMMINS, 1998; SUTARNO, et al., 2002; QUINTINO et al., 2009; BUENO et al., 2012), relataram o impacto do efeito citoplasmático em bovinos de diferentes raças na expressão de características produtivas e reprodutivas através das estimativas de parâmetros genéticos, componentes de variância e associações de polimorfismo do mtDNA.

Neste contexto, estudos futuros utilizando análise da associação de amplo genoma (GWAS), para identificação de regiões associadas a fenótipos de interesse econômico ao longo do genoma, caracterizando fonte de variação dos genes, funções biológicas e vias metabólicas, serão importantes para complementar este estudo. Recentemente, sugeriram a evidência de relação entre a função mitocondrial e expressão de genes para eficiência alimentar, o que indica que os efeitos citoplasmáticos poderiam influenciar o desempenho fenotípico dos animais nos rebanhos bovinos, devido ao padrão de transmissão ligado a este efeito (LANCASTER et al., 2014; TIZIOTO et al., 2015; DAVIS et al., 2016).

O objetivo deste trabalho foi analisar o impacto do efeito genético da linhagem citoplasmática na seleção de bovinos Nelore através das características de crescimento, reprodução, desempenho ponderal e eficiência alimentar, bem como, avaliar e melhorar os modelos estatísticos para avaliação genética.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. A raça Nelore no brasil

A bovinocultura brasileira é representada em sua maioria por raças zebuínas, tanto por sua representação em número de animais, mais de 210 milhões de cabeças (FAO, 2015), sendo deste total 90% são animais oriundos da raça Nelore e seus cruzamentos, ocupando todo o extenso território nacional, quanto por sua adaptabilidade no meio de produção do país (EUCLIDES FILHO, 2009).

A formação do Nelore brasileiro contou com a importação de bovinos zebuínos da Índia, em torno de 6.500 animais nos anos 60, e com os cruzamentos absorventes, no país com fêmeas “nativas” de origem taurina. Deste modo, o conteúdo do mtDNA do gado Zebu é originado pelos grupos das espécies *Bos taurus* e *Bos indicus* oriundos do *Bos primigenius* (MEIRELLES et al., 1999; HIENDLEDER et al., 2008), mas, principalmente, de origem de vacas taurinas, preponderantemente de origem Ibérica, trazidas pelos colonizadores.

O Brasil tem cenário favorável para o desenvolvimento da pecuária bovina, que representa 1,55% do PIB do país, segundo a confederação da agricultura e pecuária do Brasil (CNA), em 2016, o valor bruto da produção (VBP) da agropecuária deverá ser R$ 529,9 bilhões. Apesar disso, essa atividade necessita de investimentos em tecnologia, pois apesar do país estar entre os líderes mundiais quanto ao rebanho comercial de bovinos e produção de carne, apresenta baixa produtividade. Como prova da ineficiência produtiva da pecuária nacional, temos a baixa taxa de desfrute brasileira entre 19 e 22%, menor em relação as taxas apresentadas pelos Estados Unidos e Austrália. Este índice é de extrema importância, já que, está diretamente

relacionado com o excedente de produção para venda e abate, especialmente, de fêmeas.

No que tange à produtividade da pecuária de corte, o melhoramento genético ganha papel de destaque, como instrumento para melhorar de forma permanente e contínua os índices de produtividade do rebanho nacional. Desde a década de 1980, avanços ocorrem devido à evolução do aporte computacional, promovendo melhorias nos modelos estatísticos e implementação de novos critérios de seleção. Os modelos estatísticos evoluíram rapidamente do modelo touro para o modelo animal considerando os acasalamentos e estimação das diferenças esperadas na progênie (DEP) para todos os indivíduos (BRITO; FRIES, 1994, ALBUQUERQUE; MEYER, 2005). As medidas de pesos tomadas no ano, aos dois anos de idade eram os principais critérios de seleção, que avançaram com a inclusão do ganho de peso, peso ao desmame, ao sobreano com importância cada vez maior para precocidade reprodutiva, e mais recentemente, as medidas de eficiência produtiva, qualidade da carne e eficiência alimentar.

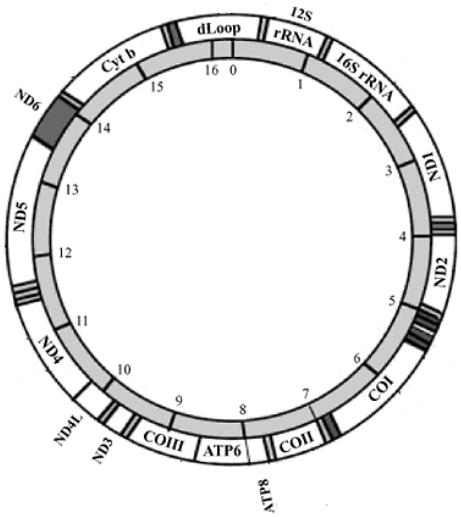
O crescente número de rebanhos participantes em programas de melhoramento genético para bovinos de corte existentes no país, juntamente com a maior capacidade de armazenamento de dados, o aumento da utilização e desenvolvimento da genética molecular e aprimoramento na área da biotecnologia, principalmente ligadas a área reprodutiva, também fazem parte da melhoria genética do rebanho nacional (EUCLIDES FILHO, 2009).

2.2. Herança Citoplasmática

As mitocôndrias são as organelas mais abundantes no citoplasma e de grande importância no metabolismo das células, pois são responsáveis pela produção de energia (ATP), pelo metabolismo intermediário e os mecanismos de apoptose celular. Além de sua importância no desenvolvimento embriológico (BAVISTER; SQUIRREL, 2000), essas organelas possuem seu próprio genoma DNA mitocondrial (mtDNA), localizado na matriz interna, cadeias enzimáticas para a beta-oxidação de ácidos graxos e para ciclo de Krebs e acúmulo de íons e precursores das vias metabólicas da matriz e das cristas mitocondriais (ALBERTS et al., 2013).

O mtDNA tem formato dupla hélice circular (figura 1), possui 16.338 pares de bases (pb) em bovinos (ANDERSON et al., 1982) e, apresenta 37 genes, sendo 13 genes, os quais codificam proteínas essenciais para o processo de respiração celular, além de 2 RNA ribossômico (rRNAs) e 22 RNA transportador (tRNAs), que participam da síntese dos polipepeptídeos mitocondriais.

Figura 1. *Bos indicus* mtDNA.



Fonte: Adaptado de Meirelles et al. (1999).

A transmissão materna da informação genética e não genética para a próxima geração representada na figura 2, inclui as mitocôndrias, mtDNA, mRNA, proteínas, organelas e outros componentes celulares do oócito. Nos mamíferos o mtDNA é herdado maternalmente (BIRKY, 2001), pois no processo de fecundação, as mitocôndrias presentes nos espermatozoides são imediatamente destruídas após a penetração no óvulo ou durante os estágios iniciais do desenvolvimento embrionário mediada pela ubiquitina (SMITH; ALCIVAR, 1992; SUTOVSKY et al., 2000). O padrão da herança citoplasmática não segue os princípios da herança mendeliana, já que é baseada na transmissão do conteúdo genético independente e auto replicante presente no citoplasma, dessa forma, diferem-se dos ácidos nucleicos cromossômicos do DNA nuclear, pela taxa de mutação ser 5 a 10 vezes maior e o grande número de cópias de 200 a 4000 nas células (CUMMINS, 1998). Outro fator que diferencia o genoma mitocondrial do nuclear é o processo de tradução que se faz através da seletividade segundo a proteína (KING; ATTARDI, 1993; MEIRELLES et al., 1999). Adicionalmente, quanto aos processos de síntese e transmissão do mtDNA replicado, Lewis et al. (2016), afirmaram ocorrer uma relação entre estrutura das organelas, neste caso, uma conexão entre a mitocôndria e o retículo endoplasmático.

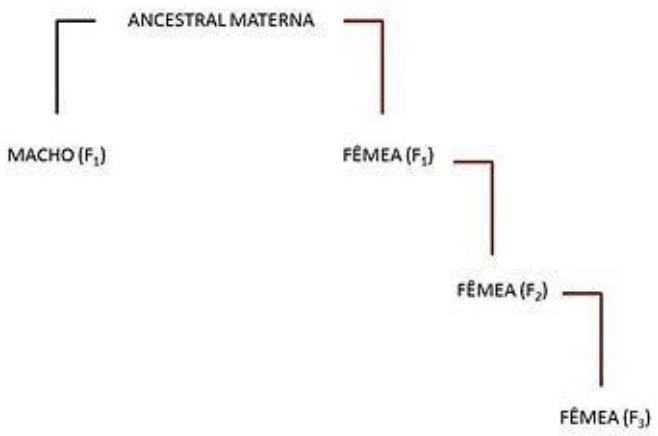
A herança do mtDNA apresenta algumas características relevantes quanto sua segregação responsável pelo gargalo genético do mtDNA, a homoplasmia, que permite que somente um limitado número de organelas ou mtDNA segregantes sejam transmitidos a progênie e meiose mitocondrial, a qual, durante a oogênese, multiplica-se exponencialmente, gerando centenas a milhares de cópias entre oócitos. (SMITH et al., 2000; CHIARATTI et al., 2010; MISHRA; CHAN, 2014; STEWART; LARSSON, 2014). Diante disso, não é possível afirmar que este tipo de herança seja um evento

único, mas sim uma soma de vários acontecimentos biológicos que ocorrem durante os vários estágios do ciclo germinal e somático dos animais.

Estudos recentes atribuíram como fator determinante do desenvolvimento embrionário, o número de cópias do mtDNA no oócito. Neste contexto, essas hipóteses são de fundamental importância para a fertilidade humana e na pecuária, em que o número de cópias do mtDNA poderia ser usado como um marcador de viabilidade para selecionar oócitos/embriões com maiores chances de desenvolvimento (MEIRELLES et al., 2014).

Segundo Galtier et al. (2009), os fatores citoplasmáticos podem influenciar o fenótipo e genótipo de animais domésticos de várias maneiras. Os efeitos citoplasmáticos incluem os efeitos do genoma mitocondrial, efeito do ambiente uterino e outros efeitos ligados a atividade mitocondrial. Para determinadas características, o fenótipo da progênie não se deve apenas aos próprios efeitos aditivos dos genes, mas também da contribuição através da herança citoplasmática, a qual, perpetuará por toda a vida do animal através da transmissão de forma clonal do mtDNA, podendo ser responsável pelas diferenças entre animais e rebanhos.

Figura 2 – Esquema da descendência de genes mitocondriais pela linha materna.



Fonte: Própria Autoria.

Meirelles et al. (1999) apresentaram dados importantes sobre a formação do zebu (*Bos indicus*), em que analisaram o padrão de origem do mtDNA nas raças Nelore, Gir e Brahman, raças mais comuns na Ámérica Latina. Observaram, que nos animais puros de origem (PO) 79%, 73% e 100% do mtDNA era do padrão taurino (*Bos taurus*), enquanto que 21%, 27% e 0% correspondia ao padrão zebuíno (*Bos indicus*), respectivamente. Este estudo apresenta a importância das análises específicas quanto à influência do mtDNA para os bovinos de corte, visto que, devido ao padrão de herança matrilinear o efeito citoplasmático considerado como um efeito fundador pode apresentar diferenças de fontes citoplasmáticas nos rebanhos (TESS; ROBINSON, 1989).

2.3. Efeito citoplasmático na produção de bovinos de corte

As diferenças fenotípicas entre matrizes, expressas pelo efeito materno estão incorporadas no valor fenotípico de sua progênie. Este efeito materno está

diretamente relacionado ao ambiente que a matriz proporciona para sua progênie, denominado no modelo genético como ambiente permanente, o qual, tem relação direta com a habilidade materna, ou seja, as condições ideais para geração e criação dos bezerros até a desmama. O efeito materno genético foi descrito primeiramente por Dickerson (1947), analisando a composição da covariância entre os parentes. A principal dificuldade descrita pelos autores foi a estimação deste componente devido ao confundimento gerado quanto a contribuição genética aditiva da matriz, inclusive pela possível geração da correlação negativa entre eles.

O efeito materno genético é referenciado na literatura como efeito citoplasmático, devido ao tipo de herança descrita anteriormente. Segundo Koch (1972), Cundiff (1972) e Woldehawariat et al. (1977), nos primeiros e principais estudos sobre a influência do efeito citoplasmático para bovinos de corte, sua presença é importante para peso ao nascer, peso ao desmame e ganho de peso. Para a raça Nelore são escassos os trabalhos. Ainda que pouco incluso como fonte de variação das características de produção dos animais domésticos, Mikami et al. (1991) defendem que a investigação dos efeitos citoplasmáticos se torna importante em todos os tipos de exploração animal, uma vez que o mtDNA produz proteínas envolvidas na atividade respiratória mitocondrial, que podem incrementar funções metabólicas celulares, causar alterações no genoma mitocondrial e, consequentemente, promover alterações fenotípicas.

Os estudos envolvendo análises genéticas e genômicas através das informações de linhagens ancestrais maternas e do genoma mitocondrial, vêm sendo discutidos recentemente, conforme reportado por Liu et al. (2013) e Smith (2016). Devido as dificuldades enfrentadas para realizar as análises abrangendo os registros de pedigree, os dados fenotípicos e os genes mitocondriais, Ristov et al. (2016)

desenvolveram uma ferramenta para análise do pedigree, focada na análise quantitativa do mitogenoma e da genealogia materna.

Em estudo com bovinos leiteiros, Boettcher et al. (1996) demonstraram um viés nos parâmetros genéticos, herdabilidade, variância permanente de ambiente e estimativa de acurácia em modelos animais quando os efeitos citoplasmáticos não foram incluídos. A herança dos efeitos citoplasmáticos foi reportada em estudos para características de crescimento em bovinos de corte de raças taurinas por Tess; MacNeil (1994), Quintanilla et al. (1999), Pelicioni; de Queiroz (2001), Mezzadra et al. (2005), Pun et al. (2012) e Neser et al. (2014) e de raças zebuínas por Ventura et al. (2007), Quintino et al. (2009) e Bueno et al. (2012). Devido ao desempenho produtivo, Gunski et al. (2001) reportaram que o Nelore brasileiro representa um excelente modelo para analisar a herança citoplasmática e seu possível efeito sobre a expressão das características economicamente importantes.

A este respeito, Clément et al. (2001) demonstraram em dados simulados que, se o efeito genético materno existe, mas é omitido, a estimação do coeficiente de herdabilidade direta será superestimada. Para características analisadas na fase pós-desmama, como as reprodutivas e as avaliadas ao sobreano (em torno dos 15 a 18 meses de idade), o efeito materno dilui-se ao longo do desenvolvimento, pelo fato, do animal não compartilhar o ambiente materno, desse modo, o efeito genético direto torna-se a principal fonte genética para o progresso genético.

As características de crescimento (peso ao nascer, peso ao desmame e ganho de peso) e reprodução (perímetro escrotal e idade ao primeiro parto) são consideradas as principais variáveis para seleção de rebanhos nos programas de melhoramento genético de bovinos de corte no Brasil, pois são de fácil medição e estão relacionada

com os índices produtivos (BOLIGON et al., 2009). A característica peso ao nascer (PN) é fortemente influenciada pelos fatores ambientais, permanentes ou não, que influenciam a mãe, e pelo ambiente permanente materno, que está diretamente ligado à gestação e sobrevivência do bezerro. Esses efeitos, juntamente com o efeito genético aditivo direto, determinarão os efeitos genéticos no PN, a primeira medida tomada após o nascimento que possibilita o acompanhamento do desenvolvimento ponderal do animal (LÔBO, 1996). O mesmo pode ser observado para peso ao desmame (PD), que permite além de acompanhar o desempenho pós-natal dos animais, também avalia a habilidade materna das matrizes, sendo neste período responsável por 60% do crescimento dos descendentes pelo ambiente permanente proporcionado.

Para algumas raças, o componente da covariância genética direta e materna não é assumido nos modelos de avaliação genética pela possibilidade de produzir estimativa tendenciosa destes componentes, devido às estimativas de correlações negativas entre efeito direto e materno relatados por Eler et al. (2000), Cabrera et al. (2001), Ferreira et al. (2011) e Boligon et al. (2012) para a raça Nelore.

Os trabalhos que investigaram o efeito citoplasmático em características de crescimento pré-desmama (utilizando o método dos quadrados mínimos) demonstraram que, *a priori*, o efeito genético direto e o efeito citoplasmático comportam-se de forma independente na base de dados avaliada da raça Hereford. A influência da linhagem materna na variação fenotípica encontrada foi de 2% e 5%, significativa para PN e ganho médio diário até a desmama, respectivamente. (TESS; REODECHA; ROBINSON, 1987). Para a mesma raça, Mezzadra et al. (2005), utilizando o modelo animal completo incluindo a linhagem citoplasmática como efeito aleatório, relataram estimativa da fração da variância fenotípica correspondente a

linhagem citoplasmática (L_c) de 0,01% e 0,00% para PN e PD, respectivamente. Esses resultados sugerem um efeito marginal da linhagem citoplasmática para a raça Hereford, considerando que a influência dos efeitos maternos para pesos após a desmama é reflexo dos efeitos no peso em idades anteriores.

Em um rebanho de bovinos de corte da raça Afrikaner, Neser et al. (2014) reportaram estimativa do efeito citoplasmático como proporção da variância total de 0,003 para PD, concluindo que a seleção deve ser baseada no mérito genético aditivo do indivíduo. Similar conclusão foi reportada por Pun et al. (2012), onde obtiveram, para a raça Asturiana de los Valles, um efeito marginal da linhagem citoplasmática sobre o desempenho no crescimento, justificando assim que a magnitude não é suficiente para inclusão deste efeito nos modelos utilizados nas avaliações genéticas.

Quintino et al. (2009), estimando parâmetros genéticos para bovinos da raça Nelore, utilizando modelo que considerava a linhagem citoplasmática, obtiveram para PN e PD herdabilidade direta e materna de magnitude 0,22 e 0,03 e 0,28 e 0,05, respectivamente. Os coeficientes apresentados foram próximos aos valores descritos na literatura para bovinos de raças zebuínas considerando modelos sem inclusão de linhagem citoplasmática, que variam de 0,16 a 0,66 para PN e 0,16 a 0,37 para PD para herdabilidade do efeito genético direto (ELER et al., 2000; FORNI; ALBUQUERQUE 2005; PEREIRA et al., 2005; BOLIGON et al., 2008), enquanto que, a estimativa de herdabilidade materna variou de 0,03 (ELER et al., 2000) a 0,21 (NOBRE et al., 2003).

Alencar et al. (1998) avaliaram o efeito da linhagem para PN, PD e peso aos 12 meses em bezerros da raça Canchim, e não encontraram efeito significativo para nenhuma das características estudadas. Em bovinos da raça Nelore, Bueno et al. (2012) obtiveram a proporção do efeito da linhagem citoplasmática na variação

fenotípica total para PN, PD e ganho médio diário (GMD), na ordem de 0,19, 0,29 e 0,34%, respectivamente, enquanto que, Quintino et al. (2009) obtiveram 8% na porção da variação fenotípica para PD.

Para analisar o crescimento do animal, utiliza-se a medida ponderal de ganho de peso que, pode ser medida no intervalo de idades (nascimento à desmama ou desmama ao sobreano), sendo ajustado para a idade de avaliação da característica. Na produção de bovinos, esta medida é uma das mais usuais para a identificação de animais com maior capacidade de desenvolvimento ponderal em menor período de tempo para o abate (SARMENTO et al., 2003). Segundo Albuquerque e Meyer (2001) os efeitos genéticos maternos em idades após a desmama continuam presentes, apesar de sua relevância diminuir. Em outros estudos considerando a característica de ganho de peso pós desmama e perímetro escrotal, as estimativas dos efeitos maternos não foram consideradas (PEREIRA et al., 2001; QUINTINO et al., 2009).

Em estudo com bovinos da raça Angus, Garmyn et al. (2011) citou que, variações no mtDNA entre linhas citoplasmáticas estão relacionadas com a variação fenotípica de características reprodutivas. Também reportaram que a linhagem citoplasmática pode ter um efeito marginal para motilidade espermática, porém não foram encontradas fontes de variação significativa para perímetro escrotal.

As avaliações visuais através de escores para identificar animais com biótipo desejável economicamente vêm sendo utilizadas como critério de seleção nos programas de melhoramento genético. O escore de conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) são características morfológicas que avaliam indiretamente o desenvolvimento das massas musculares e acabamento de carcaça (KOURY FILHO, 2001). Essas medidas são tomadas na desmama e no

sobreano, fases em que ocorre maior desenvolvimento do animal, e apresentam coeficientes de herdabilidade de magnitude entre 0,09 a 0,34 (ELER et al., 1996, 2000; CARDOSO et al., 1998; KOURY FILHO, 2001; KOURY FILHO et al., 2010; SUMÁRIO de touros Nelore CFM, 2015). Porém, na literatura poucos são escassos os trabalhos que estudaram a influência dos efeitos maternos para essas características e não há estudos envolvendo a linhagem citoplasmática.

Contudo, mesmo com a baixa magnitude do efeito citoplasmático para as características de produção e reprodução, as investigações desses efeitos auxiliam na decomposição dos fatores genéticos e ambientais que influenciam na expressão das mesmas. Outra possibilidade é a utilização de transferência nuclear para criar famílias com componentes citoplasmáticos e nucleares definidos, sob condições controladas (GIBSON et al., 1997). Estudos envolvendo a investigação da associação do mtDNA e os fenótipos de importância econômica permitirão avanços no melhoramento genético de bovinos de corte (SUTARNO et al., 2002; GALTIER et al., 2009).

2.4. Eficiência Alimentar

O aumento da produção de animais mais eficientes tanto reprodutivamente, quanto produtivamente para a produção de carne bovina é o principal objetivo da pecuária mundial, principalmente no Brasil, com um dos maiores rebanhos de gado de corte do mundo. Neste contexto, o melhoramento genético é a chave para melhorar a produção de animais para seleção (HERD et al., 2004; MADER et al., 2009; MONTANHOLI et al., 2010). Dessa forma, características que mensurem *inputs* e *output,* ou seja, entradas e saídas na produção animal ganham destaque na produção de bovinos, e vêm sendo usados como critério de seleção em programas de

melhoramento para bovinos de corte, porém, na maioria para raças taurinas *(Bos taurus*). Em outras espécies, Havenstein et al. (1994, 2003) relataram que a seleção genética para eficiência alimentar contribuiu em mais de 80% para o melhoramento genético da produção de frangos de corte.

A eficiência alimentar é uma característica complexa e pode ser definida pela proporção de energia alimentar mantida no produto para sustentar os requerimentos de manutenção e crescimento (VANDEHAAR et al., 2016). Como o sucesso de qualquer sistema de produção animal é altamente ligado a relação positiva das saídas de produto por insumos, a identificação dos animais mais eficientes (ou grupo de animais) é fundamental para otimizar os ganhos econômicos sobre a indústria de produção de carne bovina.

Atualmente, vários estudos foram realizados com o objetivo de avaliar a variabilidade genética dos indicadores de eficiência alimentar: ingestão de matéria seca (IMS), taxa de conversão alimentar (CA), ganho médio diário (GMD) e consumo alimentar residual (CAR) e confirmar a utilização dos mesmos como critério de seleção. Arthur et al. (2001), Durunna et al. (2011) e Grion et al. (2014) relataram coeficiente de herdabilidade variando de baixa a alta magnitude para os indicadores de eficiência alimentar. Para Nelore, Santana et al. (2014), obtiveram coeficiente de herdabilidade de 0,37 para CAR, 0,31 para CA e 0,40 para IMS, confirmando a transmissão destas características. Berry e Crowley (2013) apresentaram uma série de parâmetros e correlações através da compilação de vários trabalhos para eficiência alimentar e características produtivas e reprodutivas.

A associação desta característica com o efeito citoplasmático, se dá através da transmissão dos componentes citoplasmáticos (mitocôndrias e mtDNA), responsáveis

por 90% da energia produzida, fosforilação oxidativa e ATP celular, dessa forma, estudos recentes vêm sendo realizados para elucidar a associação da função mitocondrial e a expressão do fenótipo da eficiência alimentar (HERD; ARTHUR, 2009).

Na literatura, são escassos os estudos que relacionam o efeito citoplasmático com a eficiência alimentar. Crowley et al. (2010) analisaram a influência materna para diferentes raças: Angus, Charoles, Hereford, Limousin e Simental, reportando estimativa baixa para o coeficiente de herdabilidade direta ao utilizar o modelo com a incorporação do efeito materno como aleatório. Outro resultado importante também relatado pelos autores anteriormente citados, foi a correlação genética de alta magnitude e positiva (0,82) entre os componentes genético direto e materno para CAR e moderada associação entre GMD e CA, em que CA é calculada através da razão entre consumo de máteria seca e ganho médio diário.

Hebart et al. (2016), afirmaram que vacas com baixo CAR (ou seja, aquelas que produziram mais, consumindo menor quantidade de alimento) foram mais eficientes em produzir bezerros desmamados, em relação, as de alto CAR. Esses resultados confirmam de certo modo a influência dos efeitos maternos na expressão das características de crescimento e eficiência alimentar. E, consequentemente, selecionar linhas maternas pode induzir a uma resposta positiva na seleção, comprovado por Morris et al. (2014), que relacionaram animais selecionados a partir de linhagens de alto valor para CAR (pouco eficientes) requeriam maior quantidade de alimento para manter seus níveis de desenvolvimento e produção, em relação a progênie oriunda da linhagem de baixo CAR (mais eficientes).

Quanto à relação entre os indicadores de eficiência alimentar e as funções mitocondriais, Davis et al. (2016) ligaram as diferenças entre os fenótipos com as diferenças na taxa de concentração de proteínas do complexo mitocondrial como uma forma plausível para diferenciar a expressão dos indicadores de eficiência alimentar entre os animais, principalmente, para CAR. Kolath et al. (2006), associaram animais de alto e baixo CAR com a atividade da mitocôndria relacionada à fosforilação oxidativa. Neste contexto, os resultados obtidos por Lancaster et al. (2014), também sugeriram a ligação entre a expressão dos fenótipos ligados a eficiência alimentar e as diferenças entre as atividades mitocondriais e associação dos genes mitocondriais. Consequentemente, estudos futuros são necessários para explorar e confirmar a associação entre a fisiologia mitocondrial e características de interesse econômico.

3. HIPÓTESE

A inclusão do efeito citoplasmático como fonte de variação genética nos modelos estatísticos para avaliação genética na população de bovinos da raça Nelore auxilia na seleção de touros e matrizes com maior valor genético.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo geral

Estimar a influência genética do efeito materno e citoplasmático na avaliação genética sobre as características de produção, reprodução e eficiência alimentar para bovinos da raça Nelore.

4.2. Objetivos específicos

- Estimar os componentes de (co)variância e parâmetros genéticos para os efeitos de linhagem citoplasmática;
- Identificar e verificar o impacto da inclusão da linhagem citoplasmática nos modelos animais e nos valores genéticos;
- Analisar possíveis conflitos de seleção atribuídos a modelos com ou sem a inclusão do efeito de linhagem citoplasmática como fonte de variação genética;
- Aprimorar os modelos genéticos para a análise genética de bovinos de corte.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Local

O estudo foi realizado junto ao Núcleo de Apoio a Pesquisa em Melhoramento Animal, Biotecnologia e Transgenia na Universidade de São Paulo (NAP-GMABT/USP), Laboratório de Melhoramento Genético “Dr. Gordon Dickerson” da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, em Pirassununga, SP.

5.2. Crescimento, reprodução e escores visuais.

5.2.1. Dados

Os dados utilizados são provenientes dos arquivos da Agropecuária CFM Ltda, os quais ficam armazenados no Laboratório de Melhoramento Genético “Dr. Gordon Dickerson”. O arquivo de pedigree continha 496.190 animais da raça Nelore.

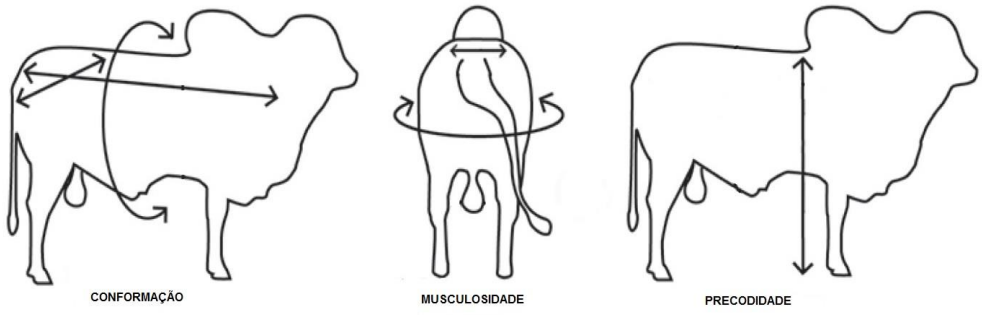
Os dados fenotípicos utilizados foram: peso ao nascer (PN, kg), peso ao desmame (PD, kg), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB, kg), perímetro escrotal aos 18 meses (PE, cm), conformação, precocidade e musculosidade (CONF, PREC, MUSC). Além desses dados, as idades relacionadas com cada mensuração e pesagem e a idade da vaca ao parto (IVP) também foram consideradas para análise.

O ganho de peso da desmama ao sobreano (GPSOB) foi calculado pela diferença de pesos observada entre o sobreano (em torno dos 550 dias) e a desmama (em torno dos 205 dias), ajustada pelo número de dias entre pesagens.

A avaliação dos escores visuais ao sobreano foi obtida através de avaliação subjetiva de acordo com o grupo de contemporâneos, onde os animais foram classificados conforme uma escala de escores 1 a 6 e são avaliados por um único

avaliador, neste caso, são avaliados o arqueamento de costelas e deposição de gordura na região da inserção da cauda e musculatura na carcaça do animal. Desse modo, valores mais altos representam superioridade da característica.

Figura 3 – Esquema de avaliação dos escores visuais (conformação, musculosidade e precocidade) para a raça Nelore.



Fonte: Autoria Própria

O arquivo de dados utilizado nas análises foi anteriormente editado, desconsiderando os animais:

- sem informação de pais e/ou mães;
- sem nenhum dado de produção mensurado;
- com idade de vaca ao parto desconhecida;
- grupos de contemporâneos com número abaixo de 5 animais.

5.2.2. Estrututura populacional

Para verificação de consistência dos dados do arquivo de pedigree e monitoramento de diversidade genética foi utilizado o software CFC (Contribution, Inbreeding (F), Coancestry) desenvolvido por Sargolzaei et al. (2006). O CFC calcula os coeficientes de endogamia, as matrizes de parentesco, possíveis erros no pedigree, entre outras funções. Somente animais com registros de pai, mãe e

linhagem materna foram considerados para as análises genéticas. Para o arquivo utilizado no presente estudo, o software CFC não diagnosticou nenhum erro no pedigree.

Tabela 1 – Caracterização completa da estrutura populacional do arquivo de pedigree dos animais da raça Nelore utilizado nas análises.

Número total de indivíduos	**496.190**
Touros	2.688
Matrizes	134.728
Indivíduos sem progênie	331.774
Indivíduos com progênie	137.416
Ancestrais	28.701
Touros	227
Matrizes	28.459
Não Ancestrais	440.489
Touros	2461
Matrizes	106.269
Progênie	309.159
Apenas pai conhecido	315
Apenas matriz conhecida	297.255
Ambos	142.919

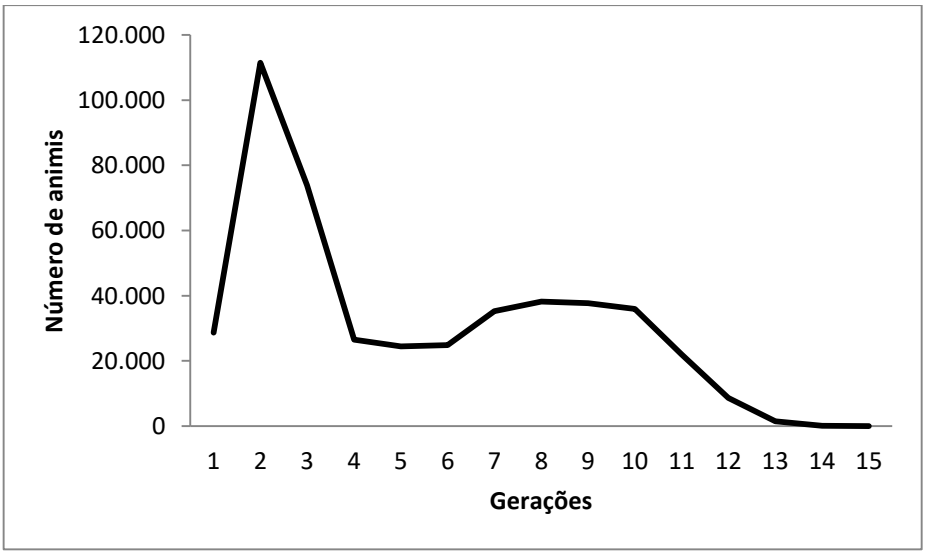
Do total de 496.190 animais que constam no arquivo de pedigree, 64.556 (13 %) apresentaram algum nível de endogamia. De acordo com a tabela 2, apresentada abaixo com os níveis de endogamia, é possível notar que grande número dos animais possuem baixo nível de endogamia.

Tabela 2 – Níveis de coeficiente de endogamia (*F*) presentes na população.

Coeficiente de endogamia (*F*)	**Número de indivíduos**
0,00 < F ≤ 0,05	61.651
0,05 < F ≤ 0,10	1.780
0,10 < F ≤ 0,15	844
0,15 < F ≤ 0,20	22
0,20 < F ≤ 0,25	187
0,25 < F ≤ 0,30	71
0,30 < F ≤ 0,35	1

É necessário aos estudos genéticos, que o arquivo de pedigree contenha quantidade suficiente de indivíduos e suas relações parentais para que sejam estimados os parâmetros de forma que possam alcançar o progresso genético requerido. Logo, aumentando o número de relação entre os animais, e quanto maior a sua distância ao ancestral paterno e materno, a determinação dos fatores genéticos causais será mais consistente. O gráfico 1 apresenta a quantidade de animais por número de geração respectiva a cada indivíduo e seu ancestral.

Gráfico 1 – Relação entre o número de animais e número de gerações até o ancestral – Longest path ancestral (LAP).

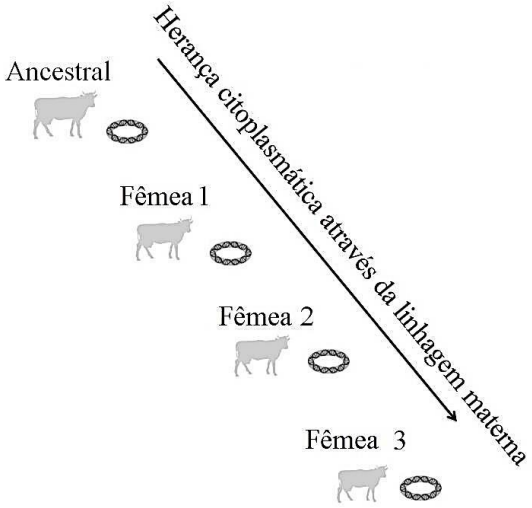


Fonte: Própria Autoria.

5.2.3. Linhagem Citoplasmática

O software *LINMAT – A MATERNAL AND CYTOPLASMATIC LINE INDENTIFICATION SOFTWARE,* desenvolvido por Mourão et al. (2006) e reformulado para o presente trabalho, foi utilizado para encontrar as linhagens maternas fundadoras. O sistema traça caminhos do animal até a sua linhagem ancestral, encontrando sua linhagem fundadora no rebanho e para cada geração específica (Figura 4).

Figura 4 – Esquema para encontrar a linhagem materna ancestral (citoplasmática) tomando como base cada animal do arquivo de pedigree.



Fonte: Própria Autoria.

As linhagens fundadoras identificadas e sua representatividade pelo número de descendentes estão apresentadas na tabela 3.

Tabela 3 – Número de descendentes por linhagem citoplasmática obtidas a partir do software *LINMAT – A maternal and cytoplasmatic line indentification.*

Descendentes/ Linhagem citoplasmática	**Quantidade linhagens citoplasmáticas**
6 – 20	23.000
21 – 100	5.122
101-424	337

Neste processo, foram excluídos: animais com linhagens citoplasmáticas com número menor ou igual a cinco representantes (descendentes) com registros próprios de produção, devido ao grande número de animais com apenas uma linhagem, tratando-se do próprio animal, desta maneira, evitando qualquer erro na identificação e estimação deste componente.

5.2.4. Estimativa dos componentes de variância

Para estimação dos componentes de (co)variância, parâmetros genéticos e predição dos valores genéticos (DEPs) das características utilizou-se o programa *BLUPF90* (MISZTAL et al., 2002) que compreende uma família de programas para cálculos de modelo misto: *Best Linear Unbiased Predictions* (BLUP) e Máxima Verossimilhança Restrita (REML).

O programa *REMLF90* foi escolhido para proceder as análises, pois utiliza o método de máxima verossimilhança restrita para a estimação de componentes de (co) variância fornecendo estimativas dentro do espaço paramétrico, por usar todas as informações do pedigree e assim, prover estimativas não viesadas sob seleção.

5.2.5. Metodologia de Análise

Foram realizadas análises uni-característica com a inclusão do efeito citoplasmático como efeito aleatório. Os dois modelos estatísticos determinados para as análises foram:

Modelo 1: completo, incluiu os efeitos: grupo de contemporâneo, aditivo direto, aditivo materno, linhagem citoplasmática, ambiente permanente materno, grupo de manejo à desmama (exceto para: PN e PD) e residual.

Modelo 2: reduzido, incluiu os efeitos: grupo de contemporâneo, efeito aditivo direto, aditivo materno, ambiente permanente materno, grupo de manejo à desmama e residual.

Para inclusão do efeito da linhagem citoplasmática foi utilizado o seguinte modelo estatístico:

$$Y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Z_3Lc + Z_4c + Z_5g + e,$$

em que:

Y = vetor de observações das variáveis dependentes;

β = vetor de efeitos fixos grupo de contemporâneos;

a = vetor dos efeitos genéticos aditivos de cada um dos indivíduos;

m = vetor dos efeitos genéticos maternos;

Lc= vetor do efeito de linhagem materna;

c = vetor dos efeitos de meio permanentes sobre os produtos de cada vaca;

g = vetor dos efeitos de grupo de manejo (exceto para: PN e PD);

e = vetor de efeitos aleatórios residuais.

X, Z_1, Z_2, Z_3, Z_4 e Z_5 são matrizes de incidência relacionadas, respectivamente, aos efeitos fixos do grupo de contemporâneo, efeito aleatório aditivo direto, efeito aleatório aditivo materno, efeito aleatório linhagem citoplasmática, efeito aleatório ambiente permanente materno e efeito aleatório não correlacionado de grupo de manejo à desmama.

$$V\begin{bmatrix} a \\ m \\ lc \\ c \\ g \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma^2{}_a & A\sigma_{am} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma^2{}_m & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & IN_1\sigma^2{}_{Lc} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & IN_2\sigma^2{}_c & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & IN_3\sigma^2{}_g & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & IN\sigma^2{}_e \end{bmatrix}$$

Em termos matriciais, para este modelo, N_1 é o número de linhas citoplasmáticas; N_2, o número de vacas; *N,* o número de registros; N_3, número de grupos de manejo; *A*, o numerador da matriz de parentesco; *I*, uma matriz identidade e σ^2_a, σ^2_m, σ^2_{lc}, σ^2_{pe}, σ^2_g, σ^2_e e σ_{am}, os componentes de variância aditivo direto, aditivo materno, de linhagem citoplasmática, de ambiente permanente materno, de grupo de manejo à desmama, residual e o componente de covariância entre os efeitos aditivo direto e materno, respectivamente. Assume-se que os vetores *a* e *m* não são correlacionados com os vetores L_c, *c*, *g* e *e*.

Os grupos de contemporâneos foram formados para cada característica, considerando a concatenação das informações sobre: fazenda, ano de nascimento e sexo para PN, GPSOB, CONF, PREC e MUSC; fazenda e ano de nascimento para PE e ano de nascimento, sexo, fazenda e grupo de manejo à desmama para PD.

O grupo de manejo à desmama é utilizado na avaliação genética tradicional como efeito fixo junto ao grupo de contemporâneos. Também denominado como lotes,

os quais são formados pelos animais que permaneceram juntos determinada fase da vida e, por isso, tiveram as mesmas oportunidades de desempenho, sendo uma importante fonte de variação e ferramenta para o aumento da eficiência de seleção dos animais, possibilitando assim, maior variabilidade e maior número possível de animais na análise (OLIVEIRA JÚNIOR et al., 2014; PEDROSA et al., 2014). Portanto, o grupo de manejo à desmama foi incluído nos modelos do presente estudo como efeito aleatório não correlacionado para GPSOB, PE e escores visuais (CONF, PREC e MUSC).

O modelo matemático sem o componente L_c (M_2) é representado por:

$$\boldsymbol{Y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Z_3c + Z_4g + e,}$$

em que:

Y = vetor de observações das variáveis dependentes;

β = vetor de efeitos fixos grupo de contemporâneos;

a = vetor dos efeitos genéticos aditivos de cada um dos indivíduos;

m = vetor dos efeitos genéticos maternos;

c = vetor dos efeitos de meio permanentes sobre os produtos de cada vaca;

g = vetor dos efeitos de grupo de manejo (exceto para: PN e PD);

e = vetor de efeitos aleatórios residuais.

Para as características PE, CONF, PREC e MUSC, o modelo completo (M_1) foi considerado sem a inclusão dos efeitos: aditivo materno, ambiente permanente materno e consequentemente, covariância direta-materna, já que, essas características foram avaliadas ao sobreano e os efeitos maternos são difíceis de estimar nesta fase, baseado na idade do animal (em torno dos 18 meses) e a ausência

de conviviência materna. Apenas o efeito de linhagem citoplasmática foi mantido no modelo estatístico.

Efeitos fixos, aleatórios e covariáveis inclusos no modelo completo (M_1) para as análises do efeito de linhagem materna no peso ao nascimento (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), escores visuais: conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) em animais da raça Nelore, estão resumidos na tabela 4.

Tabela 4 – Efeitos fixos (grupo de contemporênos), aleatórios (aditivo direto, materno, ambiente materno permanente, grupo de manejo à desmama, linhagem citoplasmática e residual) e covariáveis incluídos no modelo completo (M_1) para análise genética.

Características	**Efeitos**							**Covariáveis**		
	a	***m***	***c***	***gc***	***gm***	***lc***	***e***	**IDvaca** (linear e quadrático)	**IDdes** (linear)	**IDsob** (linear e quadrático)
PN	X	X	X	X		X	X	X		
PD	X	X	X	X		X	X	X	X	
GPSOB	X	X	X	X	X	X	X	X		
PE	X			X	X	X	X			X
CONF	X			X	X	X	X			X
PREC				X	X	X	X			X
MUSC	X			X	X	X	X			X

a=efeito aditivo direto; m=efeito aditivo materno;c=efeito de ambiente permanente da vaca;gc=efeito de grupo de contemporâneo;gm=efeito de grupo de manejo à desmama;lc=efeito de linhagem citoplasmática;e=efeito residual;IDvaca=idade da vaca ao parto; IDdes=idade do animal a desmama;IDsob=idade do animal ao sobreano.

5.2.6. Estimativa dos parâmetros genéticos

Para obtenção da herdabilidade direta ($h^2_a=\sigma^2_a/(\sigma^2_a+\sigma^2_m+\sigma_{am}+\sigma^2_{Lc}+\sigma^2_c+\sigma^2_e)$), e materna ($h^2_m=\sigma^2_m/(\sigma^2_a+\sigma^2_m+\sigma_{am}+\sigma^2_{Lc}+\sigma^2_c+\sigma^2_e)$), bem como, a fração da variancia fenotípica do ambiente materno permanente ($c^2= \sigma^2_c/(\sigma^2_a+\sigma^2_m+\sigma_{am}+\sigma^2_{Lc}+\sigma^2_c+\sigma^2_e)$),

linhagem citoplasmática ($Lc^2 = \sigma^2_{Lc}/(\sigma^2_a+\sigma^2_m+\sigma_{am}+\sigma^2_{Lc}+\sigma^2_c+\sigma^2_e)$) de acordo com as estimativas descritas por Maniatis e Pollot (2003) e o cálculo para obter a herdabilidade total, descrita por Wilham (1972), sendo $h^2_t = (\sigma^2_a + 0.5\ \sigma^2_m + 1.5\sigma_{am})$.

5.2.7. Comparação dos modelos

A comparação entre os modelos foi realizada pelo teste de razão de verossimilhança para verificar o efeito da inclusão da linhagem citoplasmática no modelo de análise.

O cálculo do coeficiente *-2Log* é aplicado de acordo com a distribuição chi-quadrado (X^2) com *n* grau de Liberdade:

$$-2Log = (-2LogLc) - (-2Logr) \qquad (1)$$

$$-2Log \sim X^2_{\alpha,\ v} \qquad (2)$$

em que, na equação 1, L_c é o valor de verossimilhança do modelo completo (M_1) e *r* o valor de verossimilhança para o modelo reduzido (M_2), obtidos após realização da análise genética. Na equação 2, α é o nível de significância (0.05) e *v* é o grau de liberdade igual a 1.

5.3. Eficiência Alimentar

5.3.1. Dados e experimentos

Foram utilizados dados de eficiência alimentar de 1.569 Nelore (*Bos indicus*), sendo 1.328 touros (macho jovem), 101 castrados e 140 novilhas. O arquivo de pedigree continha um total de 8.635 animais e filhos de 195 touros e 957 matrizes. O conjunto de dados foi obtido a partir de 18 experimentos realizados no Brasil, sendo que 15 estudos foram realizados na região Sudeste (GOMES et al, 2012, 2013;

ALEXANDRE et al, 2015; CANCIAN et al, 2014; SANTANA et al, 2016), dois no Centro-oeste e um na região Sul (SANTANA et al., 2012, 2013), entre 2007 e 2015. O conjunto de dados final foi uma compilação de todos os experimentos, a fim de aumentar o número de registros fenotípicos.

Os animais foram mantidos em três tipos de sistemas de confinamento: baias individuais (n = 398 animais), *Calan Gates* (n = 212 animais) e *GrowSafe* (n = 959 animais). No início dos experimentos, os animais tinham uma idade média inicial de 459±166 dias de idade e peso médio de 362±67,23 kg.

As análises foram realizadas pelo Grupo de Melhoramento Animal e Biotecnologia da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos da Universidade de São Paulo (FZEA/USP).

5.3.2. Coleta de dados e dieta

Em todos os experimentos realizados, os animais passaram por um período de 21 dias para adaptação às instalações, sistema de manejo e à dieta. Para a avaliação da matéria seca (MS) foram realizadas coletas do alimento fornecido e das sobras. A dieta foi oferecida duas vezes ao dia por meio de ração total misturada. O período de coleta de dados variaram de 70-90 dias para cada experimento, e os animais foram pesados a cada 21 dias.

O ganho de peso médio diário (GMD) foi calculado com base nos procedimentos de pesagem, representado pelo coeficiente angular de regressão linear de peso corporal pelo dia experimental. Além disso, durante o período de avaliação, o consumo de matéria seca (IMS) para cada animal foi medido diariamente subtraindo-se a quantidade de alimento fornecido pela quantidade de sobras

ajustados para MS. Os indicadores de eficiência alimentar taxa de conversão alimentar (CA) e consumo alimentar residual (CAR) foram calculados. A CA foi calculada como a razão entre IMS/GMD, enquanto o CAR representa o resíduo (ε_1) da equação de regressão para estimar IMS (KOCH et al, 1963) . Os modelos para estimar essas características foram:

$$IMS = \beta_0 + \beta_1 GMD + \beta_2 PVM^{0,75} + \beta_3 CS + \beta_4 GC + \varepsilon_1$$

$$GMD = \beta_0 + \beta_1 IMS + \beta_2 PVM^{0,75} + \beta_3 CS + \beta_4 GC + \varepsilon_2$$

onde os parâmetros (β) foram estimados sobre o procedimento PROC MIXED do software SAS. A condição sexual (CS) e o grupo contemporâneo (GC) foram incluídos no modelo para estimar CAR. Os GC foram formados considerando cada experimento de eficiência alimentar. A condição sexual (CS: castrados, novilhos inteiros e novilhas) foi incluído como covariável nos modelos estatísticos. Registros superiores a três desvios padrão acima e abaixo do valor médio de GC foram excluídos da análise genética.

5.3.3. Modelos Estatísticos

Para o modelo reduzido (M_1), a análise univariada em notação matricial foi:

$$y = Xb + Z_1 a + e,$$

onde *y* = vetor de observações; *b* = vetor de efeito fixo; *a* = vetor do efeito genético aditivo direto; *e* = vetor de efeito residual. *X* e Z_1 as matrizes de incidência relativas aos efeitos fixo e aleatório. Assumindo que:

$$var\begin{bmatrix} a \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & 0 \\ 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix},$$

em que, σ_a^2 variância genética aditiva direta, *A* numerador da matriz de parentesco, σ_e^2 variância residual e I respresenta a matriz de Identidade.

Para o modelo geral (M_2), a notação matricial utilizada na análise foi:

$$y = Xb + Z_1 a + Z_2 lc + e,$$

onde y = *vetor de observações*; *b* = vetor para efeito fixo; *a* = vetor efeito genético aditivo direto; *lc* = vetor para efeito de linhagem citoplasmática; *e* = vetor residual, e *X*, $Z_1 a$ e $Z_2 lc$ matrizes de incidência relativas aos efeitos fixo e aleatório. Assumindo que:

$$var\begin{bmatrix} a \\ lc \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & 0 & 0 \\ 0 & I\sigma_{lc}^2 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix},$$

em que, σ_a^2 variância genética aditiva direta, *A* numerador da matriz de parentesco, σ_{lc}^2 varância genética para o efeito de linhagem citoplasmática, σ_e^2 variância residual e I respresenta a matriz de Identidade.

5.3.4. Inferência Bayesiana

Os componentes de variância e coeficientes de herdabilidade foram estimados usando a distribuição marginal posterior em modelo unicaracterística usando Inferência Bayesiana. A implementação foi dada pelo programa *GIBBS2F90* (MISZTAL et al., 2002) do conjunto de softwares *BLUPF90*. Para cada um dos caracteres, um total de 1.000.000 de amostras foram gerados, assumindo *burn-in* de 100.000 e um intervalo de *thinning* de 100. A convergência das Cadeias de Markov de Monte Carlo foi verificada por meio do método Geweke (1992), bem como por

autocorrelação e *trace plots*, utilizando o pacote *CODA* (PLUMMER et al., 2015) do software R (R Development core Team, 2016).

De acordo com as regras do método Bayes, a densidade *a posteriori* do model é dada por $p(\theta|y) \propto p(y|\theta)p(\theta)$, em que $\theta_1 = \{\beta_0, \dots, \boldsymbol{a}, \sigma_a^2, \sigma_e^2\}$ é a coleção de parâmetros quando não incluiu o efeito de linhagem citoplasmática e $\theta_2 = \{\beta_0, \dots, \boldsymbol{a}, \boldsymbol{lc}, \sigma_a^2, \sigma_{lc}^2, \sigma_e^2\}$ os parâmetros utilizados no modelo com a inclusão do efeito de linhagem citoplasmatica, $p(\theta)$ é a distribuição a priori para θ, $p(y|\theta)$ distribuição condicional dos dados (função *likelihood*) e $p(\theta|y)$ distribuição a posteriori dos parâmetros. Dessa forma, a distribuição a priori no modelo foi definido como:

$$p(\theta) \propto p(\boldsymbol{a}|\sigma_a^2)\, p(\boldsymbol{lc}|\sigma_{lc}^2)\, p(\sigma_a^2)\, p(\sigma_{lc}^2)\, p(\sigma_e^2) N(\boldsymbol{a}|0, \boldsymbol{A}\sigma_a^2)\, N(\boldsymbol{lc}|0, \boldsymbol{I}\sigma_{lc}^2)$$
$$\chi^{-2}(\sigma_a^2|df_a, S_a)\chi^{-2}(\sigma_{lc}^2|df_{lc}, S_{lc})\chi^{-1}(\sigma_e^2|df_e, S_e)$$

5.3.5. Estimativa dos parâmetros genéticos

A distribuição *a posteriori* dos dados para estimar o coeficiente de herdabilidade (h^2) para os diferentes modelos utilizados foi realizada do seguinte modo:

$$h^{2}{}_{M1}^{(i)} = \frac{\sigma_a^{2\,(i)}}{\sigma_a^{2\,(i)} + \sigma_e^{2\,(i)}}$$

$$\mathrm{h}^{2}{}_{\mathrm{M2}}^{(\mathrm{i})} = \frac{\sigma_{\mathrm{a}}^{2\,(\mathrm{i})}}{\sigma_{\mathrm{a}}^{2\,(\mathrm{i})} + \sigma_{\mathrm{lc}}^{2\,(\mathrm{i})} + \sigma_{\mathrm{e}}^{2\,(\mathrm{i})}}$$

$$\mathrm{Lc}^{2(\mathrm{i})} = \frac{\sigma_{\mathrm{lc}}^{2\,(\mathrm{i})}}{\sigma_{\mathrm{a}}^{2\,(\mathrm{i})} + \sigma_{\mathrm{lc}}^{2\,(\mathrm{i})} + \sigma_{\mathrm{e}}^{2\,(\mathrm{i})}}$$

onde σ_a^2, σ_{lc}^2 e σ_e^2 são as variâncias estimadas para efeito aditivo direto, linhagem citoplasmática e residual, respectivamente, e *i* representa cada interação *MCMC* (depois do período burn-in e considerando o intervalo thinning).

5.3.6. Comparação dos modelos

Os modelos foram comparados por meio do *critério da informação de "Deviance" (DIC)*. DIC foi estimado como sendo exposto por Spiegelhalter et al. (2002):

$$\mathrm{DIC}=\overline{\mathrm{D}}(\theta)+\mathrm{p_D}= 2\overline{\mathrm{D}}(\theta)+ \mathrm{D}(\overline{\theta})$$

onde $\overline{D}(\theta) = E_{0|y}[D(\theta)]0$ é a expectativa posterior do desvio Bayesian e $D(\theta) = -2\log p(y|0)$ corresponde ao melhor ajuste do modelo. Assim, os valores mais baixos de DIC indicam melhor qualidade de ajuste dos dados no modelo.

5.4. Avaliação dos conflitos de seleção

A análise do conflito de seleção permite verificar divergências na categorização dos animais, ou seja, quando o animal é classificado de maneira diferente dependendo do critério abordado para seleção dos mesmos. Neste contexto, a análise é realizada entre os dois modelos utilizados. A incorporação do efeito de linhagem citoplasmático pode influenciar a avaliação genética, causando mudanças na classificação dos animais.

Os conflitos de seleção foram avaliados levando em conta diferentes cenários de análise:

	Cenário 1	**Cenário 2**	**Cenário 3**
Proporção de animais (%)	10	20	30

A proporção de animais refere-se aos animais que apresentam os maiores valores genéticos para as caracteristicas analisadas, considerando somente a última safra (2013) pela qual os animais já possuiam coleta de dados fenotípicos para todas as características avaliadas na desmama e sobreano, bem como, a seleção dos animais que, supostamente, receberiam o certificado especial de identificação e produção (CEIP), animais certificados com superioridade genética pelo Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), aumentando o valor dos animais para comercialização.

Além disso, análises quanto às alterações na classificação das fêmeas foram realizadas dentro de classes percentuais variando de 10 em 10%, denominadas decas ou decis. A classificação por esse método, permite a menor discriminação dos animais. Foram verificadas as frequências de mudança de posição dos animais entre as decas de um critério em relação ao outro. Também foi verificada a frequência de animais presentes entre os 10% melhores para uma característica, em relação a outra.

6. RESULTADOS

6.1. Crescimento, reprodução e escores visuais

Número de observações e estatística descritiva para todas as características de crescimento, reprodução e escores visuais (conformação, precocidade e musculosidade) são apresentadas na tabela 5. As médias obtidas para essas características foram semelhantes as descritas anteriormente para bovinos da raça Nelore (BOLIGON et al., 2008, 2013; PEDROSA et al., 2014).

Tabela 5 – Número de observações (N), média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e coeficientes de variação (CV%) das características avaliadas para o estudo dos efeitos de linhagem citoplasmática do rebanho da Agropecuária CFM.

Características	N[1]	Média	DP	Mínimo	Máximo	CV(%)
PN (kg)	243.391	31,5	3,6	20,0	40,0	11,4
PD (kg)	431.681	175,6	27,3	90,0	249,0	15,5
GPSOB (kg)	172.131	112,2	30,9	50,0	200,0	27,5
PE (cm)	71.078	27,3	3,2	20,0	40,0	11,8
CONF (escore)	142.290	3,4	1,0	1,0	6,0	29,9
PREC (escore)	144.399	3,4	1,0	1,0	6,0	29,7
MUSC (escore)	166.522	3,3	1,0	1,0	6,0	31,6

[1] Considerou-se apenas os dados válidos para estimação dos valores genéticos.

Um total de 11.333, 28.043, 9.267, 6.690 linhagens citoplasmáticas foram utilizadas nas análises para PN, PD, GPSOB e PE, e para os escores visuais CONF, PREC e MUSC, 7.477, 11.337 e 8.800 linhagens, respectivamente. Na Tabela 6, encontram-se as estimativas de (co)variância obtidas pela análise genética através do modelo completo (M_1), com o componente de linhagem citoplasmática (L_c).

Tabela 6 – Estimativas dos componentes de (co)variância para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo completo (M_1).

	Componentes							
Características	σ^2_a	σ^2_m	σ_{am}	σ^2_{pe}	σ^2_{lc}	σ^2_g	σ^2_e	σ^2_t
PN (kg)	2,04	0,38	-0,05	0,29	0,007	-	6,38	9,05
PD (kg)	58,45	21,57	4,97	49,53	0,59	-	188,00	323,11
GPSOB (kg)	60,97	8,46	-10,70	8,95	0,37	77,00	254,20	399,25
PE (cm)	2,65	-	-	-	0,09	0,44	3,78	6,96
CONF (escore)	0,12	-	-	-	0,001	0,03	0,55	0,70
PREC (escore)	0,14	-	-	-	0,0008	0,026	0,56	0,73
MUSC (escore)	0,14	-	-	-	0,0013	0,03	0,58	0,75

σ^2_a [illegible] σ^2_m [illegible] σ_{am}= covariância a[illegible] σ^2_{pe} = [illegible] σ^2_{lc} [illegible] σ^2_{gm} [illegible] σ^2_t= [illegible] σ^2_e = variância residual.

Na tabela 7, são reportados os valores referentes as estimativas dos parâmetros genéticos. O componente L_c é apresentado como porção da variância fenotípica total. Como foma de complementar os resultados, foi calculado a herdabilidade total (h^2_t), que leva em conta os componentes do efeito materno e covariância entre efeito aditivo direto e materno em seu cálculo e é importante determinante da resposta à seleção para características sujeitas à influência materna como PN, PD e GPSOB. Como pode ser observado, houve um aumento no coeficiente da herdabilidade total (h^2_t) quando comparada a herdabilidade direta (h^2_a) para PN e PD, e um valor menor para GPSOB.

Destaca-se que o componente L_c representa 1,3% da porção da variância fenotípica total para PE, considerando o maior efeito, enquanto que, para PN, PD, GPSOB, CONF, PREC e MUSC variaram entre 0,08 a 0,18%.

Tabela 7 – Estimativas de parâmetros genéticos para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo completo (M_1).

Características	**Parâmetros Genéticos**						
	h^2_a	**h^2_m**	**r_{am}**	**h^2_t**	**L_c^2**	**c^2**	**e^2**
PN	0,23	0,04	-0,06	0,24	0,0008	0,03	0,70
PD	0,18	0,07	0,14	0,24	0,0018	0,15	0,58
GPSOB	0,15	0,02	-0,41	0,12	0,0009	0,02	0,64
PE	0,38	-	-	-	0,013	-	0,54
CONF	0,17	-	-	-	0,0014	-	0,79
PREC	0,19	-	-	-	0,0011	-	0,77
MUSC	0,19	-	-	-	0,0017	-	0,77

h^2_a = herdabilidade direta; h^2_m = herdabilidade materna; h^2_t = herdabilidade total; c^2 = fração de meio permanente; lc^2 = fração da linhagem citoplasmática; e^2 = fração do resíduo.

Em sequência, as tabelas 8 e 9, apresentam as estimativas de (co)variância e parâmetros genéticos, respectivamente, sob o modelo sem o efeito L_c (M_2). E, portanto, este modelo é semelhante aos utilizados, atualmente, pelos programas de melhoramento genético para bovinos de corte para avaliação genética tradicional. Dessa forma, é possível observar que a diferença entre as estimativas dos modelos utilizados é mínima e em alguns componentes genéticos e não genéticos das características não houve diferença, portanto, a incorporação do efeito de linhagem citoplasmática no M_1, não exerceu influência na estimativa dos outros componentes.

Tabela 8 – Estimativas dos componentes de (co)variância para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo reduzido (M_2).

	Componentes						
Características	σ^2_a	σ^2_m	σ_{am}	σ^2_{pe}	σ^2_g	σ^2_e	σ^2_t
PN (kg)	2,04	0,39	-0,048	0,28	-	6,37	9,03
PD (kg)	58,33	22,33	5,26	49,12	-	188,1	323,14
GPSOB (kg)	61,54	8,52	-9,16	8,84	76,59	256,0	402,33
PE (cm)	2,90	-	-	-	0,44	3,66	7,00
CONF (escore)	0,12	-	-	-	0,032	0,55	0,70
PREC (escore)	0,15	-	-	-	0,026	0,56	0,74
MUSC (escore)	0,15	-	-	-	0,030	0,57	0,75

Ø $_a$ [redacted] $_m$= variância [redacted] $_{am}$= covariância a[redacted] $_{pe}$ = [redacted] $_{lc}$ [redacted] $_{gm}$[redacted] $_t$= [redacted] $_e$ = variância residual.

Os coeficientes de h^2_a variaram entre 0,15 (GPSOB) a 0,38 (PE) estimado pelo modelo completo, bem próximos aos valores obtidos no modelo reduzido variando de 0,15 (GPSOB) a 0,41 (PE). A herdabilidade materna obtida no presente estudo para PN e PD foram similares aos coeficientes reportados por Boligon et al. (2012) e para GPSOB o coeficiente foi próximo ao reportado por Santana et al. (2012) para o mesmo rebanho, porém com número menor de animais no banco de dados. Correlação negativa e de alta magnitude (-0,41) foi estimada para GPSOB em ambos modelos, indicando a associação negativa entre os efeitos direto e materno.

Tabela 9 – Estimativas de parâmetros genéticos para peso ao nascer (PN), peso ao desmame (PD), ganho de peso aos 345 dias (GPSOB), perímetro escrotal (PE), conformação (CONF), precocidade (PREC) e musculosidade (MUSC) da raça Nelore, obtidas através do modelo reduzido (M_2).

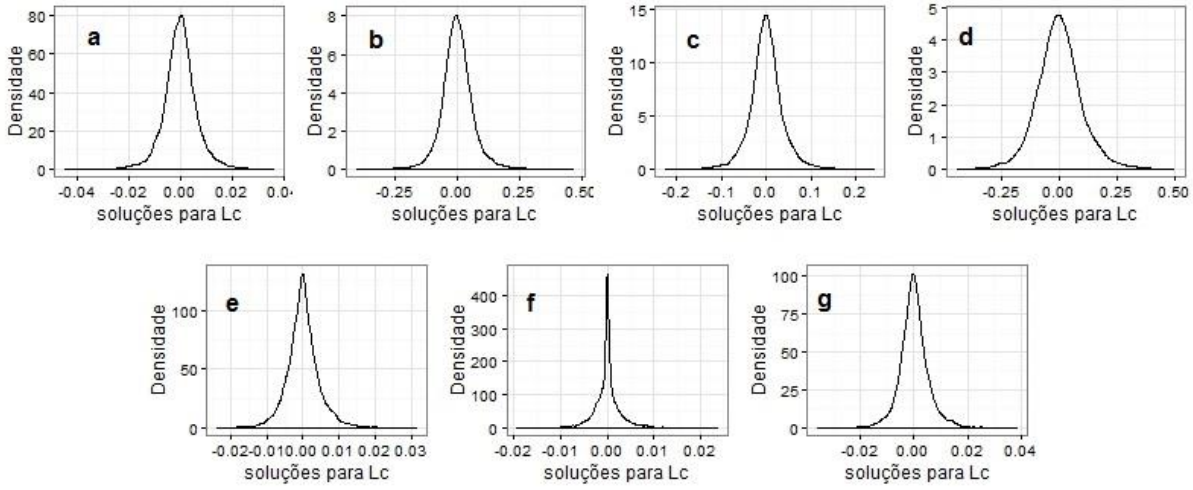
Características	Parâmetros Genéticos					
	h^2_a	h^2_m	r_{am}	h^2_t	c^2	e^2
PN	0,23	0,04	-0,05	0,24	0,03	0,71
PD	0,18	0,07	0,14	0,24	0,15	0,58
GPSOB	0,15	0,02	-0,40	0,13	0,02	0,64
PE	0,41	-	-	-	-	0,52
CONF	0,17	-	-	-	-	0,79
PREC	0,20	-	-	-	-	0,76
MUSC	0,20	-	-	-	-	0,76

h^2_a = herdabilidade direta; h^2_m = herdabilidade materna; h^2_t = herdabilidade total; c^2 = fração de ambiente materno permanente; lc^2 = fração da linhagem citoplasmática; e^2 = fração do resíduo.

A fração do ambiente materno permanente (c^2) apresentou-se similar em ambas as análises para as características em que foi considerada. Em adição, os valores obtidos para herdabilidade total (h^2_t) foram maiores em relação aos coeficientes h^2_a, com diferença de 0,02 para PN e 0,06 para PD em ambos modelos utilizados. Enquanto que, para GPSOB o valor de h^2_t foi menor a h^2_a, variando de 0,13 e 0,12 em M_1 e M_2, respectivamente.

No gráfico 2 são apresentadas as distribuições das soluções genéticas do efeito de linhagem citoplasmpatica para todas as características analisadas. Observou-se para todas as características as amplitudes de ditribuições similares, exceto para precocidade (f), comportando-se muito próxima a zero, com pequena densidade.

Gráfico 2 – Distribuição das densidades referente as soluções genéticas do efeito da linhagem citoplasmática (L_c) para todas as características.



a = PN; b=PD; c=GPSOB; d=PE; e=CONF; f=PREC; g=MUSC.

Uma importante estratégia para seleção dos animais geneticamente superiores, bem como, para evidenciar a existência de divergências na classificação (ranking) dos animais entre os modelos utilizados na avaliação genética é o cálculo da correlação de postos de Spearman (ρ), sendo que para os valores genéticos obtidos no presente estudo, os coeficientes apresentaram-se próximos a unidade (0.99) para todas as características analisadas, indicando forte correlação entre os valores genéticos estimados em ambos os modelos, ou seja, a inclusão de L_c, em suma, não provocou alteração na classificação dos animais, ou seja, não ocorreu impacto na avaliação genética para proceder a seleção.

Outra ferramenta utilizada para analisar e auxiliar a seleção dos animais com superioridade genética e possível divergência na seleção dos mesmos, foi o cálculo da porcentagem de divergência na seleção dos animais (Tabela 10), ou seja, animais selecionados somente pelo M_1, somente por M_2 ou por ambos.

Tabela 10 – Porcentagem de conflitos de seleção para os produtos (machos e fêmeas) da safra 2013 nas sete características e considerando três diferentes pontos de corte de seleção (10, 20 e 30%).

	Características						
	PN	**PD**	**GPSOB**	**PE**	**CONF**	**PREC**	**MUSC**
Machos							
Seleção TOP 10%	0,80%	1,23%	0,00%	0,00%	0,23%	1,38%	3,70%
Seleção TOP 20%	0,85%	1,42%	0,50%	0,00%	3,00%	2,32%	4,16%
Seleção TOP 30%	0,42%	0,82%	0,66%	0,00%	4,00%	2,46%	5,08%
Fêmeas							
Seleção TOP 10%	0,20%	0,00%	1,07%		0,47%	1,41%	1,42%
Seleção TOP 20%	0,60%	0,60%	0,00%		2,25%	1,18%	2,36%
Seleção TOP 30%	0,13%	0,40%	0,34%		2,68%	2,04%	2,84%

Maiores porcentagens de alteração na classificação dos animais foram obtidas nos escores visuais. MUSC apresentou maiores níveis de conflito de seleção, destacando-se o cenário de seleção para os top 30%, em que as porcentagens foram 5,08% para machos e 2,84% para fêmeas. Para PE, não houve conflito de seleção em nenhum dos cenários avaliados.

Nas avaliações quanto à classificação dos animais por DECA, o mesmo padrão de maiores porcentagens de alteração na classificação foi observado para os escores visuais. CONF apresentou nível de 20,59%, PREC de 16,16% e MUSC de 25,18%, o maior nível entre as características analisadas. Ou seja, para essas características de desempenho ponderal e composição corporal, ocorreram maiores taxas de troca de deca, deslocaram para uma deca inferior, quanto a seleção dos animais entre os

modelos avaliados. Para PN, PD e GPSOB as porcentagem foram de 6,21%; 7,15% e 4,73%, respectivamente. As análises foram realizadas apenas para as fêmeas, diante do padrão de herança dos componentes citoplasmáticos avaliados no presente trabalho.

Dos 10% melhores animais (DECA 1) selecionados para CONF, PREC e MUSC, 88% das fêmeas permaneceram na mesma deca e classificação similar dentre os escores visuais.

A fim de selecionar qual modelo se adequa melhor ao conjunto de dados das características utilizou-se o teste da razão de verossimilhança (TRV) apresentada na tabela 11, através da diferença entre os valores obtidos nas análises unicaracterísticas pelos modelos completo e reduzido. Considerou-se a distribuição de chi-quadrado, em que, devido ao alto número de animais nas avaliações, a densidade dos valores se aproximam desta distribuição (RAO, 1973; MOOD et al., 1973).

Tabela 11 – Teste de razão de máxima verossimilhança (*-2Log*) para comparação dos modelos completo (M_1) e reduzido (M_2).

Características	**Modelos**		**Diferença**
	M_1	**M_2**	**M_1-M_2**
PN	686612,8**	686482,1	130,7
PD	2748081,2	2748087,3**	-6,1
GPSOB	1051340,9	1051350,4**	-9,5
PE	330224,1	330431,2**	-207,1
CONF	345378,8**	345355,9	22,9
PREC	357836,8**	357808,6	28,2
MUSC	416387,1**	416360,4	26,7

**$\chi^2_{(0.05;1)} = 3.84$

O efeito de linhagem citoplasmática foi significativo (P>0,05), e portanto, mais adequado para máxima utilização dos dados para PN, CONF, PREC e MUSC.

6.2. Eficiência Alimentar

Descrição da população referente a cada indicador de eficiência alimentar está apresentada na tabela 12, bem como, a estatística descritiva representada pela média e desvio padrão. Devido a estrutura do arquivo de pedigree, foram obtidas boas quantidade de linhagens citoplasmáticas e número de gerações (entre 1 e 4) para análise genética, importante para assegurar estimativas confiáveis.

As médias fenotípicas para IMS, GMD, CA e CAR, são similiares as reportadas por Oliveira et al. (2014) e Bonilha et al. (2015) considerando animais da raça Nelore. Para CAR a variação fenotípica foi confirmada pela variação entre os valores mínimo e máximo de -1,97 (animais mais eficientes) e 1,91 (animais menos eficientes).

Tabela 12 – Número de animais (N), Médias e desvio padrão (DP), Número de touros (N_T), Número de matrizes (N_V) e Número de linhagem citoplasmática (N_{lc}) para cada característica analisada.

	N	**Min.**	**Máx.**	**Média**	**DP**	**N_T**	**N_V**	**N_{Lc}**
IMS	1.501	5,11	12,00	8,47	1,54	195	917	462
GMD	1.484	0,47	2,02	1,21	0,32	192	901	458
CA	1.517	3,40	11,49	7,05	1,46	192	928	457
CAR	1.497	-1,97	1,91	0,00	0,86	190	918	464

IMS = Ingestão de matéria seca; GMD = Ganho médio diário; CA = Taxa de conversão alimentar; CAR = Consumo Alimentar Residual.

Nas tabelas 13 e 14, estão apresentadas as estimativas *a posteriori* dos coeficientes de herdabilidade direta (h^2) e componentes de variância obtidos na análise univariada das características relacionadas a eficiência alimentar, de acordo com os resultados obtidos pelos modelos M_1 e M_2, respectivamente. A variância

genética para IMS obtida pelo modelo 1 apresentou-se maior, enquanto que menor para CAR , em relação a obtidas por Santana et al. (2014) para a mesma raça e rebanho, porém com número menor de animais. Em geral, as variâncias obtidas estão de acordo com a maioria dos estudos para essas características. (ARTHUR; HERD, 2008; GRION et al., 2014).

Tabela 13 – Média, Desvio padrão (DP), Mediana e região de credibilidade (RC) para as estimativas de variância genética aditiva (σ^2_a), variância residual (σ^2_e) e coeficiente de herdabilidade direta (h^2) usando o modelo geral (M_1).

Características	Parâmetros	Média (DP)	Mediana	RC[1] (95%)	
				Menor[a]	Maior[b]
IMS	h^2	**0,43** (0,09)	0,42	0,24	0,61
	σ^2_a	0,36 (0,09)	0,35	0,18	0,53
	σ^2_e	0,48 (0,07)	0,48	0,35	0,61
GMD	h^2	**0,37** (0,09)	0,36	0,19	0,55
	σ^2_a	0,02 (0,00)	0,02	0,008	0,028
	σ^2_e	0,03 (0,00)	0,03	0,02	0,04
CA	h^2	**0,17** (0,06)	0,16	0,04	0,30
	σ^2_a	0,22 (0,09)	0,21	0,06	0,42
	σ^2_e	1,10 (0,08)	1,11	0,95	1,27
CAR	h^2	**0,30** (0,10)	0,29	0,12	0,50
	σ^2_a	0,13 (0,05)	0,13	0,05	0,22
	σ^2_e	0,30 (0,04)	0,31	0,23	0,38

IMS = Ingestão de matéria seca; GMD = Ganho médio diário; CA = Taxa de conversão alimentar; CAR = Consumo Alimentar Residual.
[1] Região de Credibilidade (*High Posterior Density Interval*)
[a] Limite menor a 95%
[b] Limite maior a 95%

As médias e medianas obtidas *a posteriori* de todos os parâmetros apresentam-se próximas (similares), delineando distribuições marginais simétricas. Desse modo, pode-se ulilizar a média como critério para representar a medida de tendência central da distribuição.

Tabela 14 – Média, Desvio padrão (DP), Mediana e região de credibilidade (RC) para as estimativas de variância genética aditiva (σ^2_a), variância genética do efeito de linhagem citoplasmática (σ^2_{lc}), variância residual (σ^2_e), coeficiente de herdabilidade direta (h^2) e fração da linhagem citoplasmática (L_c^2) usando o modelo linhagem citoplasmática (M_2).

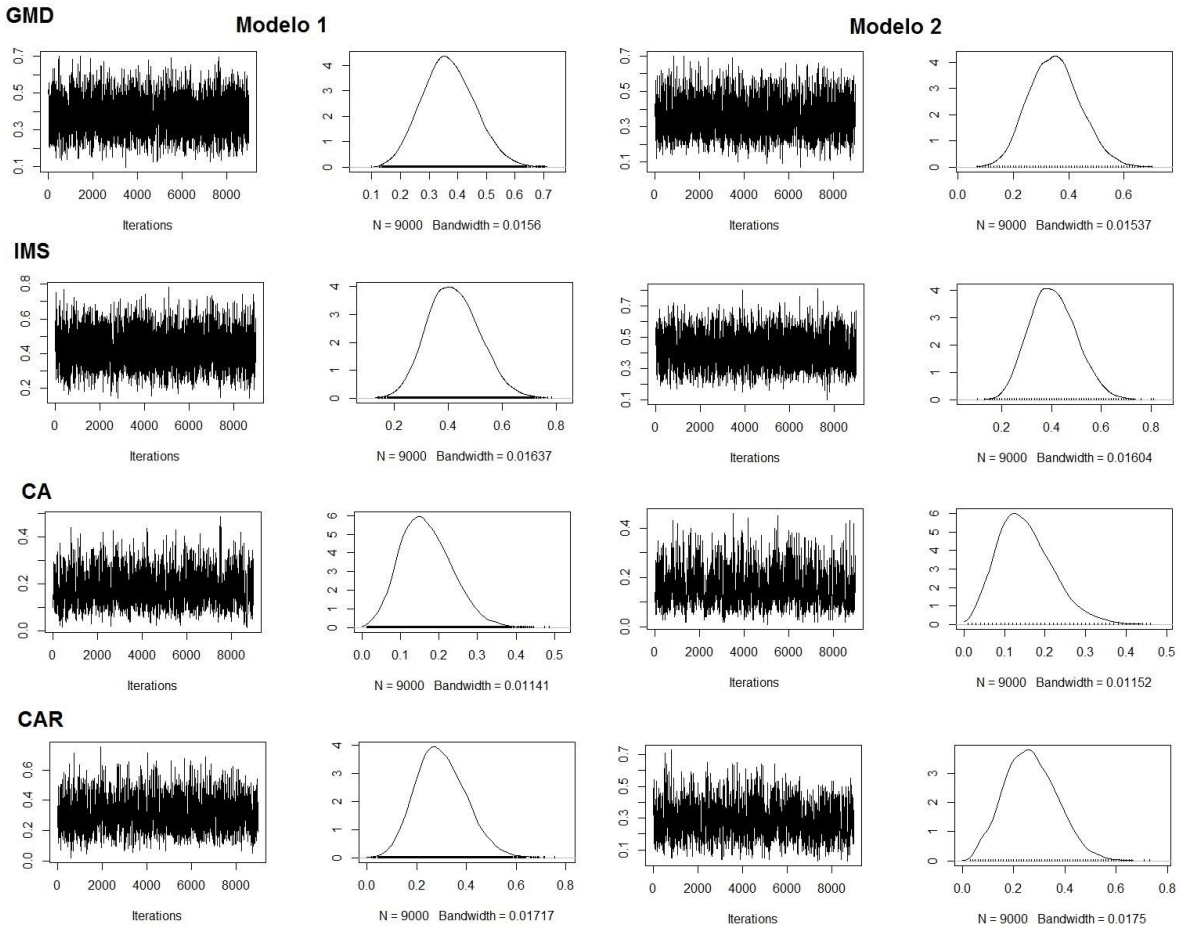
Características	Parâmetros	Média (DP)	Mediana	RC[1] (95%)	
				Menor [a]	Maior[b]
IMS	h^2	**0,41** (0,09)	0,40	0,23	0,58
	Lc^2	**0,014** (0,01)	0,010	$1,73 \times 10^{-5}$	0,038
	σ^2_a	0,35 (0,08)	0,34	0,18	0,52
	σ^2_{lc}	0,011 (0,01)	0,008	$0,18 \times 10^{-4}$	0,038
	σ^2_e	0,48 (0,067)	0,49	0,35	0,61
GMD	h^2	**0,35** (0,09)	0,35	0,17	0,52
	Lc^2	**0,016** (0,01)	0,012	$2,06 \times 10^{-5}$	0,04
	σ^2_a	0,02 (0,09)	0,017	0,008	0,028
	σ^2_{lc}	0,001 (0,09)	0,0006	$0,14 \times 10^{-6}$	0,002
	σ^2_e	0,03 (0,09)	0,031	0,023	0,038
CA	h^2	**0,15** (0,06)	0,12	0,04	0,29
	Lc^2	**0,011** (0,01)	0,009	$0,9 \times 10^{-5}$	0,031
	σ^2_a	0,20 (0,09)	0,19	0,03	0,38
	σ^2_{lc}	0,015 (0,09)	0,012	$0,35 \times 10^{-4}$	0,040
	σ^2_e	1,11 (0,09)	1,11	0,94	1,26
CAR	h^2	**0,27** (0,10)	0,26	0,08	0,46
	Lc^2	**0,021** (0,02)	0,016	$1,1 \times 10^{-5}$	0,056
	σ^2_a	0,11 (0,04)	0,11	0,03	0,20
	σ^2_{lc}	0,016 (0,01)	0,008	$0,21 \times 10^{-5}$	0,026
	σ^2_e	0,31 (0,03)	0,31	0,24	0,38

IMS = Ingestão de matéria seca; GMD = Ganho médio diário; CA = Taxa de conversão alimentar; CAR = Consumo Alimentar Residual.
[1] Região de Credibilidade (*High Posterior Density Interval*)
[a] Limite menor a 95%
[b] Limite maior a 95%

O componente do efeito de linhagem citoplasmática (L_c^2) é apresentado como fração da porção da variância fenotípica total. A convergência para todas as

estimativas dos parâmetros foi confirmada por trace-plots (Apêndice A), através de Geweke (1992). A figura 5 apresenta os trace-plots da distribuição das amostras para os coeficientes de herdabilidade, obtidos pelo M_1 e M_2, respectivamente.

Figura 5 – Trace-plots e densidade das estimativas *a posteriori* para herdabilidade para os indicadores de eficiência alimentar em animais da raça Nelore por M_1 e M_2, respectivamente.



A tabela 15 mostra as análises de correlação de Spearman e percentual de seleção. A correlação de postos (ρ) revela a medida estatística da força de uma relação entre pares de dados e o percentual calculado indica a associação entre as características e a linhagem citoplasmática, dentre as trinta melhores linhagens com maior efeito genético para as características analisadas, magnitudes baixas foram

encontradas, atribuindo assim que poucas linhagens permaneciam na mesma posição de classificação.

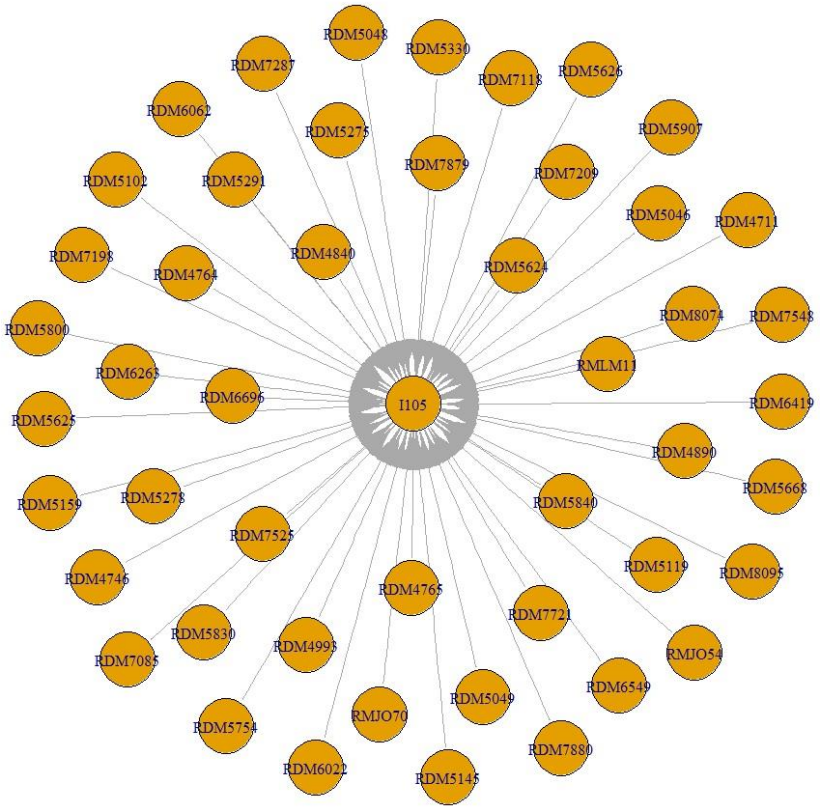
Entretando, observou-se que considerável porcentagem de animais possuem a mesma linhagem com maior efeito genético entre IMS-GMD (78%), CAR-CA (41%), CA-IMS (36%), CA-GMD (35%) e CAR-GMD (32%), consequentemente selecionar animais de mesma base genética produzirá resposta favorável para os indicadores de eficiência alimentar.

Tabela 15 – Acima da diagonal a correlação de Spearman (ρ) para as 30 linhagens citoplasmáticas com maior efeito e abaixo da diagonal o percentual de seleção dos 10 animais com maior valor genético dentro da mesma linhagem citoplasmática para eficiência alimentar usando o modelo linhagem citoplasmática (M_2).

	GMD	IMS	CA	CAR
GMD	1	**0,24**	**0,14**	**-0,06**
IMS	78%	1	**0,20**	**0,20**
CA	35%	36%	1	**0,20**
CAR	32%	19%	41%	1

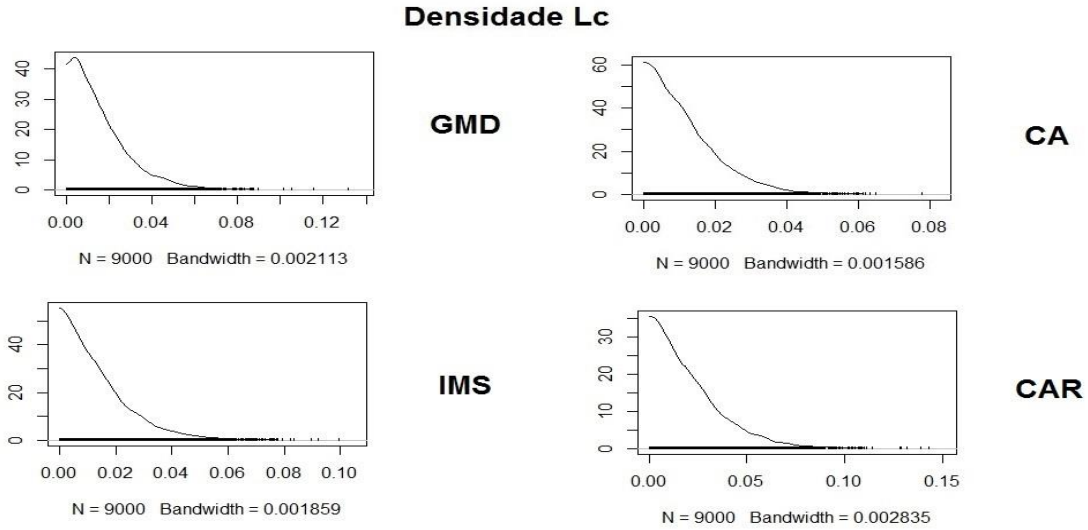
Na figura 6, destaca-se a linhagem citoplasmática que apresentou maior efeito genético para CAR e os descendentes da mesma, de acordo com seus valores genéticos, em que, os animais mais afastados do centro possuem menor valor genético e os próximos maiores valores para CAR. Dentre as estimativas referente às soluções genéticas para L_c, a densidade de distribuição é apresentada no gráfico 3. Devido à baixa variância apresentada pelo componente, a maior amplitude se encontra próxima a zero, com poucos valores maiores, facilitando assim a seleção das linhagens com maior efeito.

Figura 6 – Linhagem com maior efeito genético e os descendentes (machos e fêmeas) de acordo com maior valor genético para CAR.



Fonte: Própria Autoria

Gráfico 3 – Densidade da variância do efeito de linhagem citoplasmática (L_c).



Fonte: Própria Autoria

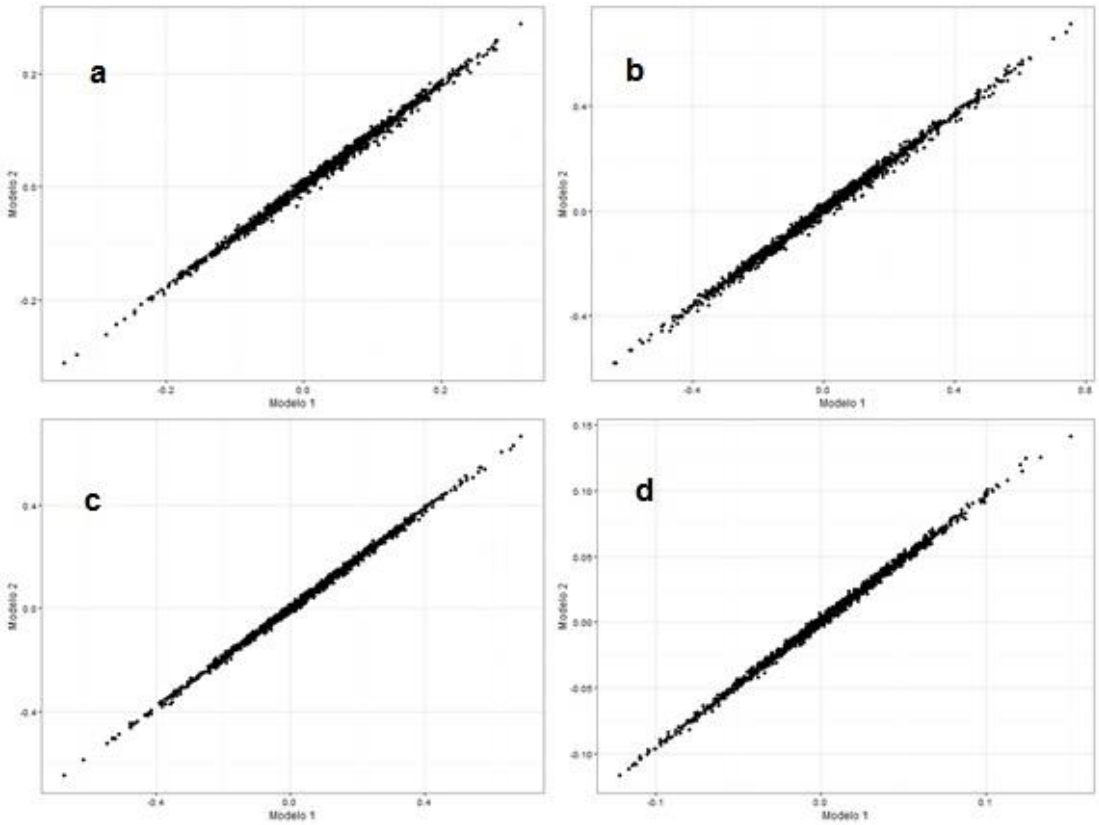
Comparando os valores de correlação de postos de Spearman (ρ), valores próximos a unidade foram obtidos para diferentes proporções de animais selecionados, dentro de cada característica (Tabela 16). Observou-se que nos três cenários a variação dos coeficientes de correlação seguiram um padrão para CAR, CA e IMS, levando a uma maior semelhança entre o *ranking* dos animais em ambos os modelos analisados.

Tabela 16 – Correlação de Spearman (ρ) para os diferentes cenários de seleção.

	Cenário 1	**Cenário 2**	**Cenário 3**
Proporção de animais (%)	10	20	30
CAR	0,98	0,98	0,98
CA	0,97	0,97	0,97
IMS	0,98	0,98	0,98
GMD	0,97	0,96	0,98

O menor valor de coeficiente de correlação foi obtido em GMD para o cenário 2 (0,96), mesmo que ainda próxima a unidade, é possivel observar que ocorreu divergência na classificação dos animais. No gráfico 4, é possível verificar a similaridade entre os valores genéticos obtidos nos modelos com e sem L_c.

Gráfico 4 – Dispersão dos valores genéticos obtidos nos modelos estatísticos utilizados para CAR (a), CA (b), GMD (c) e IMS (d) de todos os animais avaliados na análise.



Na tabela 17 são apresentados os valores do critério da informação de “deviance” (DIC) obtidos sob análises dos modelos utilizados. Este critério é utilizado para comparação, facilitando a escolha do modelo estatísticos e dos componentes fixos e aleatórios incluídos nos mesmos, procedendo com a melhor utilização dos dados para obtenção das predições de forma mais acurada (SPIEGELHALTER et al., 2002; LINDE, 2005). Este tipo de análise é conduzida para, primeiro avaliar a performance do modelo, e segundo para comparar os modelos de acordo com os diferentes efeitos incorporados.

Tabela 17 – Critério de seleção e comparação entre os modelos geral (M_1) e linhagem citoplasmática (M_2) usando o critério de informação de “deviance” (DIC)[1].

	IMS	GMD	CA	CAR
M_1	**3667,23**	**-502,93**	**4668,89**	**2850,89**
M_2	3677,83	-498,11	4672,60	2860,48

[1]Menor valor de DIC é utilizado para escolher o modelo mais adequado.

Considera-se comparar primeiramente o modelo com menor número de efeitos, neste caso, o modelo denominado geral (M_1), com o modelo completo (M_2), verificando diferenças nas estimativas. O DIC penaliza os modelos quanto à sua complexidade. Dessa forma, o M_1 foi o mais adequado para os dados e todas as características analisadas. É possível observar que os valores de DIC para GMD e CA possuem pequena diferença com valores entre 3 e 7. De acordo com Spiegelhalter et al. (2002), essa pequena diferença pode ser atribuída ao erro de Monte Carlo, porém este erro é razoavelmente difícil de ser avaliado (ZHU; CARLIN, 2000)

7. DISCUSSÃO

7.1. Crescimento, reprodução e escores visuais

As características de crescimento, reprodução, conformação, precocidade e musculosidade, são as mais utilizadas como critérios de seleção nos programas de melhoramento genético para bovinos de corte, inclusive peso ao desmame, ganho de peso pós desmama, musculosidade e perímetro escrotal fazem parte do índice de seleção da Agropecuária CFM Ltda., líder na venda de reprodutores da raça Nelore no Brasil, à qual pertencem os dados utilizados neste estudo. Conforme ressaltado recentemente por Ristov et al. (2016), os estudos envolvendo componentes citoplasmáticos (efeito do mitogenoma) são pouco investigados. Desse modo, objetivou-se com este trabalho, a partir da identificação das linhagens ancestrais, identificar o impacto e influência na expressão das características quantitativas, seleção de matrizes e produtos com maior valor genético e possível incorporação de seleção baseada em linhagem citoplasmática. Para isso, foram analisados dados de algumas características de importância econômica e com pedigree estruturado para identificar corretamente os animais ancestrais.

Primeiramente, foi realizada a análise utilizando os dois modelos estatísticos escolhidos, com ou sem incorporação do componente de linhagem citoplasmática. Para ambos os modelos, os efeitos maternos foram divididos em seus componentes: ambiental, genético e citoplasmático. Para PN, PD e GPSOB houve um ligeiro aumento na variância genética aditiva materna. Em comparação com os resultados, a proporção de variância genética aditiva direta em relação à variação fenotípica apresentou diferença de 4% em PE e 1% em PREC, para as outras características analisadas não foram observadas diferenças para este efeito. Em geral, o componente

de variação das estimativas fenotípicas mostraram valores similares, ao relatado por Bueno et al. (2012) para raça Nelore em modelo com linhagem citoplasmática. Para PN, os resultados obtidos para o coeficiente de herdabilidade direta (h^2_a), foram semelhantes nos modelos (Tabelas 7 e 8). Resultados similares foram apresentados por Santana et al. (2012) e Regatieri et al. (2012). Assim, a utilização dos modelos de linhagem citoplasmática, provavelmente, não interfere na estimativa de parâmetros genéticos. A correlação negativa entre o efeito genético direto-materno para PN e GPSOB, indica que os efeitos da variação e influência materna diferem em direção e magnitude, de modo que o potencial para a expressão desta característica depende, em maior medida do valor genético aditivo de cada indivíduo. Alguns autores, implicam a correlação negativa à estrutura dos dados, principalmente para PN (ROBINSON, 1996; ELER et al., 2000).

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade materna para PN foram menores do que os resultados apresentados pelo Eler et al. (2000) e Araújo et al. (2014) de 0,07 e 0,11. Enquanto isso, o valor obtido em PD foi relatado na literatura, entre 0,04 e 0,11 por Boligon et al. (2012). Segundo Boettcher et al. (1996), Dodenhoff et al. (1998) e Diop et al. (1999) não considerar o efeito citoplasmático para características de crescimento e desenvolvimento podem resultar em estimativas viesadas dos parâmetros genéticos e componentes de (co)variância. Ao contrário do reportado por Dodenhoff et al. (1998), não houve aumento da estimativa do coeficiente de herdabilidade materna quando o componente L_c foi incorporado ao modelo de análise.

Como observado em M_1 e M_2, a estimativa da correlação genética entre efeito direto e materno para PD foi positiva (0,14), embora oposto ao obtido por Quintino et al. (2009) de -0,59. Isto é importante, uma vez que aumentou significativamente a h^2_t

estimada que explica 24% da variância total (Tabela 7 e 9), confirmando que PD mostra o potencial de capacidade de influência dos efeitos maternos a progênie. Para as características pós desmama (PE, CONF, PREC e MUSC) não foram considerados os componentes materno e efeito de ambiente materno permanente, e portanto, não há estimativa dos parâmetros genéticos para os mesmos. É esperado que os efeitos maternos sejam menores nesta fase de crescimento, já que os produtos não dependem das matrizes para seu desenvolvimento.

Considerando a pequena magnitude do efeito de linhagem citoplasmática para as características analisadas, sua contribuição ainda é importante devido à matriz bovina transmitir para sua progênie metade de seu valor genético aditivo e todo o seu efeito genético citoplasmático, contribuindo assim, mais do que o reprodutor para o fenótipo de seus produtos. Também é importante observar em nossos resultados, a variabilidade genética obtida no efeito genético entre as linhagens citoplasmáticas (Gráfico 2). Todas as características analisadas apresentaram soluções com maior grandeza quanto aos efeitos de ambiente permanente da vaca e grupo de manejo para expressão das mesmas, sendo assim, sobre as características de crescimento e desenvolvimento de bovinos da raça Nelore, deve-se atentar principalmente, a seleção de matrizes com melhor habilidade materna e formação dos grupos de manejo, aqueles em que os animais ficaram até a mensuração da característica. Resultados semelhantes foram relatados por Ventura et al. (2007), Quintino et al. (2009) e Bueno et al. (2012) em bovinos da raça Nelore.

Com relação à possível seleção através das linhagens citoplasmáticas (mtDNA), Bazin et al. (2006) indicaram que a fixação de repetição da taxa de mutação é vantajosa e poderia explicar o padrão homogêneo da diversidade do mtDNA através das linhas (homoplasmia), significando a possibilidade de seleção positiva para os

animais (BIRKY et al 2001; MISHRA; CHAN, 2014; STEWART; LARSSON, 2014). Além disso, devido a associação entre genes mitocondriais e nucleares nas atividades ligadas a respiração celular e produção de energia para o desempenho metabólico (BLIER et al., 2001), consequentemente, a expressão de uma gama de características dependentes destas funções, qualquer seleção do genótipo mito-nuclear poderia plausivelmente resultar na co-evolução do genoma mitocondrial (DOWLING et al., 2008).

Para todas as características, os coeficientes de correlação de Spearman para valores genéticos aditivos direto preditos foram perto da unidade, a partir de 0,99 (tabela não apresentada) entre M_1 e M_2. Indicando o alto percentual de animais dentro da mesma classificação. Estes resultados estão de acordo com resultados relatados por Gutiérrez et al. (2007) e Boligon et al. (2012). Adicionalmente, as análises de conflito de seleção demonstram que podem ocorrer divergências na classificação dos animais, principalmente quanto às características de escore visual, intimamente com as funções mitocondriais. Portanto, a seleção pelas linhagens citoplasmáticas pode ser positiva e a necessidade de estudos futuros sobre o polimorfismo do mtDNA, importante.

Os resultados obtidos neste estudo confirmam que o efeito citoplasmático pode ser considerado para PN, CONF, PREC e MUSC. Assim, outro foco importante para estudos futuros é o uso do genoma mitocondrial, que pode contribuir para uma compreensão mais profunda sobre a herança citoplasmática de características complexas.

7.2. Eficiência Alimentar

A principal razão para incorporação do efeito de linhagem citoplasmática nos modelos estatísticos para eficiência alimentar, além de ser uma característica importante para produção animal, está diretamente ligada com as funções mitocondriais (HERD; ARTHUR, 2009; FONSECA et al., 2015; DAVIS et al., 2016). Sendo assim, como primeiro passo para o estudo completo da relação genética e biológica entre eficiência alimentar e funções mitocondriais, foram analisados: o padrão de herança citoplasmática e o seu impacto na avaliação genética, discutidos a seguir.

Primeiramente, as variâncias genética aditiva direta (σ^2_a) e residual (σ^2_e) não indicam estimativas viesadas pela presença do efeito de linhagem citoplasmática (L_c) no modelo M_2 (Tabela 14). As estimativas da variância genética aditiva foram consistentes as obtidas por Crowley et al. (2010) para CAR. Do mesmo modo, valores semelhantes de σ^2_a foram obtidos por Santana et al. (2014) em GMD e CA em bovinos da raça Nelore. Uma pequena diferença nas estimativas dos coeficientes de herdabilidade direta (h^2) foi observada quando o efeito L_c foi incluído no modelo para IMS, GMD e CA. Em CAR as estimativas de herdabilidade direta em M_2 foram menores do que a estimativas em M_1 (Tabela 13). No entanto, estes resultados não comprometem a magnitude dos coeficientes de herdabilidade que ainda continuam moderados para IMS, GMD e CAR e baixo para CA, de acordo com Grion et al. (2014). Somente o efeito citoplasmático foi incorporado nas análises, devido a um possível confundimento na estimação de todos os componentes e parâmetros, principalmente quando são incluídos efeitos materno e ambiente permanente nos modelos. Além de tratar-se de características mensuradas entre a desmama e sobreano em regime de

confinamento, período no qual os animais não permanecem com as matrizes, ou seja, não desfrutam dos efeitos maternos.

Estes resultados estão de acordo com relatado por Santana et al. (2014) para o mesmo rebanho, no entanto, foi obtida uma estimativa mais baixa à encontrada neste estudo para CA e CAR. A inclusão da informação dos ancestrais, principalmente maternos, aumentou o número de relações entre as gerações, consequentemente, houve uma melhora no número de observações relativas a cada medida fenotípica dos animais, portanto, as estimativas de herdabilidade podem ser calculadas de forma mais eficiente (WRAY; VISSCHER, 2008).

As estimativas de coeficientes de herdabilidade para GMD obtidas, apresentam-se maiores em relação às obtidas para novilhos da raça Brangus (0,21; LANCASTER et al., 2009) e bezerros multiraciais (0,26; ROLFE et al., 2011). Entretanto, foram consistentes aos valores encontrados por Archer et al. (2002) (0.33), Schenkel et al. (2004) (0,35) e Crowley et al. (2010) (0,30). Para CAR a h^2 estimada possui magnitude dentro da variação reportada por Arthur e Herd (2008), para raças taurinas, variando de 0,16 a 0,39. Sobre a IMS para a raça Angus, Donoghue et al. (2016) estimaram coeficiente de herdabilidade de magnitude alta (0,46), confirmando a habilidade de transmissão desta característica a progênie.

Mu et al. (2016) analisaram em bovinos de diversas raças taurinas os indicadores de eficiência alimentar, bem como, a correlação com as características ligadas a fertilidade de fêmeas (taxa de concepção, taxa de gestação, período de gestação, entre outras), reportando estimativas mais altas de herdabilidade direta, em relação as obtidas neste estudo, de 0,46 para GMD, 0,52 para IMS, 0,22 para CA e 0,37 para CAR. Ainda confirmaram a forte e positiva correlação entre IMS e

características ligadas à fertilidade. Adicionalmente, forte correlação genética foi estimada, em estudo recente de Ceacero et al. (2016) entre IMS-CAR (0,68) e moderada para GMD-CAR (0,33) para rebanho de animais da raça Nelore. Eles também relataram a correlação com características de crescimento e de carcaça, concluindo que a seleção para maior eficiência alimentar não resultou em nenhuma alteração genética no crescimento, entretanto, reduziu a espessura de gordura subcutânea na carcaça.

Na literatura, são escassos os estudos investigando a influência genética do efeito de linhagem citoplasmática (L_c) na análise genética de eficiência alimentar. Crowley et al. (2010), relataram a influência dos efeitos maternos de diferentes raças (Angus, Charolês, Hereford, Limousin e Simental), menor estimativa do coeficiente de herdabilidade direta quando utilizaram um modelo que incluiu o efeito materno como forma aleatória. Outros resultados importantes foram uma correlação genética forte e positiva entre os componentes aditivo direto e materno para CAR e moderada associação entre GMD e CA.

Outro estudo recentemente plublicado por Hebart et al. (2016) relataram que vacas de baixo CAR (mais eficientes) são mais eficientes para a produção de bezerros desmamados do que aqueles com alto CAR (menos eficientes). Esses resultados confirmam a influência dos efeitos maternos sobre a eficiência alimentar. Consequentemente, identificando linhas citoplasmáticas poderiam induzir uma resposta positiva sobre a seleção para essas características.

O componente de linhagem citoplasmática (L_c^2) foi responsável por 1,4; 1,6; 1,1 e 2,1% como porção da variância fenotípica total, respectivamente, para IMS, GMD, CA e CAR. A baixa estimativa de variância genética da linhagem citoplasmática está

de acordo com estudos anteriores focados na análise dos efeitos citoplasmáticos de diferentes raças bovinas (PUN et al., 2012; NESER et al., 2014) para características de crescimento, as quais, possuem forte ligação com eficiência alimentar como peso ao desmame e ganho médio diário (entre o nascimento e desmama).

Embora apenas efeitos lineares pequenos foram estimados para as linhagens citoplasmáticas, a contribuição desta fonte de variação não pode ser ignorada. A princípio, o baixo efeito referente ao componente citoplasmático pode ser atrelado à pequena representatividade do genoma mitocondrial em relação ao genoma nuclear, bem como, a diluição deste efeito entre as gerações.

A identificação da magnitude da contribuição de cada linhagem citoplasmática na população poderia impedir a multiplicação de fêmeas provenientes de linhagens inferiores, o que poderia prejudicar a expressão fenotípica. Sem dúvida, a investigação genética por meio das informações de linhagem citoplasmática como uma ferramenta de seleção será ditada por mais estudos, considerando o ganho genético, análises genômicas (específica sobre mtDNA) e vias moleculares (TZIOTO et al., 2015; WEBER et al., 2016). Portanto, deve-se prosseguir com a elucidação deste complexo efeito para seleção de animais ao longo prazo.

Bottje et al. (2006) relataram a influência relacionando o efeito genético e manejo alimentar sobre a função mitocondrial e, particularmente, a diferença na expressão de proteínas mitocondriais entre animais de baixa e alta eficiência alimentar. Ao identificar a base biológica do aumento da eficiência alimentar, Fonseca et al. (2015) apresentaram diferença na expressão do gene *UCP2* (proteína mitocondrial desacoplamento 2) e *TFAM* (mitocondrial transcrição Fator A) para as linhas de alto e baixo CAR em animais Nelore. Neste contexto, a seleção por linhagens

maternas pode apresentar estas diferenças entre níveis de expressão dos genes. As diferenças na proteína complexo mitocondrial variam nos fenótipos para CAR, de acordo com Davis et al. (2016), sendo uma explicação plausível para as diferenças biológicas e genéticas entre os animais de produção com expressões diferentes do fenótipo.

Para continuar e confirmar a herança dos componentes citoplasmáticos e os efeitos causados pela linhagem citoplasmática, a base de dados continha 140 novilhas aptas para seleção reprodutiva com fenótipos para eficiência alimentar mensurados. Para GMD, IMS, CA e CAR, do total de fêmeas analisadas 12%; 6,5%; 6,85% e 5,5% foram classificadas como top 5% na avaliação genética, respectivamente. Estes resultados sugerem que a seleção dessas novilhas para reprodução com a sua linhagem citoplasmática correspondente pode obter uma resposta positiva para essas caracteristicas.

De acordo com os valores obtidos para o critério da informação da “deviance”, o M_1 apresentou melhor ajuste global dos dados para todas as características analisadas. Os valores mais elevados de DIC estimados para M_2 (modelo com efeito da linhagem citoplasmática) para todos os indicadores de eficiência, poderiam ser explicados pela penalidade aplicada devido ao aumento da complexidade do modelo através da adição do efeito aleatório L_c. Entretanto, diferença menor que sete foram observada nos modelos para GMD e CA, fato que segundo Spiegelhalter et al. (2002) não promovem diferença importante, podendo assim, serem classificados como adequados para a utilização dos dados.

Uma evidência importante, também relatada por Durunna et al. (2011), foi a maior taxa de reclassificação dos animais classificados na média da população, ou

seja, não se encontravam nos extremos de produção, apesar dos coeficientes de correlação serem próximos a unidade. Muitos estudos realizam a análise genética sobre os indicadores de eficiência alimentar, selecionando os animais pertencentes as linhas de alta e baixa eficiência. Porém, a maior porcentagem de diferenciação de produção e possível causa de diferença entre animais e suas respectivas linhagens, e ainda, expressão gênica, pode ser encontrada nos animais caracterizados como “medianos” para produção e seleção. Portanto, uma pesquisa adicional no âmbito genômico sobre os animais pertencentes a esta classificação será interessante para identificar diferenças particulares entre eles, especialmente tratando-se de produção bovina comercial no Brasil, com alta taxa de animais ocupando esta classificação na avaliação genética.

No geral, os coeficientes de correlação de Spearman para a classificação da linhagem citoplasmática entre as características foram baixos. A alta taxa de reclassificações das linhagens citoplasmáticas entre os indicadores de eficiência indica que as linhagens com efeitos genéticos mais elevados não são as mesmas para as diferentes características. Uma possível explicação para esta baixa correlação seria a forma de seleção, a qual não leva em conta a linhagem citoplasmática a que os animais pertencem. Outro ponto a considerar seria a alta quantidade de animais machos, os quais, por processos biológicos, não transmitem a herança citoplasmática aos descendentes.

A semelhança de classificação dos animais comparando as estimativas para IMS e GMD trazem evidências de um fundo genético compartilhado entre essas características. O mesmo pode ser associado entre IMS, CAR e peso do animal (PVM), já que, CAR é calculado como resíduo do modelo de regressão para IMS.

Similiar inferência foi sugerida por Berry e Crowley (2013) ao estudar os efeitos genéticos sobre a eficiência alimentar.

É importante ressaltar que o estudo genômico do mtDNA não foi realizado no presente estudo, pelo fato dos 343 polimorfismos de base única (SNPs) mitocondriais presentes no painel *BovineHD beadchip da empresa Illumina*® estarem fixados, ou seja, não havia variabilidade para proceder as análises e obter resultados importantes, solucionando a hipótese levantada sobre a existência de diferenças na expressão de genes entre as linhagens citoplasmáticas.

8. CONCLUSÃO

O coeficiente do componente L_c em relação à variação fenotípica obtido para peso ao nascer, peso ao desmame, ganho de peso, perímetro escrotal e escores visuais e indicadores de eficiência alimentar apresentou baixa magnitude. Entretanto, pode-se considerar este efeito em modelos de avaliação genética para as características de peso ao nascer e desenvolvimento ponderal, já que melhora a capacidade de predição dos valores genéticos e conecta diretamente os efeitos maternos a expressão do fenótipo. Para eficiência alimentar, a incorporação do componente L_c não provocou alteração na classificação dos animais, ou seja, não ocorreu impacto na avaliação genética para proceder a seleção. Ao longo prazo, a identificação e seleção das melhores linhagens ancestrais na população, aliada as pesquisas futuras podem garantir a melhoria contínua das características de interesse econômico em bovinos Nelore.

Referências

ALBERTS, B. et al. **Essential cell biology**. Garland Science, ed. 4, p. 451-460, 2013.

ALBUQUERQUE, L. G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 79, n. 11, p. 2776–2789, 2001.

ALBUQUERQUE, L.G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth of Nelore cattle applying a parametric correlation function to model within-animal correlations. **Livestock Production Science**, v. 93, p. 213-222, 2005.

ALENCAR, M. M.; LIMA, R.; BARBOSA, P. F. et al. Efeitos da linhagem citoplasmática sobre características de crescimento em bovinos da raça Canchim. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.2, p. 272-276, 1998.

ALEXANDRE, P. A. et al. Liver transcriptomic networks reveal main biological processes associated with feed efficiency in beef cattle. **BMC Genomics**, v. 16, n. 1, p. 1073, 2015.

ANDERSON, S. et al. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA conserved features of the mammalian mitochondrial genome. **Journal of Molecular Biology**, v. 156, n. 4, p. 683–717, 1982.

ARAÚJO, C. V. de et al. Estimates of genetic parameters of growth traits of Nellore cattle in the Midwest region of Brazil. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, v. 15, n. 4, p. 846-853, 2014.

ARCHER, J. A. et al. Genetic variation in feed intake and efficiency of mature beef cows and relationships with postweaning measurements. In:**From the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. 2002.

ARTHUR, P. F. et al. Genetic and phenotypic variance and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 79, n. 11, p. 2805-2811, 2001.

ARTHUR, J. P. F.; HERD, R. M. Residual feed intake in beef cattle. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. spe, p. 269–279, 2008.

BAVISTER, B. D.; SQUIRRELL, J. M. Mitochondrial distribution and function in oocytes and early embryos. **Human reproduction (Oxford, England)**, v. 15 Suppl 2, p. 189–198, 2000.

BAZIN, E.; GLÉMIN, S.; GALTIER, N. Population size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals. **Science**, v. 312, n. 5773, p. 570-572, 2006.

BERRY, D. P.; CROWLEY, J. J. CELL BIOLOGY SYMPOSIUM : Genetics of feed efficiency in dairy and beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 91, p. 1594–1613, 2013.

BIRKY, C. W. The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: laws, mechanisms, and models. **Annual Review of Genetics**, v. 35, n. 1, p. 125-148, 2001.

BOETTCHER, P. J. et al. Relationships between polymorphism for mitochondrial deoxyribonucleic acid and yield traits of Holstein cows. **Journal of Dairy Science**, v. 79, n. 5, p. 647–654, 1996.

BOETTCHER, P. J.; GIBSON, J. P. Estimation of variance of maternal lineage effects among Canadian Holsteins. **Journal of Dairy Science**, v. 80, n. 9, p. 2167–76, 1997.

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

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

BOLIGON, A. A. et al. Influence of data structure on the estimation of the additive genetic direct and maternal covariance for early growth traits in Nellore cattle. **Livestock Science**, v. 145, n. 1–3, p. 212–218, 2012.

BOLIGON, A. A. et al. Parâmetros genéticos para diferentes relações de peso ao nascer e à desmama em vacas da raça Nelore. **Ciência Rural**, v. 43, n. 4, 2013.

BONILHA, S. F. M. et al. Feed efficiency, blood parameters, and ingestive behavior of young Nellore males and females. **Tropical Animal Health and Production**, v. 47, n. 7, p. 1381–1389, 2015.

BOTTJE, W. et al. Feed efficiency and mitochondrial function. **Poultry Science**, v. 85, n. 1, p. 8–14, 2006.

BUENO, R. S.; MATTOS, E. C.; FERRAZ, J. B. S.; ELER, J. P.; MOURAO, G. B. Efeito da linhagem citoplasmática sobre características pré-desmame de bovinos Nelore. In**: IX Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal**, João Pessoa, PB, 2012.

BLIER, P. U.; DUFRESNE, F.; BURTON, R.S. Natural selection and the evolution of mtDNA-encoded peptides: evidence for intergenomic co-adaptation. **TRENDS in Genetics**, v. 17, n. 7, p. 400-406, 2001.

BRITO, F.V.; FRIES, L.A. Proposta de um método para avaliação genética de bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.23, n.2, p.181-188, 1994.

CABRERA, M.E.; GARNERO, A.V.; LÔBO, R.B. et al. Efecto de la incorporación de la covarianza genética directa-materna em el análisis de características de crecimiento em la raza Nelore. **Livestock Research for Rural Development**, v.13, n.3, 2001.

CANCIAN, P. H. et al. Correlations of visual scores, carcass traits, feed efficiency and retail product yield in Nellore cattle. **Scientia Agricola**, v. 71, n. 1, p. 17–22, 2014.

CARDOSO, F.F.; CARDELLINO, R.A.; CAMPOS, L.T. Parâmetros genéticos para escores de avaliação visual a desmama em bovinos da raça Santa Gertrudis. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35, 1998, Botucatu. **Anais...** Botucatu: SBZ, v. 3, p. 506-508, 1998.

CEACERO, T. M. et al. Phenotypic and Genetic Correlations of Feed Efficiency Traits

with Growth and Carcass Traits in Nellore Cattle Selected for Postweaning Weight. **Plos One**, v. 11, p. e0161366, 2016.

CHIARATTI, M. R.; MEIRELLES, F. V. Mitochondrial DNA copy number, a marker of viability for oocytes. **Biology of Reproduction**, v. 83, n. 1, p. 1–2, 2010.

CLÉMENT, V. et al. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. **Genetics Selection Evolution**, v. 33, p. 369–395, 2001.

CROWLEY, J. J. et al. Phenotypic and genetic parameters for different measures of feed efficiency in different breeds of Irish performance-tested beef bulls. **Journal of Animal Science**, v. 88, n. 3, p. 885–894, 2010.

CUMMINS, J. Mitochondrial DNA in mammalian reproduction. **Reviews of Reproduction**, v. 3, n. 3, p. 172–182, 1998.

CUNDIFFF, L.V. The Role of maternal effects in animal breeding: VII. Comparative aspects of maternal effects. **Animal Research**, v. 35, n. 6, p. 1335–1337, 1972.

DAVIS, M. P.; BROOKS, M. A.; KERLEY, M. S. Relationship between residual feed intake and lymphocyte mitochondrial complex protein concentration and ratio in crossbred steers. **Journal of Animal Science**, v. 94, p. 1587–1591, 2016.

DICKERSON, G. E. Composition of Hog Carcasses as Influenced by Heritable Differences in Rate and Economy of Gain. **AGRICULTURAL EXPERIMENT STATION IOWA STATE COLLEGE OF AGRICULTURE AND MECHANIC ARTS**, p. 492–523, 1947.

DIOP, M.; DODENHOFF, J.; VAN VLECK, L. Dale. Estimates of direct, maternal and grandmaternal genetic effects for growth traits in Gobra cattle.**Genetics and Molecular Biology**, v. 22, n. 3, p. 363-367, 1999.

DODENHOFF, J. et al. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, v. 76, n. 10, p. 2521-2527, 1998.

DONOGHUE, K. A. et al. Genetic and phenotypic variance and covariance components for methane emission and postweaning traits in Angus cattle. **Journal**

of Animal Science, v. 94, n. 4, p. 1438–1445, 2016.

DOWLING, D. K.; FRIBERG, U.; LINDELL, J. Evolutionary implications of non-neutral mitochondrial genetic variation. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 10, p. 546-554, 2008.

DURUNNA, O. N. et al. Genetic parameters and genotype × environment interaction for feed efficiency traits in steers fed grower and finisher diets. **Journal of Animal Science**, v. 89, n. 11, p. 3394–3400, 2011.

ELER, J. P.; FERRAZ, J. B. S.; SILVA, P. R. Parâmetros genéticos para peso, avaliação visual e circunferência escrotal na raça Nelore, estimados por modelo animal. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 48, n. 2, p. 203-213, 1996.

ELER, J. P. et al. Influência da interação touro x rebanho na estimação da correlação entre efeitos genéticos direto e materno em bovinos da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, n. 6, p. 1642–1648, 2000.

EUCLIDES FILHO, K. Evolução do melhoramento genético de bovinos de corte no Brasil. **Rev. Ceres**, v. 56, n. 5, p. 620–626, 2009.

FERREIRA, J.L.; DE LOS REYES BORJAS, A.; CARVALHEIRO, R.; LÔBO, R.B. Efeitos da inclusão ou não da covariância genética direta-maternal no modelo e dos valores reais das (co) variâncias sobre suas estimativas para peso à desmama em bovinos de corte. **Ciência Animal Brasileira**, v.12, p. 435-442, 2011.

FONSECA, L. F. S. et al. Expression of genes related to mitochondrial function in Nellore cattle divergently ranked on residual feed intake. **Molecular Biology Reports**, v. 42, n. 2, p. 559-565, 2015.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. Agricultural Outlook 2015-2024: Special Feature – Brazil: Prospects and Challenges. Group of Commodity Markets – Working Party on Agricultural Policies and Markets, **FAO**, 2015.

FORNI, S.; ALBUQUERQUE, L.G. Estimates of genetics correlations between days to calving and reproductive and weight traits in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v.83, p.1511-1515, 2005.

GALTIER, N. et al. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: A reappraisal. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 22, p. 4541–4550, 2009.

GARMYN, A. J. et al. Estimation of genetic parameters and effects of cytoplasmic line on scrotal circumference and semen quality traits in Angus bulls. **Journal of Animal Science**, v. 89, n. 3, p. 693–698, 2011.

GIBSON, J. P.; FREEMAN, A. E.; BOETTCHER, P. J. Cytoplasmic and mitochondrial inheritance of economic traits in cattle. **Livestock Production Science**, v. 47, n. 2, p. 115–124, 1997.

GOMES, R. C. et al. Feedlot performance, feed efficiency reranking, carcass traits, body composition, energy requirements, meat quality and calpain system activity in Nellore steers with low and high residual feed intake. **Livestock Science**, v. 150, n. 1–3, p. 265–273, 2012.

GOMES, R. C. et al. Protein synthesis and degradation gene SNPs related to feed intake, feed efficiency, growth, and ultrasound carcass traits in Nellore cattle. **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 3, p. 2923–2936, 2013.

GRION, A. L. et al. Selection for feed efficiency traits and correlated genetic responses in feed intake and weight gain of Nellore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 92, n. 3, p. 955–965, 2014.

GUNSKI, R. J. et al. Efeito do DNA mitocondrial sobre características de crescimento pré-desmama na raça Nelore. In: **Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, 38, Piracicaba, SP. Anais... Piracicaba: SBZ p. 23-26, 2001.

GUTIÉRREZ, J. P. et al. Genetic relationships among calving ease, calving interval, birth weight, and weaning weight in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. **Journal of Animal Science**, v. 85, n. 1, p. 69-75, 2007.

HAVENSTEIN, G. B. et al. Growth, livability, and feed conversion of 1957 vs 1991 broilers when fed “typical” 1957 and 1991 broiler diets. **Poultry Science**, v. 73, n. 12,

p. 1785-1794, 1994.

HAVENSTEIN, G. B.; FERKET, P. R.; QURESHI, M. A. Growth, livability, and feed conversion of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. **Poultry Science**, v. 82, n. 10, p. 1500-1508, 2003.

HEBART, M. L. et al. Divergent breeding values for fatness or residual feed intake in Angus cattle. 5. Cow genotype affects feed efficiency and maternal productivity. **Animal Production Science**, 2016.

HERD, R. M.; ODDY, V. H.; RICHARDSON, E. C. Biological basis for variation in residual feed intake in beef cattle. 1. Review of potential mechanisms. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 44, p. 423–430, 2004.

HERD, R. M.; ARTHUR, P. F. Physiological basis for residual feed intake. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 14 Suppl, p. 64–71, 2009.

HIENDLEDER, S.; HERRMANN, M.; WABMUTH, R. Mitochodrial respiratory metabolism and growth performance of lambs. II.Oxygen comsuption and oxidative phosphorylation. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.112, n.5-6, p.381-390, 1995.

HIENDLEDER, S.; LEWALSKI, H.; JANKE, A. Complete mitochondrial genomes of Bos taurus and Bos indicus provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 120, n. 1–2, p. 150–156, 2008.

KING, M. P.; ATTARDI, G. Post-transcriptional regulation of the steady state levels of mitochondrial transfer RNAs in HeLa cells. **J. Biol. Chem.**, v. 268, n. 14, p. 10228–10237, 1993.

KOCH, R. M. et al. Efficiency of feed use in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 22, n. 2, p. 486-494, 1963.

KOCH, R. M. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 35, n. 6, p. 1316-1323, 1972.

KOLATH, W.; KERLEY, M. The relationship between mitochondrial respiration and

residual feed intake in Angus steers. **Journal of Animal Science**, v. 84, p. 131, 2006.

KOURY FILHO, W. **Análise genética de escores de avaliações visuais e suas respectivas relações com desempenho ponderal na raça Nelore.** Dissertação de Mestrado. Pirassununga, Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, 82p, 2001.

KOURY FILHO, W.; ALBUQUERQUE, L.G.; FORNI, S.; SILVA, J.A.V.; YOKKO, M.J. E ALENCAR, M.M. Estimativas de parâmetros genéticos para escores visuais e suas associações com peso corporal em bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 39, p.1015-1022, 2010.

LANCASTER, P. A. et al. Phenotypic and genetic relationships of residual feed intake with performance and ultrasound carcass traits in Brangus heifers. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 12, p. 3887–3896, 2009.

LANCASTER, P. A. et al. Relationships between residual feed intake and hepatic mitochondrial function in growing beef cattle. **Journal of Animal Science**, v. 92, n. 7, p. 3134–3141, 2014.

LEWIS, S. C.; UCHIYAMA, L. F.; NUNNARI, J. ER-mitochondria contacts couple mtDNA synthesis with mitochondrial division in human cells. **Science**, v. 353, n. 6296, p. aaf5549, 2016.

LINDE, A. DIC in variable selection. **Statistica Neerlandica**, v. 59, n. 1, p. 45-56, 2005.

LIU, C. et al. Association testing of the mitochondrial genome using pedigree data. **Genetic Epidemiology**, v. 37, n. 3, p. 239–247, 2013.

LÔBO, R.B. Programa de Melhoramento Genético da Raça Nelore. Ribeirão Preto, 104p, 1996.

MADER, C. J. et al. Relationships among measures of growth performance and efficiency with carcass traits, visceral organ mass, and pancreatic digestive enzymes in feedlot cattle. **Journal of Animal Science**, v. 87, n. 4, p. 1548–1557, 2009.

MANIATIS, N.; POLLOTT, G. E. The impact of data structure on genetic (co) variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. **Journal of Animal Science**, v. 81, n. 1, p. 101-108, 2003.

MAURER, R.R., GREGORY, K.E. Contributions of ovum cytoplasm, uterine environment and postnatal environment to maternal effects in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.68, n.8, p.2319-2332, 1990.

MEIRELLES, F. V. et al. Is the American Zebu really Bos indicus? **Genetics and Molecular Biology**, v. 22, n. 4, p. 543–546, 1999.

MEIRELLES, F. V. et al. Cytoplasmatic inheritance, epigenetics and reprogramming DNA as tools in animal breeding. **Livestock Science**, v. 166, n. 1, p. 199–205, 2014.

MEZZADRA, C. A. et al. Effects of cytoplasmic inheritance on preweaning traits of Hereford cattle. **Genetics and Molecular Biology**, v. 28, n. 3, p. 357–362, 2005.

MIKAMI, H., ONISHI, A., KOMATSU, M. et al. Relationship between mitochondrial DNA variation and heterosis in cytocrome c oxidase activity in the mouse. ***Anim. Sci.Techn***., v. 9, n. 62, p. 822-828, 1991.

MISHRA, P.; CHAN, D. C. Mitochondrial dynamics and inheritance during cell division, development and disease. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 15, n. 10, p. 634–46, 2014.

MISZTAL, I. et al. BLUPF90 and related programs (BGF90). In: **Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production**. Montpellier, Communication No. 28–27, p. 21-22, 2002.

MONTANHOLI, Y. R. et al. Assessing feed efficiency in beef steers through feeding behavior, infrared thermography and glucocorticoids. **Animal**, v. 4, n. 5, p. 692, 2010.

MOOD, A.M., GRAYBILL, F.A., BOES, D.C. Introduction to the theory of statistics. 3.ed. New York: McGraw-Hill Publishing Co. p. 564, 1973.

MORRIS, S. T. et al. Growth, feed intake and maternal performance of Angus heifers from high and low feed efficiency selection lines. **Animal Production Science**, v. 54, n. 9, p. 1428–1431, 2014.

MOURÃO, G. B., FIGUEIREDO, L. G. G., MATTOS, E. C., FERRAZ, J. B. S., ELER, J. P., BALIEIRO, J. C. C. E BALIEIRO, C. C. LinMat – A maternal and cytoplasmatic line identification software. In: **World Congress on Genetic Applied to Livestock Production**, 8, Belo Horizonte, MG. Anais… Belo Horizonte: SBMA 2006. CD-ROM

MU, Y. et al. Genetic correlations between female fertility and postweaning growth and feed efficiency traits in multibreed beef cattle. **Can. J. Anim. Sci**, v. 96, p. 448–455, 2016.

NESER, F. W. C.; WYK, J. B. VAN; SCHOLTZ, M. M. Evaluation of cytoplasmic genetic effects for production and reproduction traits in Afrikaner cattle. **South African Journal of Animal Science**, v. 44, n. 5, p. S86-S89, 2014.

NOBRE, P. R. C.; MISZTAL, I.; TSURUTA, S.; BERTRAND, J. K.; SILVA, L. O. C.; LOPES, E. P. S. Analyses of growth curves of Nellore cattle by multiple-trait and Random Regression models. **Journal of Animal Science**, v. 81, p. 918-926, 2003.

OLIVEIRA JÚNIOR, G. A. et al. Inclusion of weaning management group as a random effect in the genetic evaluation of postweaning traits in Nellore cattle. **Tropical Animal Health and Production**, v. 46, n. 6, p. 1031-1036, 2014.

OLIVEIRA, P. S. N. de et al. Identification of genomic regions associated with feed efficiency in Nelore cattle. **BMC genetics**, v. 15, n. 1, p. 100, 2014.

PEDROSA, V. B. et al. Use of weaning management group as a random effect for a more robust estimation of genetic parameters for post-weaning traits in Nellore cattle. **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 3, p. 7013-7021, 2014.

PELICIONI, L. C.; DE QUEIROZ, S. A. Effect of cytoplasmic lineage on birth weight and pre weaning average daily gain of Caracu cattle breed. **Revista Brasileira De Zootecnia**, v. 30, n. 1, p. 101–108, 2001.

PEREIRA, E.; ELER, J.P.; FERRAZ, J.B.S. Análise genética de algumas características reprodutivas e suas correlações com o desempenho ponderal na raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.53, n.6, p.720-727, 2001.

PEREIRA, J.C.C.; RIBEIRO, S.H.A.; SILVA, M.A. Análise genética de características ponderais e reprodutivas de fêmeas bovinas Tabapuã. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia,** v.57, supl.2, p.231-236, 2005.

PUN, A. et al. Cytoplasmic line effects for birth weight and preweaning growth traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. **Livestock Science**, v. 143, n. 2–3, p. 177–183, 2012.

PLUMMER, M. et al. Package 'coda'. **URL http://cran. r-project. org/web/packages/coda/coda. pdf, accessed January**, v. 25, p. 2015, 2015.

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

QUINTINO, H. P. et al. Linhagem materna: Qual a sua influência em características pré e pós desmama em bovinos da raça Nelore? **Livestock Research for Rural Development**, v. 21, n. 10, 2009.

RAO, C.R. Linear statistical inference and its applications. 2.ed. New York: J.Willey and Sons. p.417-420, 1973.

REGATIERI, I. C. et al. Genetic correlations between mature cow weight and productive and reproductive traits in Nellore cattle. **Genetics and molecular research,** p. 2979-2986, 2012.

RISTOV, S. et al. MaGelLAn 1.0: a software to facilitate quantitative and population genetic analysis of maternal inheritance by combination of molecular and pedigree information. **Genetics Selection Evolution**, v. 48, n. 1, p. 65, 2016.

ROBINSON, D. L. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. **Livestock Production Science**, v. 45, n. 1, p. 1–11, 1996.

ROLFE, K. M. et al. Genetic and phenotypic parameter estimates for feed intake and other traits in growing beef cattle, and opportunities for selection. **Journal of Animal Science**, v. 89, n. 11, p. 3452–3459, 2011.

SANTANA, J. L. et al. Genetic associations between hip height, body conformation scores, and pregnancy probability at 14 months in Nelore cattle. **Livestock Science**, v. 154, n. 1–3, p. 13–18, 2013.

SANTANA, M. H. A. et al. Feed efficiency and its correlations with carcass traits measured by ultrasound in Nellore bulls. **Livestock Science**, v. 145, n. 1–3, p. 252–257, 2012.

SANTANA, M. L. et al. Genetic relationship between growth and reproductive traits in Nellore cattle. **Animal**, v. 6, n. 04, p. 565-570, 2012.

SANTANA, M. H. A. et al. Genetic parameter estimates for feed efficiency and dry matter intake and their association with growth and carcass traits in Nellore cattle. **Livestock Science**, v. 167, n. 1, p. 80–85, 2014.

SANTANA, M. H. A. et al. Copy number variations and genome-wide associations reveal putative genes and metabolic pathways involved with the feed conversion ratio in beef cattle. **Journal of Applied Genetics**, p. 1–10, 2016.

SARGOLZAEI, M. et al. A software package for pedigree analysis and monitoring genetic diversity. **Course of Environmental Management Science,** Graduate School of Science and Technology, Niigata University, Niigata, Japan, 2006.

SARMENTO, J.L.R.; PIMENTA FILHO, E.C.; RIBEIRO, R.M.F. et al. Efeitos ambientais e genéticos sobre ganho em peso diário de bovinos Nelore no estado da Paraíba. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, p.325-330, 2003.

SCHUTZ, M. M.; FREEMAN, A. E.; LINDBERG, G. L.; KOEHLER, C. M.; BEITZ, D. C. Effect of Mitochondrial Dna On Milk Production and Health Of Dairy Cattle Mitochondrial Diversity and the Origins Of African and European Cattle. **Livestock Production Science**, v. 37, p. 283-295, 1994.

SUTARNO; CUMMINS, J.M.; GREEFFC, J; LYMBERYA, A.J. Mitochondrial DNA polymorphisms and fertility in beef cattle. **Theriogenology,** v. 57, n. 6, p.1603-1610, 2002.

SCHENKEL, F. S.; MILLER, S. P.; WILTON, J. W. Genetic parameters and breed differences for feed efficiency, growth, and body composition traits of young beef

bulls. **Canadian Journal of Animal Science**, v. 84, n. 2, p. 177–185, 2004.

SMITH, L. C.; ALCIVAR, A. A. Cytoplasmic inheritance and its effects on development and performance. **Journal of reproduction and fertility**. Supplement, v. 48, p. 31-43, 1992.

SMITH, L. C. et al. Mitochondrial genotype segregation and effects during mammalian development: Applications to biotechnology. **Theriogenology**, v. 53, n. 1, p. 35–46, 2000.

SMITH, D. R. The past, present and future of mitochondrial genomics: Have we sequenced enough mtDNAs? **Briefings in Functional Genomics**, v. 15, n. 1, p. 47–54, 2016.

SUMÁRIO de touros Nelore CFM 2015. São José do Rio Preto: Agro-Pecuária CFM, 48p, 2015.

SUTOVSKY, P. et al. Ubiquitinated sperm mitochondria, selective proteolysis, and the regulation of mitochondrial inheritance in mammalian embryos. **Biology of Reproduction**, v. 63, n. 2, p. 582–590, 2000.

SPIEGELHALTER, D. J. et al. Bayesian Measures of Model Complexity anf Fit. **Journal of the Royal Statistical Society Series B (Statistical Methodology)**, v. 64, n. 4, p. 583–639, 2002.

STEWART, J. B.; LARSSON, N. G. Keeping mtDNA in shape between generations. **PLoS Genetics**, v. 10, n. 10, 2014.

TEAM, R. Core. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2015. URL h ttp. **www. R-project. org**, 2016.

TESS, M.W.; REODECHA, C.; ROBINSON, O.W. Cytoplasmic genetic effects on preweaning growth and milk yield in Her-eford cattle. **Journal of Animal Science**, v. 65, p. 675-684, 1987.

TESS, M. W.; ROBISON, W. Evaluation of cytoplasmic genetic effects in beef cattle using na animal model. **Animal Science**, p. 1899–1909, 1989.

TESS, M. W.; MACNEIL, M. D. Evaluation of cytoplasmic genetic effects in Miles City Line 1 Hereford cattle. **Journal of Animal Science**, v. 72, n. 4, p. 851–856, 1994.

TIZIOTO, P. C. et al. Global liver gene expression differences in Nelore steers with divergent residual feed intake phenotypes. **BMC genomics**, v. 16, n. 1, p. 242, 2015.

VANDEHAAR, M. et al. Harnessing the genetics of the modern dairy cow to continue improvements in feed efficiency. **J. Dairy Sci**, v. 99, p. 1–14, 2016.

VENTURA, R. V. et al. Desenvolvimento do software DRLinhagem para detecção de linhagens citoplasmáticas e avaliação de seu efeito sobre os pesos à desmama e ao ano de idade de animais Nelore no Centro-Oeste brasileiro. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia,** v.59 n. 5, 2007.

WEBER, K. L. et al. Identification of Gene networks for residual feed intake in Angus cattle using genomic prediction and RNA-seq. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–19, 2016.

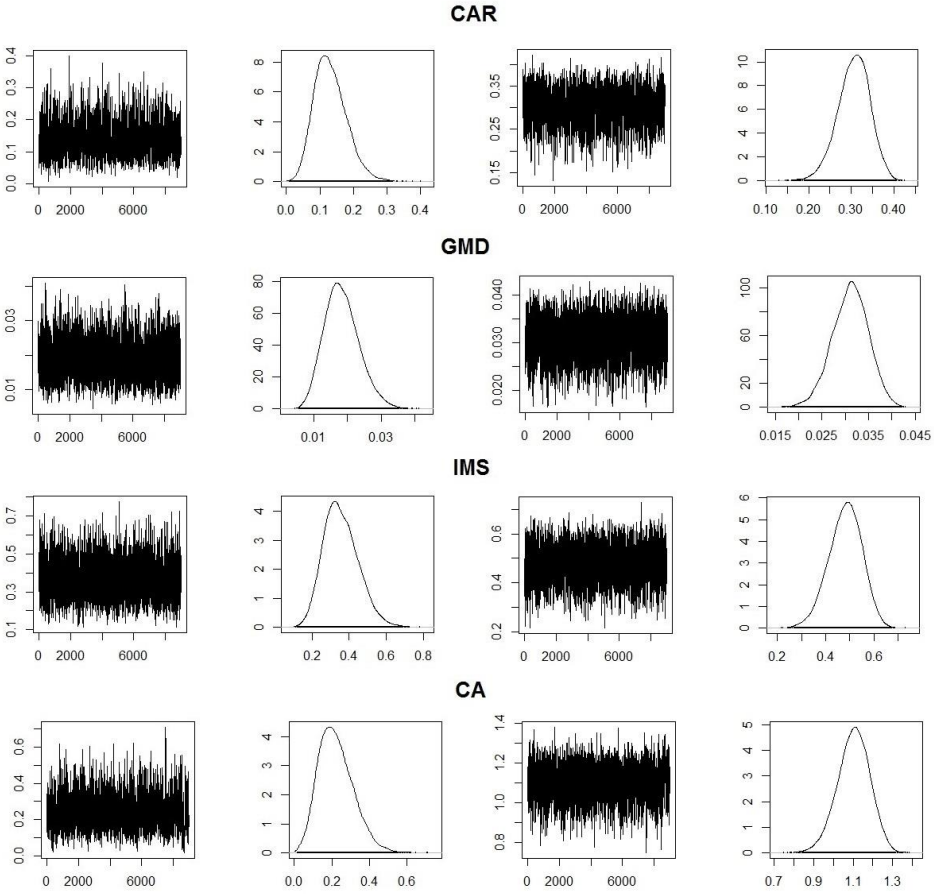
WILLHAM, R. L. The Role of Maternal Effects in Animal Breeding: III. Biometrical Aspects of Maternal Effects in Animals. **Journal of Animal Science**, v. 35, n. 6, p. 1288–1293, 1972.

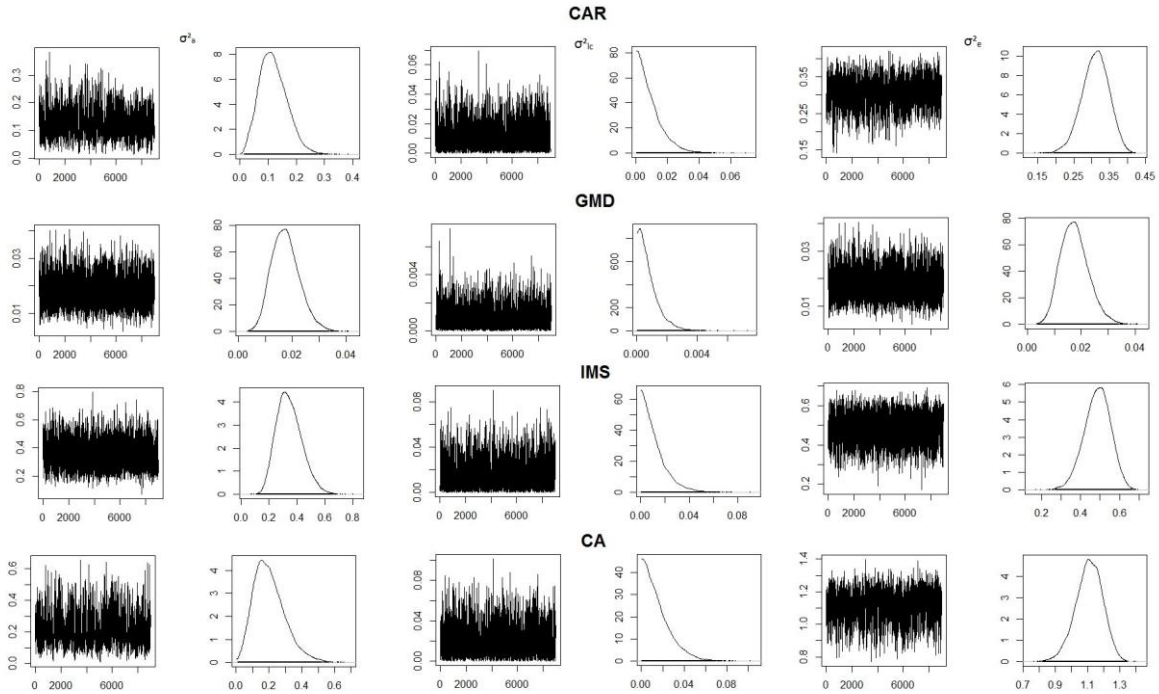
WOLDEHAWARIAT, G. et al. A summary of genetic and environmental statistics for growth and conformation characters of young beef cattle. **Texas Agricultural Experiment Station Technical Report**, v. 103, p. 14, 1977.

WRAY, N. R.; VISSCHER, P. M. Estimating trait heritability. **Nature Education**, v. 1, n. 1, p. 29, 2008.

ZHU, Li; CARLIN, B.P. Comparing hierarchical models for spatio-temporally misaligned data using the deviance information criterion.**Statistics in Medicine**, v. 19, n. 17-18, p. 2265-2278, 2000.

APÊNDICE A – TRACE PLOTS


CAR
GMD
IMS
CA


CAR
GMD
IMS
CA