



**INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE NA ANÁLISE DA
VARIABILIDADE GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS
REPRODUTIVAS NA RAÇA NELORE**

THALES DE LIMA SILVA

2019



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA**

**INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE NA ANÁLISE DA
VARIABILIDADE GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS
REPRODUTIVAS NA RAÇA NELORE**

Autor: Thales de Lima Silva
Orientador: Carlos Henrique Mendes Malhado

ITAPETINGA
BAHIA – BRASIL
Fevereiro de 2019

THALES DE LIMA SILVA

**INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE NA ANÁLISE DA
VARIABILIDADE GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS
REPRODUTIVAS NA RAÇA NELORE**

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM ZOOTECNIA, no Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Mendes Malhado

Co-orientadores: Prof. Dr. Paulo Luiz Souza Carneiro
Prof. Dr. Diego Pagung Ambrosini

ITAPETINGA
BAHIA – BRASIL
Fevereiro de 2019

636.21 Silva, Thales de Lima.

S584i Interação genótipo-ambiente na análise da variabilidade genética de características reprodutivas na raça nelore. / Thales de Lima Silva. - Itapetinga: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 2019.
52fl.

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM ZOOTECNIA, no Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia. Sob a orientação do Prof. D. Sc. Carlos Henrique Mendes Malhado e coorientação do Prof. D. Sc. Paulo Luiz Souza Carneiro e Prof. D. Sc. Diego Pagung Ambrosini.

1. Raça nelore - Interação genótipo ambiente. 2. Bovinos – Normas de reação - Plasticidade fenotípica. 3. Bovinos – Sensibilidade ambiental. I. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia. Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. II. Malhado, Carlos Henrique Mendes. III. Carneiro, Paulo Luiz Souza. IV. Ambrosini, Diego Pagung. V. Título.

CDD(21): 636.21

Catálogo na fonte:

Adalice Gustavo da Silva – CRB/5-535
Bibliotecária – UESB – Campus de Itapetinga-BA

Índice Sistemático para Desdobramento por Assunto:

1. Raça nelore - Interação genótipo ambiente
2. Bovinos – Normas de reação - Plasticidade fenotípica
3. Bovinos – Sensibilidade ambiental

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA - UESB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA - PPZ
Área de Concentração: Produção de Ruminantes

Campus Itapetinga-BA

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

Título: "Interação Genótipo-Ambiente na Análise da Variabilidade Genética de Características Reprodutivas na Raça Nelore"

Autor (a): Thales de Lima Silva

Orientador (a): Prof. Dr. Carlos Henrique Mendes Malhado

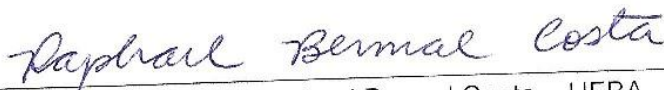
Co-orientador (a): Prof. Dr. Paulo Luiz Souza Carneiro

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM ZOOTECNIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: PRODUÇÃO DE RUMINANTES, pela Banca Examinadora:

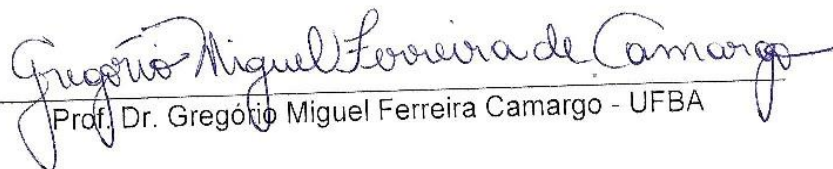


Prof. Dr. Carlos Henrique Mendes Malhado – UESB

Orientador



Prof. Dr. Raphael Bernal Costa – UFBA



Prof. Dr. Gregório Miguel Ferreira Camargo - UFBA

Data de realização: 18 de fevereiro de 2019.

“Nós tornamos o nosso mundo significativo pela coragem de nossas perguntas e pela profundidade de nossas respostas”.

Carl Sagan

DEDICO

À minha amada mãe, Deusa de Lima Silva, por todo seu amor, abdicção e entrega para que pudesse me tornar o homem que sou hoje.

Ao meu querido pai, Aparecido Souza Silva, por apostar no meu sucesso sempre que o destino me colocou no caminho do conhecimento.

Aos meus irmãos, Moab, Naiara e Bruno, pela amizade, respeito e confiança depositada em mim durante toda a vida.

Finalmente à minha cunhada Anayara e aos meus sobrinhos Heitor e Júlia, por todo amor e alegria que trouxeram à nossa família.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia e ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, pela oportunidade e excelência na qualidade de ensino;

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação da UESB, pela parceria, e aos Programas de Pós-Graduação em Zootecnia e Estatística Aplicada e Biometria da Universidade Federal de Viçosa, pelo acolhimento;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pelo apoio financeiro que viabilizou a realização deste mestrado;

Ao Prof. Dr. Raysildo Barbosa Lôbo e à Associação Nacional dos Criadores e Pesquisadores – ANCP, pelos dados cedidos;

Ao meu orientador, Prof. Dr. Carlos Henrique Mendes Malhado, pela inspiração, ensinamentos, dedicação e paciência ao longo destes dois anos;

Aos meus co-orientadores Prof. Dr. Paulo Luiz Souza Carneiro e Prof. Dr. Diego Pagung Ambrosini, pela sabedoria, atenção e pelos valiosos insights na elaboração deste trabalho;

Ao Prof. Dr. Paulo Bonomo por me permitir realizar o estágio em docência na disciplina de Estatística Geral;

Aos demais Professores e funcionários do PPZ – UESB, pela paciência e boa vontade em ajudar sempre que solicitados e por fazerem deste um programa de referência no país.

Aos Professores Dr. Raphael Bernal Costa, Dr. Gregório Miguel Ferreira de Camargo por aceitarem o convite para participar da minha banca de defesa, suas contribuições engrandecem enormemente este trabalho;

A todos colegas/amigos alunos do PPZ que estiveram ao meu lado nesta jornada: Marina, Wéverton, Andrea, Anna Lusa, Joanderson, Marcos, André, Jhony, Jarbas, aprendi muito com vocês;

Aos colegas de república Iury e Alex em Itapetinga, Anderson em Jequié, Fábio e Vítor em Viçosa, pelas experiências compartilhadas e pelo companheirismo.

Aos professores da Universidade Federal de Viçosa: Fabyano Fonseca e Silva, Moysés Nascimento, Camila Ferreira Azevedo, Luiz Brito, Renata Veroneze e Paulo Sávio Lopes, pela forma como me receberam e por seus ensinamentos;

Aos novos amigos/colegas da Universidade Federal de Viçosa: Delvan, Ivan, Haniel, Alessandra, Theo, Nathalia, Pedro, Talita, Suzana, Margareth, Érica, Lívia, Matheus, Diego e Pâmela, pela troca de conhecimento e de passes nas peladas de voleibol;

Aos amigos de longa data: Guilherme Paschoalin, João Carlos, Antônio Júnior, Caique Edgar e Carlos Filipe por manterem contato, apesar da distância, e pelos momentos de descontração;

A todos os demais amigos e familiares, avós, tios e primos que torceram por mim e que, direta ou indiretamente, colaboraram para a realização desta dissertação.

De todo o meu coração, muito obrigado a todos vocês!

BIOGRAFIA

Thales de Lima Silva, filho de Aparecido Souza Silva e Deuza de Lima Silva, nasceu em 05 de março de 1981 em Brumado, Bahia.

Em agosto de 2007 iniciou o curso de Medicina Veterinária na Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais em Betim como bolsista do Programa Universidade para Todos – PROUNI, do governo federal. Graduou-se em julho de 2012.

Entre fevereiro de 2013 e julho de 2015 cursou MBA em Agronegócios pela Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz – ESALQ/USP. Em abril de 2016 seu trabalho de conclusão de curso “Estatística como ferramenta para mitigar o risco de preço sobre o hedge de boi gordo” foi publicado na Revista iPecege.

Foi aceito para o mestrado pelo Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB em dezembro de 2016, em março de 2017 iniciou os estudos na área de Genética e Melhoramento Animal, sob a orientação do professor Dr. Carlos Henrique Mendes Malhado e co-orientação dos professores Dr. Paulo Luiz Souza Carneiro e Dr. Diego Pagung Ambrosini.

Cursou disciplinas relevantes para sua área de pesquisa em outros programas como o de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação da UESB, e os Programas de Pós-Graduação em Zootecnia e Pós-Graduação em Estatística Aplicada e Biometria, ambos da Universidade Federal de Viçosa. Ainda no mestrado teve um artigo publicado como autor principal e participou como co-autor na produção de outros dois artigos submetidos para publicação no ano de 2018.

Em novembro de 2018 foi admitido para cursar o doutorado no Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento Animal da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da UNESP – Campus de Jaboticabal, sob a orientação do professor Dr. Roberto Carvalheiro.

No dia 18 de fevereiro de 2019 defendeu sua dissertação e tornou-se Mestre em Zootecnia com ênfase em Genética e Melhoramento Animal.

SUMÁRIO

| | Página |
|--|--------|
| LISTA DE FIGURAS | viii |
| LISTA DE TABELAS | ix |
| RESUMO | x |
| ABSTRACT | xi |
| I. REFERENCIAL TEÓRICO | 1 |
| 1.1 Introdução | 1 |
| 1.2 Definição de interação genótipo ambiente (IGA) | 2 |
| 1.3 Importância da IGA para o melhoramento de bovinos de corte | 5 |
| 1.4 Implementação da IGA em programas de avaliação genética | 6 |
| 1.5 Novas tecnologias em IGA | 9 |
| 1.6 Referências | 12 |
| II. OBJETIVO GERAL | 18 |
| III. INTRODUÇÃO | 19 |
| IV. MATERIAL E MÉTODOS | 20 |
| V. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 24 |
| VI. CONCLUSÕES FINAIS | 34 |
| VII. REFERÊNCIAS | 35 |

LISTA DE FIGURAS

| | Página |
|---|--------|
| Figura 1. Normas de reação ao longo do gradiente ambiental para as características Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestação (PG) e Produtividade Acumulada (PAC) obtidas para os 10 reprodutores com maior número de filhos. | 30 |
| Figura 2. Correlações de Spearman entre os valores genéticos preditos dos reprodutores para Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestação (PG) e Produtividade Acumulada (PAC). As linhas indicam as correlações entre os ambientes baixo, médio, alto e todos os ambientes. | 32 |
| Figura 3. Porcentagem de reprodutores Nelore com diferentes tipos de plasticidade genotípica para Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestação (PG) e Produtividade Acumulada (PAC) no Norte e Nordeste do Brasil. | 33 |

LISTA DE TABELAS

| | Página |
|--|--------|
| Tabela 1. Dados descritivos e critérios utilizados para descarte de observações. | 21 |
| Tabela 2. Estrutura descritiva dos dados de características reprodutivas de bovinos da raça Nelore no Norte e Nordeste do Brasil. | 26 |
| Tabela 3. Critério de Informação da Deviance (DIC); Deviance baseada na Ordenada Preditiva Condicional (CPO) e a Deviance baseada nos Fatores de Bayes (FB), no modelo animal padrão (MA) e nos modelos hierárquicos de normas de reação: homocedástico dois passos e um passo (MHNRHO _{2P} , MHNRHO _{1P}) e heterocedástico dois passos e um passo (MHNRHE _{2P} , MHNRHE _{1P}). | 27 |
| Tabela 4. Média <i>a posteriori</i> e desvio padrão das variâncias genética e residual, herdabilidade, correlação entre intercepto e inclinação das normas de reação e mínimo e máximo das inclinações. | 28 |
| Tabela 5. Número médio de progênies e valor genético médio nos diferentes ambientes e genótipos. | 35 |

RESUMO

SILVA, Thales de Lima. **Interação genótipo-ambiente na análise da variabilidade genética de características reprodutivas na raça Nelore**. Itapetinga, BA: UESB, 2019. 52p. Dissertação. (Mestrado em Zootecnia, Área de Concentração em Produção de Ruminantes).*

Com o objetivo de avaliar as interações genótipo ambiente (IGA) mediante o estudo das normas de reação de bovinos da raça Nelore, do Norte e Nordeste do Brasil para as características idade ao primeiro parto (IPP), perímetro escrotal padronizado aos 365 e 450 dias de idade (PE365 e PE450), período de gestação (PG) e produtividade acumulada (PAC) foram ajustados modelos hierárquicos de Bayes com parâmetros definidos em níveis ou estágios estruturados. Para a obtenção das estimativas dos parâmetros genéticos foi implementado o método de Monte Carlo via cadeias de Markov. O gradiente ambiental de cada característica foi definido utilizando um intervalo de credibilidade de 99% das soluções dos grupos de contemporâneos. O modelo animal mostrou melhor ajuste aos dados para IPP e o modelo de normas de reação de dois passos foi o de melhor ajuste nas demais características. As herdabilidades foram de $0,21 \pm 0,01$ para IPP e variaram de $0,27 \pm 0,04$ a $0,58 \pm 0,02$, $0,26 \pm 0,05$ a $0,57 \pm 0,02$, $0,81 \pm 0,03$ a $0,03 \pm 0,02$, $0,05 \pm 0,02$ a $0,86 \pm 0,03$ ao longo do gradiente ambiental para PE365, PE450, PG e PAC, respectivamente. Correlações entre intercepto e inclinação das normas de reação aliadas às plotagens gráficas das linhas de normas de reação dos 10 reprodutores com maior número de filhos sugerem a presença de IGA complexa para PE365 e PE450 e de IGA efeito escala para PG e PAC. Entretanto, altas correlações entre os ambientes indicam que a IGA para PE450 e PAC é de baixa magnitude e sua inclusão nas avaliações genéticas não influenciaria a seleção dos animais.

Palavras-chave: *Bos indicus*, inferência bayesiana, normas de reação, plasticidade fenotípica, sensibilidade ambiental.

* Orientador: Carlos Henrique Mendes Malhado, Dr. UESB e Co-orientadores: Paulo Luiz de Souza Carneiro, Dr. UESB e Diego Pagung Ambrosini, Dr. IFAP.

ABSTRACT

SILVA, Thales de Lima. **Genotype-environment interaction in the genetic variability analysis of reproductive traits in Nelore cattle**. Itapetinga, BA: UESB, 2019. 52p. (Master Thesis in Zootechny - Majoring area – Ruminant Production).*

The aim of this study was to evaluate the genotype-environment interactions (GEI) through the reaction norms study of Nelore cattle from Brazilian Northern and Northeastern for the characteristics of age at first calving (AFC), scrotal circumference at 365 and 450 days of age (SC365 and SC450), gestation length (GL) and accumulated productivity (ACP). Were adjusted Bayes hierarchical models with defined parameters at structured levels or stages. To obtain genetic parameters estimates the Markov chain Monte Carlo method was used. The environmental gradient of each characteristic was defined using a 99% credibility interval of the contemporary group's solutions. Animal model showed better fit to AFC data and the two-step reaction norms model was the best to the other characteristics. Heritabilities were 0.21 ± 0.01 for AFC and ranged from 0.27 ± 0.04 to 0.58 ± 0.02 , 0.26 ± 0.05 to 0.57 ± 0.02 , 81 ± 0.03 to 0.03 ± 0.02 , 0.05 ± 0.02 to 0.86 ± 0.03 along the environmental gradient for SC365, SC450, GL and ACP, respectively. Correlations between intercept and slope of the reaction norms allied to the reaction norms graphic plots of the 10 reproducers with largest number of children suggest the presence of GEI complex for SC365 and SC450, and GEI scale effect for GL and ACP. However, high correlations between the environments indicate that the GEI for SC450 and ACP is of low magnitude and its inclusion on genetic evaluations would not influence the animal's selection.

Key words: *Bos indicus*, Bayesian inference, reaction norms, phenotypic plasticity, environmental sensitivity.

* Adviser: Carlos Henrique Mendes Malhado, *D.Sc.* UESB and Coadvisers: Paulo Luiz de Souza Carneiro, *D.Sc.* UESB and Diego Pagung Ambrosini, *D.Sc.* IFAP.

I – REFERENCIAL TEÓRICO

1.1. Introdução

O estudo da interação genótipo ambiente (IGA) via modelos de normas de reação (MNR) possibilita distinguir genótipos suscetíveis a mudanças no desempenho dos animais de acordo com o nível ambiental (Ferreira et al., 2015). Dessa forma, é esperado a identificação de rebanhos mais ou menos sensíveis às variações ambientais. A inclusão dessas variações adaptativas nas avaliações genéticas gera maior precisão nas predições dos valores genéticos para as características testadas, resultando numa seleção mais efetiva e com maior progresso genético.

A IGA via normas de reação em características de crescimento de bovinos de corte tem sido bastante estudada (Cardoso et al., 2007; Corrêa et al., 2009; Santana Jr. et al., 2012; Rodríguez & Guerra, 2013; Ferreira et al., 2015; Raidan et al., 2015; Ambrosini et al., 2016a; Rashid et al., 2016). Entretanto, estudos que avaliam a IGA em características reprodutivas de raças zebuínas são menos numerosos. Ambrosini et al. (2016b) observaram mudanças de classificação no ranking de touros para idade ao primeiro parto (IPP) e intervalo de partos (IDP) em ambientes de melhor manejo. Santana Jr. et al. (2014) também encontraram muitas alterações no ranking de valores genéticos em diferentes ambientes para produtividade acumulada (PAC) e poucas para perímetro escrotal. Trabalhos que avaliam a IGA em características reprodutivas de raças taurinas, principalmente ligadas à precocidade sexual, são mais facilmente encontrados na literatura (Carolino et al., 2007; Haile-Mariam et al., 2008), talvez pelo maior apelo econômico destas ou pela quantidade e facilidade de acesso aos dados.

Melhorias na eficiência reprodutiva de bovinos de corte podem ser alcançadas através de manejos nutricional e sanitário adequados, condições favoráveis de bem-estar e pela seleção de características reprodutivas (Rosa et al., 2013). É fundamental avaliar os efeitos da IGA no gado de corte também sobre estas características, por serem as mais importantes quando se deseja aumentar o desfrute do rebanho via métodos de seleção e melhoramento genético. Brumatti et al. (2011) verificaram que características reprodutivas como habilidade de permanência e probabilidade de prenhes aos 14 meses,

foram de 4,28 a 13,46 vezes mais importantes economicamente do que características de crescimento como peso à desmama, ganho de peso pós-desmama e peso ao sobreano.

Assim, objetivou-se estimar parâmetros e tendências genéticas diretas em função do gradiente ambiental para idade ao primeiro parto, perímetro escrotal padronizado aos 365 e 450 dias de idade, período de gestação e produtividade acumulada a partir de dados de bovinos da raça Nelore nascidos nas regiões no Norte e Nordeste do Brasil, em virtude das diferenças ambientais significativas e da enorme gama de variações climáticas encontradas nestas regiões.

1.2. Definição de interação genótipo ambiente (IGA)

O valor fenotípico dos descendentes resulta dos efeitos do genótipo (G), do ambiente (A) e da interação destes fatores (IGA). Assim, a resposta diferenciada dos genótipos às variações ambientais pode ocasionar alteração na classificação dos genótipos nos diferentes ambientes (Falconer & Mackay, 1996). O que torna um indivíduo pior que outro num dado ambiente é a falta de atributos genéticos para responder de forma efetiva à influência daquele ambiente. Portanto, a IGA ocorre quando os indivíduos não dispõem de “potencial genético” que garanta o perfeito equilíbrio entre eles e o ambiente em que vivem. Na maioria das vezes esta interação é desconsiderada nas análises. Quando ela existe e não é contemplada na modelagem, inflaciona o fator ambiental ou a parte residual no modelo estatístico, o que causa redução nas estimativas de herdabilidade além de inferências viesadas.

A IGA é uma das bases da teoria da evolução das espécies por meio da seleção natural, proposta por Charles Darwin (1809-1882) em 1859. Animais mais adaptados a um determinado ambiente levam vantagem e tendem a deixar mais descendentes que animais menos adaptados da mesma espécie. Um exemplo de IGA contribuindo para a seleção natural seria os diferentes tipos de pelagens que mamíferos de uma dada espécie apresentam na natureza e que os tornam mais ou menos visíveis aos predadores, o que influencia na taxa de sobrevivência e conseqüentemente na possibilidade de gerar mais descendentes que os menos adaptados. Na seleção artificial o melhorista ou criador, mesmo que empiricamente, utiliza os efeitos da IGA para aumentar sua lucratividade e “sobrevivência” do seu negócio ao utilizar e selecionar animais mais adaptados para o tipo de ambiente em que ele se encontra. Como é o caso de pecuaristas que optam por

criar bovinos zebuínos quando em regiões tropicais, ou aqueles que em regiões temperadas utilizam raças taurinas.

Em animais domesticados a IGA é mais visível ao nível raças, porém, um fato interessante é que animais de uma mesma população apresentam comportamento adaptativo diferente quando submetidos a ambientes contrastantes (Hammond, 1947). Dessa forma, reprodutores cujas progênes apresentam alta performance produtiva em uma região, ou em um determinado sistema de produção, podem não manter sua superioridade em ambientes diferentes. Para que os genes desejados tenham a oportunidade de expressar seus efeitos para fins de seleção, os animais devem ser mantidos e avaliados no mesmo ambiente onde suas progênes serão criadas (Lush, 1945).

Segundo Pereira (2001), duas questões fundamentais emergem da discussão da IGA: A) o “ranking” (classificação) dos animais, com base nos seus méritos genéticos, é o mesmo em todos os ambientes? B) a herdabilidade de uma característica é diferente nos diversos ambientes?

A IGA pode causar três efeitos que ajudam a responder estas perguntas: a reclassificação dos reprodutores nos estratos ambientais baseado no seu valor genético; o efeito de escala, que diz respeito à heterogeneidade de variância genética e residual entre os ambientes; e a heterogeneidade nas correlações entre duas ou mais características no ambiente (Ambrosini, 2015).

De acordo com Woltereck (1909), quando um organismo produz uma resposta fenotípica que varia como uma função contínua em relação ao ambiente ao qual está exposto, esta relação é chamada de norma de reação. O modelo de norma de reação linear é uma função de covariância que permite atribuir a cada animal dois coeficientes de regressão (intercepto e inclinação), que predizem o valor genético em função do ambiente. Assim, cada animal terá um valor genético predito para cada ambiente (Ambrosini, 2015). A vantagem deste modelo é que a resposta da seleção pode ser predita não somente na expressão fenotípica em todo o ambiente, mas também na sensibilidade ambiental da característica às mudanças no ambiente (De Jong & Bijma, 2002). Através da estatística e do uso dessas funções de covariância, o MNR pode ser generalizado para um número infinito de ambientes (ou caracteres), possibilitando estudar a norma de reação dos animais para variações gradativas no ambiente de produção, pela regressão do desempenho dos genótipos no valor médio do desempenho observado em cada ambiente (De Jong, 1995; Falconer & Mackay, 1996).

A metodologia de norma de reação no estudo da IGA propõe que que o ambiente seja classificado numa escala (gradiente ambiental) em que as características possuam continuidade fisiológica sobre o ambiente (De Jong & Bijma, 2002). Diversos autores descrevem possibilidades da regressão da mensuração de uma característica numa variável ambiental, gerando uma norma de reação, bem como o uso de regressão aleatória e das funções de covariância como modelos para estimação de parâmetros de covariância (Kirkpatrick & Heckman, 1989; Gomulkiewicz & Kirkpatrick, 1992; Schaeffer, 2004; Albuquerque, 2004). Com a utilização de funções de covariância, obtidas via modelos de regressão aleatória, por meio dos quais se obtém a NR dos animais de acordo com as variações gradativas no ambiente de produção, pode-se identificar os genótipos de melhor desempenho em cada extrato do gradiente ambiental estudado (Ambrosini, 2015).

Em termos gerais, têm-se observado variações expressivas dos parâmetros genéticos em função do gradiente ambiental. A maior parte dos autores tem constatado maiores coeficientes de herdabilidade para características como peso e produção de leite, quando o gradiente ambiental se torna favorável e mais homogêneo (Kolmodin & Bijma, 2004; Cardoso, 2011; Ambrosini et al., 2012). Isto permite distinguir os genótipos mais ou menos sensíveis às mudanças ambientais (robustez e plasticidade fenotípica) além de poder definir classes ambientais ou nível de baixo, médio e alto manejos, levando-se em consideração os desvios padrão das soluções dos GC ou estabelecendo um intervalo de credibilidade das informações.

A plasticidade fenotípica retrata a habilidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em decorrência de sua interação com o meio ambiente, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993; Via et al., 1995). Mecanismos epigenéticos promovem a regulação da expressão gênica por modificações químicas, tais como metilação do DNA e da cromatina, modificação das histonas e dos RNAs não codificadores. Modificações estas que resultam em mudanças fenotípicas sem alteração da sequência de bases do DNA. Essas mudanças são herdáveis, podendo ser transmitidas para a próxima geração, ativando, desativando ou modificando a expressão de determinado gene ou característica. Portanto, robustez e plasticidade fenotípica constituem fatores evolutivos importantes, por serem mecanismos geradores de variabilidade, dado que o genoma é dinâmico e sofre alterações durante a vida do indivíduo. Se diferentes genótipos têm norma de reação variada então há ocorrência de IGA, dessa forma robustez e plasticidade fenotípica estão relacionadas à IGA (De Jong & Bijma, 2002). A plasticidade não é propriedade geral do genótipo, mas é específica a

características ou ao conjunto delas. Uma dada característica pode ser plástica para determinado fator ambiental, mas não a outro. Assim, características distintas podem representar diferentes graus de sensibilidade ambiental (Ambrosini, 2015).

1.3. Importância da IGA para o melhoramento de bovinos de corte

A bovinocultura de corte abrange um número elevado de ambientes diferenciados e uma maior exposição de genótipos a diferenças ambientais pela aplicação em larga escala de tecnologias da reprodução como a inseminação artificial (IA) e a transferência de embriões (TE). Nesse contexto, a IGA abre uma discussão sobre o quanto que um melhoramento feito num dado ambiente poderá “ser levado” se o genótipo for transferido para outro ambiente (Falconer & Mackay, 1996). Corrêa et al (2007), alertaram que a IGA pode prejudicar o progresso genético de bovinos de corte pelo uso inadequado de reprodutores, sendo fundamental a consideração desta interação nas avaliações genéticas.

Em bovinos a reprodução depende da forma como a genética estimula respostas à ação de fatores externos, dentre os quais salientam-se a qualidade e a quantidade dos nutrientes, além do conforto térmico. A eficiência de aproveitamento de nutrientes depende de processos fisiológicos e metabólicos que por sua vez depende de fatores genéticos (Bauman et al., 1994). A demanda da expressão deste potencial genético em função do ambiente explica grande parte da ocorrência da IGA. Já no que diz respeito ao conforto térmico, as respostas fisiológicas podem ser rápidas (cardiovasculares, respiratórias ou de comportamento) e/ou lentas (endócrinas, enzimáticas ou metabólicas). A Lei da Segregação Genética, proposta por Gregor Johan Mendel (1822-1884) em 1865 explica o fato de dois irmãos completos serem diferentes em relação à eficiência na dissipação de calor. Entretanto, apenas com a informação de pedigree, desconsiderando a IGA, é impossível identificar esta diferença.

Resistência a doenças e infestação por endo e ectoparasitas também se caracterizam como fatores chave da IGA em gado de corte. Apesar das raças zebuínas serem reconhecidas como resistentes ao *Boophilus microplus*, ectoparasita mais comum entre os bovinos, é possível encontrar animais altamente susceptíveis, o que demonstra a variabilidade genética para esta característica e chama a atenção para a importância de se observar os efeitos da IGA nesse sentido. Mota et al. (2018) avaliando a resistência ao carrapato nas raças taurinas Hereford e Braford sob a abordagem da IGA concluíram que

esta pode ser usada para aumentar a precisão da seleção entre ambientes de modo a escolher touros mais resistentes.

Outro ponto importante para a consideração da IGA nas avaliações genéticas de bovinos de corte é que ela auxilia a produção sustentável de carne aumentando a eficiência do sistema de produção e trazendo maior retorno econômico pelo incremento de produtividade, ao passo em que gera mais empregos pela necessidade de tecnificação da atividade e ainda diminuindo os impactos ao meio ambiente, pois reduz a necessidade de recursos ambientais como terra e água.

Informalmente os pecuaristas sabem da existência da IGA e discutem entre eles sobre os genótipos (touros) mais adequados para os diferentes sistemas de criação (ex.: extensivo, semiextensivo, confinado, etc.). Daí a necessidade de se trabalhar cientificamente a IGA de modo a obter respostas com embasamento científico e poder orientar os criadores sobre o que e onde usar de acordo com seus objetivos.

1.4. Implementação da IGA em programas de melhoramento genético

De forma geral os programas de melhoramento genético podem ser divididos em três passos: i) Avaliação genética, que busca isolar o componente genético dos demais fatores; ii) Seleção, baseada no componente genético através de critérios de seleção (com objetivos pré-definidos) e de acordo com a intensidade de seleção desejada; iii) Acasalamento, entre os indivíduos selecionados maximizando as diferenças esperadas nas progênes (DEPs) e minimizando a endogamia. A avaliação genética é talvez o passo mais importante e depende de informações básicas como o valor fenotípico bruto obtido no campo, a condição ambiental de coleta desse valor fenotípico bruto, a genealogia que também é conhecida como pedigree e atualmente a informação genômica.

É possível que programas de avaliação genética façam melhor uso do componente genético da sensibilidade ambiental (dado pela inclinação da norma de reação), através da sua incorporação nos métodos de avaliação, o que poderia melhorar a eficiência da seleção. O método de análise tradicional desconsidera a IGA e busca isolar o componente genético por meio do modelo misto unicaracterístico de Henderson (1975):

$$y = X\beta + Zu + e \quad [1]$$

Em que: y é o fenótipo bruto; $X\beta$ são os efeitos ambientais removidos do componente genético como ano e estação de nascimento, rebanho, condição de criação, etc.; Zu são os efeitos genéticos; e e é o erro residual.

A análise da IGA tem sido proposta através da correlação genética, no caso de estarem envolvidos dois ambientes diferentes (Pereira, 2001). Quando uma característica é medida em dois ambientes distintos esta deve ser considerada, do ponto de vista genético e estatístico, como duas características diferentes, por exemplo: y_1 = peso ao sobreano a pasto e y_2 = peso ao sobreano confinado. Nesta metodologia o ambiente deve ser dividido em um número limitado de subclasses. Em poucos ambientes, o componente genético pode ser isolado por meio do modelo misto multicaracterístico (Henderson & Quaas, 1976), que pode ser representado da seguinte forma:

$$y_i = X\beta + Zu_i + e \quad [2]$$

Em que: y_i é o fenótipo bruto nos diferentes ambientes; $X\beta$ são os efeitos ambientais, exceto condição de criação, removidos do componente genético; Zu_i são os efeitos genéticos nos diferentes ambientes; e e é o erro residual.

Vários autores utilizaram este tipo de metodologia para evidenciar a existência de IGA (Rorato et al., 1998; De Mattos et al., 2000; Toral et al., 2004). Vale lembrar que, apesar de o animal apresentar apenas uma das características, por ser criado confinado ou a pasto, as informações de parentesco e/ou genômica irão permitir a conectabilidade dos dados.

Para Robertson (1959), correlações genéticas entre a mesma característica medida em ambientes distintos devem ser iguais ou menores que 0,80 para que seja considerada a IGA. Falconer & Mackay (1996) citam que, se a correlação genética entre as observações da mesma característica em dois ambientes diferentes for igual a 1,0, é indicativo que o mesmo grupo de genes que afeta a expressão da característica em um ambiente também afetará no outro ambiente. Desta forma, não existe a necessidade de se calcular a IGA, dado que selecionando para um ambiente, conseqüentemente, se estaria selecionando para o outro.

Entretanto, na prática a análise da IGA é mais complexa. Existem diferenças, por exemplo, dentro dos confinamentos no que se refere à infraestrutura, nível de tecnificação, etc. Da mesma forma a condição de criação a pasto difere de uma fazenda para outra pela posição geográfica, pluviosidade, oferta de forragem, dentre outras características. Por isso, Kolmodin et al. (2002) propuseram o MNR para análise

considerando a IGA em muitos ambientes, utilizado um modelo estatístico de regressão aleatória linear para descrever o modelo genético da norma de reação. Este método, além de incluir a informação de uma variável dependente no modelo explanatório, tem a vantagem de discriminar os ambientes como mais ou menos favoráveis. Este modelo é uma generalização do modelo misto unicaracterístico de Henderson, onde a norma de reação individual pode ser predita pela regressão aleatória dos valores fenotípicos de animais relatados no gradiente ambiental, supondo que o mesmo indivíduo não pôde ser medido em muitos ambientes (Kolmodin, 2003). Para Su et al. (2006), o MNR é adequado para descrever a IGA porque pode acomodar um grande número de níveis ambientais com poucos parâmetros. Para Ambrosini et al. (2016a), esta é uma forma eficiente de se estudar a IGA, pois utiliza a regressão aleatória linear, em que é descrita a mudança gradual e contínua de cada genótipo, em função do gradiente ambiental.

Inicialmente o MNR foi proposto em duas etapas distintas (Kolmodin et al., 2002; Calus & Veerkanp, 2003; Cardoso et al., 2005). Na primeira etapa, são estimados os efeitos dos grupos de contemporâneos (GC) através do modelo misto unicaracterístico (MA) para definição do gradiente ambiental. Na segunda etapa as estimativas de GC são utilizadas como covariáveis “conhecidas” num modelo de regressão aleatório para obtenção das normas de reação.

Para Cardoso & Tempelman (2012) a abordagem de dois passos pode subestimar a incerteza estatística levando a previsões tendenciosas sobre o mérito genético animal ao incluir efeitos de GC como covariáveis “conhecidas” na segunda etapa desta. Su et al (2006) propuseram o método de um passo que evita as limitações do método de duas etapas. Trata-se de uma abordagem é puramente bayesiana para estimar o gradiente ambiental e a norma de reação de forma simultânea. Na medida em que a covariável associada à norma da reação é tratada como desconhecida, é possível realizar inferências para todas as incógnitas juntas dentro do modelo de norma de reação linear de uma única etapa.

Mota et al. (2016a) implementaram MNR de um e dois passos para avaliar IGA para resistência ao carrapato em bovinos Hereford e Braford. As estimativas de herdabilidade foram normalmente maiores para MHNR do que para o MA, sendo que os modelos de um passo baseados em variâncias residuais heterogêneas levaram a estimativas de herdabilidade mais altas. Além disso, modelos de uma etapa geralmente apresentaram maiores estimativas de variâncias genéticas.

No Brasil os programas de melhoramento utilizam o método do Melhor Preditor Linear não Viesado (BLUP) para predição de valores genéticos, que pressupõe a ausência de IGA nas análises. Em alguns serviços internacionais de avaliação genética a IGA já é uma realidade. O Interbull (2018) usa um método cientificamente avançado conhecido como avaliação múltipla entre países (MACE) para calcular o mérito genético de touros de rebanhos leiteiros dos diferentes países participantes. O modelo BREEDPLAN (2018) usado para avaliação genética de gado de corte na Austrália oferece opções para modelar as interações touro x rebanho como uma forma de IGA, o que pode representar cerca de 5-10% da variação (Graser et al., 2005). Este modelo não leva em consideração as interações genótipo-ambiente em larga escala na expressão das características, ele supõe que a correlação genética entre as expressões da característica "X" em diferentes locais é suficientemente próxima de 1,0.

1.5. Novas tecnologias em IGA

Ganho genético representa a superioridade genética dos descendentes em relação à média da geração dos pais e depende basicamente da acurácia de predição, intensidade de seleção, variabilidade genética e intervalo de gerações (Carneiro JR., 2009). O progresso genético, por unidade de tempo, é usualmente mais importante do que o progresso por geração, de modo que o intervalo de geração é fator importante no cálculo da resposta à seleção (Lopes et al., 2005). O ganho genético esperado por unidade de tempo é dado por:

$$\Delta G_{ano} = \frac{i+r_{AI}+\sigma_A}{L} \quad [3]$$

Em que: ΔG_{ano} é o ganho genético por ano; i é a intensidade de seleção; r_{AI} é a acurácia da seleção; σ_A é o desvio-padrão genético aditivo e L é o intervalo de gerações.

Pela equação [3] observa-se três fatores que afetam o ganho genético anual: diferencial de seleção, dado pela intensidade de seleção; herdabilidade da característica, que pode ser aumentada pelo aumento da variância aditiva; e intervalo de gerações. Todas as medidas capazes de aumentar a eficiência reprodutiva resultam em diminuição do intervalo de gerações (Pereira, 2001).

O uso de tecnologias reprodutivas como a IATF – Inseminação Artificial em Tempo Fixo, já é comum entre pecuaristas brasileiros. Segundo dados da Associação Brasileira de Inseminação Artificial – ASBIA (2015), no ano de 2014, a raça Nelore foi

responsável por 57% de um total de 1.095.238 doses de sêmen de gado de corte comercializadas no país. Dentre as vantagens do uso desta tecnologia para o ganho genético estão o aumento da intensidade de seleção, pela possibilidade de utilização em larga escala do material genético de animais selecionados em programas de melhoramento, e a diminuição do intervalo de gerações. Dada a influência da IGA na expressão fenotípica de características quantitativas espera-se que com a inclusão do MNR nos programas de avaliação genética aliado ao uso da IATF haja um incremento no ganho genético anual nos rebanhos de corte. Ambrosini et al. (2016b) concluíram que as acurácias dos valores genéticos e as herdabilidades aumentam com a melhoria ambiental e mostraram possibilidades de ganhos genéticos por seleção e uso de genótipos em ambientes de médio e alto manejo.

A possibilidade de estimar o valor genético de um indivíduo pelo valor genético de seus parentes baseia-se no fato de que quanto maior o grau de parentesco entre dois animais maior será a quantidade de genes em comum e, conseqüentemente, maior será a semelhança de desempenho entre ambos (Carneiro Jr., 2009). Isto é fundamental nos casos em que os indivíduos não possuem informações sobre seu desempenho ou elas não existem em quantidade suficiente, ou ainda, em características que não se expressam em um dos sexos (ex. produção de leite), neste último caso o valor genético do indivíduo é obtido por informações de parentes do sexo oposto. Uma forma de suprir a falta de informações fenotípicas é a inclusão de informações genômicas nos programas de melhoramento. A seleção genômica ampla (GWS) ou seleção genômica (GS) foi proposta por Meuwissen et al. (2001) como uma forma de aumentar a eficiência e acelerar o melhoramento genético. A GWS enfatiza a predição simultânea dos efeitos de milhares de marcadores genéticos de DNA dispersos em todo o genoma de um organismo, de forma a capturar os efeitos de todos os locos e explicar toda a variação genética de um caráter quantitativo (Resende et al., 2012). Este tipo de seleção utiliza os conceitos de populações de treinamento (indivíduos genotipados e fenotipados para estimação dos efeitos de marcadores) e validação (apenas indivíduos genotipados para estimação dos valores genômicos) o que assegura maior acurácia para indivíduos não fenotipados por meio do cruzamento dos dados. No âmbito da IGA a seleção genômica permite identificar quais os mecanismos que causam esta interação, sendo um complemento deste tipo de análise e especialmente útil em características de difícil mensuração, como emissões de gases do efeito estufa, ou avaliadas tardiamente e com pouco número de informações fenotípicas, como qualidade de carcaça e eficiência alimentar.

A predição e a seleção genômica podem ser realizadas em fases muito juvenis de plantas e animais, acelerando assim o processo de melhoramento genético. Adicionalmente, a própria predição tende a ser mais acurada por considerar o real parentesco genético dos indivíduos em avaliação, em detrimento do parentesco médio esperado matematicamente (Resende, 2007). Ao escolher um reprodutor num sumário de touros deve-se observar a DEP (desempenho esperado na progênie) e sua acurácia para cada característica de interesse. A DEP tradicional para indivíduos não fenotipados é a média dos pais. Já a DEP genômica para indivíduos não fenotipados não está sujeita a esta condição, uma vez que a seleção genômica permite comparar animais não aparentados aumentando o grau de conectabilidade dos dados através do conceito de IBS (Identity by State) que captura o parentesco a nível molecular por meio de marcadores SNP (Single Nucleotide Polymorphism). Saadi et al. (2014), buscando reduzir o intervalo entre gerações, estimaram o valor genético genômico em embriões, criando a possibilidade de, em conjunto com as informações de IGA, selecionar os embriões que irão gerar animais mais adaptados para serem criados em determinado ambiente.

Silva et al. (2014) propuseram o uso de MNR para a predição de valores genéticos genômicos (GEBV's) e concluíram que esses modelos representam uma abordagem promissora para o tratamento de características afetadas pela IGA. A utilização de uma matriz genômica permitiu estimar os efeitos de SNPs por interações ambientais e a predição do mérito genético de animais sem prole em diferentes níveis ambientais. Assim os MNR genômica que representaram as IGA superaram o modelo genômico padrão mostrando um aumento na acurácia.

Mota et al. (2016b) inferiram sobre a existência de IGA para resistência a carrapatos de bovinos com base em vários modelos, incluindo modelos animais tradicionais (AM) e modelos hierárquicos bayesianos de normas de reação (HBRNM), com diferentes hipóteses de variabilidade genética e residual. Os autores concluíram que o HBRNM em um único passo, que estimaram conjuntamente covariáveis ambientais e normas de reação, incluindo informações genômicas pode ser usado para descrever a presença de IGA, sendo que os modelos que consideraram a variância residual heterocedástica levaram a estimativas de herdabilidade mais altas. O conhecimento dos efeitos de SNP e/ou da interação de genes candidatos sob a abordagem da norma de reação podem ser usados para aumentar a precisão da seleção entre ambientes e escolher melhor os touros (Mota et al., 2018).

Através de análise de associação genômica (GWAS) por redes gênicas, Verardo et al. (2017) concluíram que, diferentes genes envolvidos no mesmo processo biológico podem influenciar a característica dependendo do ambiente onde a população está localizada. Diferentes arquiteturas genéticas foram identificadas e inferidas em diferentes ambientes pelos autores que destacaram a relevância de novas análises de redes gênicas para explorar a arquitetura complexa de características quantitativas.

1.6. Referências

ALBUQUERQUE, L.G. Regressão Aleatória: Nova tecnologia pode melhorar a qualidade das avaliações genéticas. In: Simpósio da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 5o., Pirassununga, SP, **Anais...**, 2004.

AMBROSINI, D.P.; CARNEIRO, P.L.S.; BRACCINI Neto, J.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R. e CARDOSO, F.F. Interação genótipo × ambiente quanto ao peso ao ano em bovinos Nelore Mocho no Nordeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.47, n.10, p.1489-1495, 2012.

AMBROSINI, D.P.; Normas de reação em características produtivas e reprodutivas de bovinos da raça Nelore no Nordeste do Brasil. 2015. 86p. **Tese** (Doutorado Zootecnia). Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Itapetinga-BA.

AMBROSINI, D.P.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARNEIRO, P.L.S. Interação genótipo x ambiente via modelos de normas de reação para características de crescimento em bovinos Nelore. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.51, n.2, p.177-186, 2016a.

AMBROSINI, D.P.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARDOSO, F.F.; CARNEIRO, P.L.S. Genotype × environment interactions in reproductive traits of Nelore cattle in northeastern Brazil. **Tropical animal health and production**, v.48, n.7, p.1401-1407, 2016b.

ASSOCIAÇÃO BRASIELIRA DE INSEMINACÃO ARTIFICIAL – ASBIA. Index ASBIA mercado 2014, 2015. Disponível em: <<http://www.asbia.org.br/novo/upload/mercado/index2014.pdf>>. Acesso em: 29 set 2017.

BAUMAN, D.E.; DUNSHEA, F.R.; BOISCLAIR, Y.R.; MCGUIRE, M.A., HARRIS, D.M.; HOUSEKNECHT, K.L. Regulation of nutrient partitioning: homeostasis, homeorhesis and exogenous somatotropin. In: **7th International Conference on Production Disease in Farm Animals**. Cornell University, Ithaca, NY, p.306, 1994.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetics**, New York, v.13, p.115–155, 1965.

BREEDPLAN – **International Beef Recording Scheme**. Disponível em: <http://breedplan.une.edu.au>. Acesso em: 11 out. 2018.

BRUMATTI, R.C.; FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; FORMIGONNI, I.B. Desenvolvimento de índice de seleção em gado corte sob o enfoque de um modelo bioeconômico. **Archivos de Zootecnia**, v.60, n.230, p.205-213, 2011.

CALUS, M.P.L. e VEERKAMP, R.F. Estimation of environmental sensitivity of genetic merit for milk production traits using a random regression model. **Journal Dairy Science**, v.86, n.11, p.3756-3764, 2003.

CARDOSO, L.L. Hierarchical Bayesian models for genotype x environment estimates in post-weaning gain of Hereford bovine via reaction norms. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.40, n.2, p.294- 300, 2011.

CARDOSO, F.F.; TEMPELMAN, R.J. Linear reaction norm models for genetic merit prediction of Angus cattle under genotype by environment interaction. **Journal of Animal Science**. v.90, n.7, p.2130–2141, 2012.

CARDOSO, F.F.; ROSA, G.J.M. e TEMPELMAN, R.J. Multiple-breed genetic inference using heavy tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**. v.83, n8, p.1766- 1779, 2005.

CARNEIRO JR, J.M. Melhoramento genético animal. In: GONÇALVES, R.C.; OLIVEIRA, L.C. Embrapa Acre: ciência e tecnologia para o desenvolvimento sustentável do Sudoeste da Amazônia. Rio Branco, AC: Embrapa Acre-Capítulo em livro técnico (INFOTECA-E), p.197-208. 2009. Acesso em: ago. 2018, Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/661781>>.

CAROLINO, N., GAMA, L.T., ESPADINHA, P., Interações genótipo X ambiente em caracteres reprodutivos e de crescimento de bovinos alentejanos. **Archivos de Zootecnia**, 56, 2007.

CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Efeito da interação genótipo-ambiente na avaliação genética de Bovinos de corte. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.13, n.2, p.153-159, 2007.

CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Caracterização da interação genótipo-ambiente e comparação entre modelos para ajuste do ganho pós-desmama de bovinos Devon via normas de reação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.38, n.8, p.1460-1467, 2009.

DE JONG, G. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. **American Naturalist**, University of Chicago, USA, v.145, n.4, p.493-512. 1995.

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

DE MATTOS, D.; BERTRAND, J. K. e MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. **Journal Animal Science**, Champaign, v.78, n.8, p.2121-2126, 2000.

FALCONER, D.S. & MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow, UK: Longman Group Ltd., 1996.

FERREIRA, J.L.; BRITO LOPES, F.; SANTOS DE LIRA, T.; SOARES GARCIA, J.A.; BARBOSA LÔBO, R.; SAINZ, R.D. Genotype-environment interaction of maternal influence characteristics in Nelore cattle bred in the Brazilian humid tropical regions by reaction norm. **Semina: Ciências Agrárias**, v.36, n.4, p.2787-2798, 2015.

GOMULKIEWICZ, R.; KIRKPATRICK, M. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. **Evolution**, Society for the Study of Evolution, Tempe, AZ USA, v.46, n.2, p.390-411, 1992.

GRASER, H.U.; TIER, B.; JOHNSTON, D.J.; BARWICK, S.A. Genetic evaluation for the beef industry in Australia. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v.45, n.8, p.913-921, 2005.

HAILE-MARIAM, M.; CARRICK, M.J.; GODDARD, M.E. Genotype by environment interaction for fertility, survival, and milk production traits in Australian dairy cattle. **Journal of Dairy Science**, v.91, n.12, p.4840-4853, 2008.

HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. **Biological Reviews**, v.22, n.3, p.195-203, 1947.

HENDERSON, C.R. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. **Biometrics**, v.31, n.2, p.423-447, 1975.

HENDERSON, C.R.; QUAAS, R.L. Multiple trait evaluation using relatives records. **Journal of Animal Science**, v.43, n.6, p.1188-1197, 1976.

INTERBULL – **International Bull Evaluation Service**. Disponível em: <http://www.interbull.org>. Acesso em: 11 out. 2018.

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

KOLMODIN, R. Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding. 2003. 35f. **Tese (Doutorado)** – Department of Animal Breeding and Genetics, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 2003.

KOLMODIN, R.; STRAMBERG, E.; MADSEN, JENSEN, J. e JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic Dairy Cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculture Scandinavia, Section A, Animal Science**, v.52, p.11–24, 2002.

KOLMODIN, R.; BIJMA, P. Response to mass selection when the genotype by environment interaction is modelled as a linear reaction norm. **Genetics Selection Evolution**. v. 36, p. 435-454, 2004.

LOPES, P.S.; PIRES, A.; REIS FILHO, J.C.; TORRES, R. **Teoria do melhoramento animal**. Belo Horizonte: FEPMVZ Editora, p.89, 2005.

LUSH, J.L. **Animal Breeding Plans**. Ames: Iowa State College Press, 1945.

MEUWISSEN, T.H.E.; HAYES, B.J.; GODDARD, M.E. Prediction of Total Genetic Value Using Genome-Wide Dense Marker Maps. **Genetics**, v.157, n.4, p.1819-1829, 2001.

MOTA, R.R.; TEMPELMAN, R.J.; LOPES, P.S.; AGUILAR, I.; SILVA, F.F.; CARDOSO, F.F. Genotype by environment interaction for tick resistance of Hereford and Braford beef cattle using reaction norm models. **Genetics Selection Evolution**, v.48, n.1, p.3, 2016a.

MOTA, R.R.; LOPES, P.S.; TEMPELMAN, R.J.; SILVA, F.F.; AGUILAR, I.; GOMES, C.C.G.; CARDOSO, F.F. Genome-enabled prediction for tick resistance in Hereford and Braford beef cattle via reaction norm models. **Journal of Animal Science**, v.94, n.5, p.1834-1843, 2016b.

MOTA, R.R.; SILVA, F.F.; LOPES, P.S.; TEMPELMAN, R.J.; SOLLERO, B.P.; AGUILAR, I.; CARDOSO, F.F. Analyses of reaction norms reveal new chromosome regions associated with tick resistance in cattle. **Animal**, v.12, n.2, p.205-214, 2018.

PEREIRA, J.C.C. **Melhoramento genético aplicado à produção animal**. Belo Horizonte: FEPMVZ Editora, 3.ed., p.555, 2001.

RAIDAN, F.S.S.; PASSAFARO, T.L.; FRAGOMENI, B.O.; JOSAHKIAN, L.A.; PEREIRA, I.G.; TORAL, F.L.B. Genotype \times environment interaction in individual performance and progeny tests in beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.93, n.3, p.920-933, 2015.

RASHID, M.M.; HOQUE, M.A.; HUQUE, K.S.; BHUIYAN, A.K.F.H. Genotype \times environment interactions in growth performance of Brahman crossbred cattle in Bangladesh. **Asian Journal of Animal Sciences**, v.10, p.68-76, 2016.

RESENDE, M.D.V. Seleção genômica ampla (GWS) e modelos lineares mistos. *In: Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético*. Embrapa Florestas, Colombo, v.362, p.517-534, 2007.

RESENDE, M.D.V.; SILVA, F.F.; LOPES, P.S.; AZEVEDO, C.F. **Seleção Genômica Ampla (GWS) via Modelos Mistos (REML/BLUP), Inferência Bayesiana (MCMC), Regressão Aleatória Multivariada (RRM) e Estatística Espacial**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa/Departamento de Estatística, p.291, 2012.

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

RODRÍGUEZ, Y.; GUERRA, D. Evidence of genotype-environment interaction for final live weight in the performance test of the Cuban Zebu. **Cuban Journal of Agricultural Science**, v.47, n.1, p.13-17, 2013.

RORATO, P.R.N.; VERNEQUE, R.S.; MARTINEZ, M.L.; FERREIRA, G.B. e VALENTE, J. Interação genótipo-ambiente para a produção de leite em rebanhos da raça Holandesa no Brasil. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v.29, n.4, p. 717-720,1998.

ROSA, A.N.; MARTINS, E.N.; MENEZES, G.R.O.; SILVA, L.O.C. **Melhoramento genético aplicado em gado de corte: Programa Geneplus - Embrapa**. Brasília, DF: Embrapa Gado de Corte-Livro científico (ALICE), 1.ed, p.256, 2013.

SAADI, H.A.S.; VIGNEAULT, C.; SARGOLZAEI, M.; GAGNÉ, D.; FOURNIER, É.; DE MONTERA, B.; CHESNAIS, J.; BLONDIN, P.; ROBERT, C. Impact of whole-genome amplification on the reliability of pre-transfer cattle embryo breeding value estimates. **BMC genomics**, v.15, n.1, p.889, 2014.

SANTANA JR, M.L.; ELER, J.P.; CARDOSO, F.F.; ALBUQUERQUE, L.G.; BIGNARDI, A.B. e FERRAZ, J.B.S. Genotype by environment interaction for birth and weaning weights of composite beef cattle in different regions of Brazil **Livestock Science**, v.149, n.3, p.242–249, 2012.

SANTANA JR, M.L.; ELER, J.P.; BIGNARDI, A.B.; MENÉNDEZ-BUXADERA, A.; CARDOSO, F.F.; FERRAZ, J.B.S. Multi-trait linear reaction norm model to describe the pattern of phenotypic expression of some economic traits in beef cattle across a range of environments. **Journal of Applied Genetics**, v.56, n.2, p.219-229, 2014.

SCHAEFFER, L.R. Application of random regression models in animal breeding. **Livestock Production Science**, v.86, n.1-3, p.35-45, 2004.

SCHEINER, S.M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecologic Systems**, Palo Alto, v.24, p. 35-68, 1993.

SILVA, F.F.; MULDER, H.A.; KNOL, E.F.; LOPES, M.S.; GUIMARÃES, S.E.F.; LOPES, P.S.; MATHUR, P.K.; VIANA, J.M.S.; BASTIAANSEN, J.W.M. Sire evaluation for total number born in pigs using a genomic reaction norms approach 1. **Journal of Animal Science**, v.92, n.9, p.3825-3834, 2014.

SU G.; MADSEN P.; LUND M.S.; SORENSEN D.; KORSGAARD I.R.; JENSEN J. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, 84:1651–7, 2006.

TORAL, F.L.B.; SILVA, L.O.C.; MARTINS, E.N.; GONDO, A.; SIMONELLI, S.M. Interação Genótipo x Ambiente em Características de Crescimento de Bovinos da Raça Nelore no Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.33, n.6, p.1445-1455, 2004.

VERARDO, L.L.; LOPES, M.S.; MATHUR, P.; MADSEN, O.; SILVA, F.F.; GROENEN, M.A.M; KNOL, E.F.; LOPES, P.S.; GUIMARÃES, S.E.F. Gene networks for total number born in pigs across divergent environments. **Mammalian Genome**, v.28, n.9-10, p.426-435, 2017.

VIA, S.; GOMULKIEWICS, R.; DE JONG, G.; SCHEINER, S.M.; VAN TIENDEREN, P.H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v.10, p.212- 217, 1995.

WOLTERECK, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien. **Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft**, Stuttgart, v19. p. 110–173. 1909.

II – OBJETIVO GERAL

Avaliar as interações genótipo ambiente em bovinos da raça Nelore, no Norte e Nordeste do Brasil, nas características: idade ao primeiro parto (IPP), perímetro escrotal padronizado aos 365 e 450 dias de idade (cm) (PE365 e PE450), período de gestação (PG) e produtividade acumulada (PAC), mediante o estudo de normas de reação, obtida por regressão aleatória, usando uma abordagem bayesiana.

III – INTRODUÇÃO

A eficiência produtiva em bovinos de corte passa obrigatoriamente pela identificação de fêmeas de maior rentabilidade e as características reprodutivas estão diretamente relacionadas com o aproveitamento do ciclo de vida da vaca. A inclusão dessas características no programa de melhoramento é de suma importância quando o objetivo de seleção é o maior retorno econômico ao criador. Brumatti et al. (2011) evidenciaram a necessidade de se reformular os atuais índices de seleção dando maior ênfase às características reprodutivas por serem economicamente mais relevantes.

A seleção para redução da idade ao primeiro parto (IPP) tem como vantagens promover a diminuição no intervalo entre gerações e a redução do número de categorias animais em desenvolvimento dentro da fazenda, com consequência no aumento da taxa de desfrute do rebanho (Matos et al., 2013). Medidas do perímetro escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), utilizadas como critério de seleção para melhorar a eficiência reprodutiva em gado de corte, são de fácil mensuração e apresentam herdabilidades de média a alta magnitude (Moreira et al., 2015). O período de gestação (PG) tem forte relação com o período de serviço, quanto menor a duração da gestação maior o tempo para a matriz se recuperar a fim de produzir uma cria por ano. Bezerros nascidos de gestações mais curtas têm menor peso ao nascer, diminuindo a chance da ocorrência de partos distócicos e ainda tendem a produzir mais kg de carne/hectare/ano (Rocha et al., 2005). A produtividade acumulada (PAC) reflete a habilidade da fêmea parir numa idade jovem, manter a regularidade de partos, bem como a sua capacidade em desmamar os bezerros pesados (Grossi et al., 2008). Carvalho e Bittencourt (2015) encontraram um valor econômico de R\$ 2,91/kg para cada 1% de melhora no desempenho para PAC, contra R\$ 1,44/kg e R\$ 1,76/kg para peso à desmama e peso ao ano, respectivamente.

Quando interação genótipo ambiente (IGA) existe e não é considerada nas avaliações genéticas, pode prejudicar o progresso genético das populações pelo uso inadequado de reprodutores. Dadas as suas dimensões continentais e a grande diversidade climática, de relevo, solos e sistemas de produção do Brasil, objetivou-se de colaborar com as discussões sobre os efeitos da IGA em características reprodutivas de gado de corte neste país, avaliando IPP, PE365, PE450, PG e PAC em bovinos da raça Nelore, utilizando abordagem bayesiana via modelos de normas de reação (MNR).

IV – MATERIAL E MÉTODOS

As informações utilizadas nas análises foram extraídas de um banco de dados, cedido pela Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores (ANCP), com 60.954 registros de animais da raça Nelore nascidos entre 1978 e 2014 em vários estados do Brasil.

Para melhor expressar as condições de criação os animais foram agrupados de acordo com sua estação de nascimento. Os registros de IPP, PE450 e PAC foram agrupados em quatro estações: maio a julho; agosto a outubro; novembro a janeiro; fevereiro a abril. PG também teve os registros agrupados em quatro estações, porém, com um mês de variação: abril a junho; julho a setembro; outubro a dezembro; janeiro a março. Já para PE365 foram utilizadas apenas três estações: junho a setembro, outubro a janeiro e fevereiro a maio. Grupos de contemporâneos (GC) foram formados considerando fazenda, sexo, estação de nascimento e ano de nascimento a fim de melhorar as estimativas dos valores genéticos.

Em todas as características, apenas registros pertencentes a GC com no mínimo 10 animais e valores fenotípicos no intervalo de mais ou menos três desvios padrão da média da população foram mantidos. Também foram mantidos apenas o arquipélago principal de cada característica após análise de conectabilidade (mínimo de 10 laços genéticos) no programa AMC (Roso & Schenkel, 2006) (Tabela 1).

Tabela 1. Dados descritivos e critérios utilizados para descarte de observações.

| Parâmetro | IPP | PE365 | PE450 | PG | PAC |
|---|--------|--------|--------|-------|--------|
| Registros no arquivo inicial | 17.882 | 14.537 | 14.433 | 6.073 | 8.029 |
| Animais em GC < 10 observações e DP > 3 | 308 | 79 | 70 | 3.099 | 127 |
| Animais desconectados | 11 | 19 | 13 | 12 | 0 |
| Touros na matriz de parentesco | 1.554 | 992 | 904 | 278 | 956 |
| Vacas na matriz de parentesco | 25.184 | 10.135 | 9.818 | 4.638 | 12.550 |
| Registros no arquivo final | 17.563 | 14.439 | 14.350 | 2.962 | 7.902 |
| Total de indivíduos na matriz de parentesco | 26.738 | 25.566 | 25.072 | 4.916 | 13.506 |

As análises descritivas e edição do banco de dados foram feitas utilizando rotinas criadas por Cardoso (2008) no programa SAS (Statistical Analysis System, versão 9.0). Por meio do software InterGen 1.2 (Cardoso, 2010), foram ajustados modelos hierárquicos de Bayes com parâmetros definidos em níveis ou estágios estruturados, que contemplem a diversidade de situações comuns em dados de desempenho animal (Ambrosini et al., 2012). Inicialmente, foi usado o modelo animal padrão (MA), que ignora a IGA, para

estimar os valores genéticos para efeitos médios de ambiente com base nos grupos de contemporâneos. Foram estimados além dos efeitos sistemáticos, os efeitos genéticos aditivos direto, efeito de ambiente permanente (apenas para PG) e efeito residual, representados matricialmente da seguinte forma:

$$\text{PG: } y_{ij} = x'_i + X_j + a_i + ep_i + e_{ij} \quad [4]$$

$$\text{IPP, PE365, PE450 e PAC: } y_{ij} = x'_i + X_j + a_i + e_{ij} \quad [5]$$

em que: y_{ij} = registro do animal i no ambiente j ; x'_i = vetor de incidência; X_j = efeito ambiental aleatório (grupo de contemporâneo); a_i = valor genético aditivo do animal i ; ep_i = efeito de ambiente permanente (apenas para PG); e_{ij} = erro residual.

Duas metodologias foram propostas como alternativas às equações [4 e 5], para estimar as sensibilidades ambientais dos diferentes genótipos, utilizando modelos hierárquicos de normas de reação (MHNR). Pelo MHNR o valor genético do animal é obtido em função do nível ambiental médio, correspondente à solução do GC ao qual o registro pertence (Cardoso et al., 2005). O modelo hierárquico de norma de reação com dois passos - MHNR_{2P}, proposto por Kolmodin et al. (2002), visto com mais frequência na literatura, utiliza as estimativas de soluções ambientais do MA como covariáveis “conhecidas” em um modelo de regressão linear (Calus et al., 2002; Kolmodin et al., 2002).

$$\text{PG: } y_{ij} = x'_i + \phi \hat{X}_j + a_i + ep_i + b_i \hat{X}_j + e_{ij} \quad [6]$$

$$\text{IPP, PE365, PE450 e PAC: } y_{ij} = x'_i + \phi \hat{X}_j + a_i + b_i \hat{X}_j + e_{ij} \quad [7]$$

em que: ϕ = coeficiente de regressão fixo; a_i = valor genético aditivo direto do intercepto ou nível da norma de reação do animal i ; b_i = coeficiente de regressão aleatório ou inclinação da norma de reação do animal i no ambiente representando por \hat{X}_j ; ep_i = efeito de ambiente permanente (apenas para PG); \hat{X}_j = preditor de X_j obtido no MA [4 e 5].

Su et al. (2006) propuseram o modelo hierárquico de norma de reação com um único passo - MHNR_{1P}, que, apesar semelhança com o anterior [6 e 7] estima simultaneamente as soluções dos GC e das normas de reação dos animais. Este processo de estimação diferente do MHNR_{1P} supera uma limitação do modelo de dois passos que pode gerar subavaliação da incerteza e predições viesadas dos valores genéticos por usar uma estimativa prévia conhecida, \hat{X}_j , no lugar de uma covariável verdadeira “desconhecida”, X_{ij} (Ambrosini et al., 2016a).

$$\text{PG: } y_{ij} = x'_i + X_j + a_i + ep_i + b_i X_j + e_{ij} \quad [8]$$

$$\text{IPP, PE365, PE450 e PAC: } y_{ij} = x'_i + X_j + a_i + b_i X_j + e_{ij} \quad [9]$$

Para Ambrosini et al. (2016b), se a heterogeneidade de variância genética é aceitável, a existência de variância residual também deve ser. Deste modo, em relação à variância residual foram assumidas suposições de homocedasticidade para MA, MHNR_{2P} (MHNRHO_{2P}) e MHNR_{1P} (MHNRHO_{1P}), com $e_i \sim N(0, \sigma_e^2)$, e heterocedasticidade para MHNR_{2P} (MHNRHE_{2P}) e MHNR_{1P} (MHNRHE_{1P}), com $e_i \sim N(0, \sigma_{e_{ij}}^2)$.

O amostrador de Gibbs foi utilizado, por meio do método de Monte Carlo via cadeias de Markov (MCMC), para a obtenção das estimativas de todos os parâmetros genéticos através do software InterGen 1.2. Foi necessária a aplicação de um passo extra (Metropolis-Hastings) para os modelos heterocedásticos. Uma análise piloto com 55.000 ciclos, intervalo de salvamento (*thin*) de 5 e período de descarte (*burn-in*) de 5.000 ciclos determinou o melhor número de iterações. Através do pacote BOA - Bayesian Output Analysis (Smith, 2007), do software R (R Development Core Team, 2016), e usando o arquivo de resposta “*varcompsam*” foram analisados o tamanho da cadeia de iterações e o *thin* pelo teste Raftery & Lewis (1992), já o *burn-in* foi avaliado pelo critério de Heidelberger & Welch (1983). Após este passo novas análises foram realizadas utilizando os valores de cadeias sugeridos pelos testes, que variaram de 100 a 700 mil ciclos. A convergência das cadeias nos diferentes modelos foi testada utilizando o critério de Geweke (1992), do pacote BOA, que se baseia num teste Z de igualdade de médias do logaritmo da distribuição condicional dos dados das primeiras iterações (10% iniciais), após o *burn-in*, e da última parte da cadeia de Markov (últimas 50%).

Foi definido um gradiente ambiental utilizado o intervalo de credibilidade de 99% das soluções do GC. Para PE365, PE450 e PAC, os valores mínimo e máximo dos intervalos representam os ambientes de baixo e alto manejo, respectivamente, o valor zero representa o ambiente médio. Para IPP e PG, valores negativos do gradiente ambiental são considerados favoráveis, pois representam ambientes que condicionam menores valores fenotípicos, desejáveis nestas características. Por outro lado, ambientes com valores positivos estão relacionados com os maiores valores fenotípicos, desfavoráveis.

As herdabilidades e valores genéticos foram calculados utilizando os valores das médias *a posteriori* dos componentes de variância estimados. Seguindo a metodologia de Corrêa et al. (2009) para os MHNR, a variância genética aditiva num ambiente X ($\sigma_A^2|X$) foi obtida pela equação:

$$\sigma_A^2|X = \sigma_a^2 + X^2\sigma_b^2 + 2X\sigma_{ab} \quad [10]$$

na qual: σ_a^2 e σ_b^2 = componentes de variâncias do intercepto e inclinação da norma de reação, respectivamente; σ_{ab} = covariância genética entre intercepto e inclinação da norma de reação.

A variância residual num ambiente X ($\sigma_e^2|X$), dada simplesmente por σ_e^2 no MA e MHNHRHO, foi estimada nos modelos heterocedásticos pela equação:

$$\sigma_e^2|X = \sigma_e^2 \times \hat{\eta}^X \quad [11]$$

na qual: σ_e^2 = componente de variância residual e η = parâmetro de heterogeneidade de variância no gradiente ambiental.

Já as herdabilidades foram estimadas pelo quociente da variância genética pela variância fenotípica, como segue:

$$h_A^2|X = \frac{\sigma_A^2|X}{\sigma_A^2|X + \sigma_e^2|X} \quad [12]$$

O modelo de melhor ajuste aos dados foi definido utilizando três critérios: o Critério de Informação da Deviance (DIC) (Spiegelhalter et al., 2002); Deviance baseada nos Fatores de Bayes (BF), proposto por Newton & Raftery (1994) como o desvio com base no estimador de Monte Carlo; e a Deviance baseada na Ordenada Preditiva Condicional (CPO) (Gelfand, 1996). O menor grau de afastamento dentre os modelos avaliados por estes desvios em relação a um modelo de ajuste hipotético perfeito indicou o modelo de melhor ajuste.

As correlações de Spearman foram calculadas para comparar a classificação dos reprodutores pelo modelo de norma de reação de melhor ajuste e no modelo animal, de modo a avaliar as consequências da IGA na seleção em diferentes ambientes.

Os genótipos dos animais foram classificados de acordo com o desvio padrão das inclinações de cada característica em: extremamente robusto ($|b_i| < \sigma_b$), robusto ($\sigma_b \leq |b_i| < 2\sigma_b$), plástico ($2\sigma_b \leq |b_i| < 3\sigma_b$) e extremamente plástico ($|b_i| \geq 3\sigma_b$) (Ambrosini, 2016a). Reprodutores com genótipo robusto às mudanças ambientais têm valores de inclinações (b_j) próximos a zero e valor genético (g_j) relativamente constante no gradiente ambiental (X_i). Enquanto reprodutores com genótipos plásticos possuem valores elevados de b_j , ou seja, alteram substancialmente o seu desempenho no gradiente ambiental (Falconer, 1990).

V – RESULTADOS E DISCUSSÃO

Verifica-se que as médias fenotípicas observadas estiveram dentro dos limites de normalidade para a raça em questão (Tabela 2), sendo corroborado com valores relatados na literatura para IPP (Azevêdo et al., 2006; Boligon e Albuquerque, 2010; Malhado et al., 2010; Nepomuceno et al., 2012; Matos et al., 2013; Barbosa et al., 2015; Moreira et al., 2015; Araújo Neto et al., 2018), PE365 (Boligon et al., 2007; Moreira et al., 2015), PE450 (Boligon et al., 2007; Matos et al., 2013; Moreira et al., 2015), PG (Rocha et al., 2005; Azevêdo et al., 2006; Mucari et al., 2011; Chud et al., 2014; Moreira et al., 2015) e PAC (Azevêdo et al., 2005; Chud et al., 2014; Santana Jr. et al., 2014).

Tabela 2. Estrutura descritiva dos dados de características reprodutivas de bovinos da raça Nelore no Norte e Nordeste do Brasil.

| Característica | Nº de observações | GC | Média e DP | CV (%) | Máximo | Mínimo |
|----------------|-------------------|----|--------------|--------|--------|--------|
| IPP (meses) | 17.563 | 94 | 36,04 ± 4,92 | 13,65 | 49 | 21 |
| PE365 (cm) | 14.439 | 37 | 20,41 ± 2,24 | 10,96 | 32,0 | 14,6 |
| PE450 (cm) | 14.350 | 49 | 23,37 ± 2,97 | 12,71 | 37,2 | 15,5 |
| PG (dias) | 2.962 | 53 | 294,7 ± 5,79 | 1,97 | 313 | 277 |
| PAC (kg) | 7.911 | 61 | 143,1 ± 29,3 | 20,46 | 250 | 49 |

GC = grupos de contemporâneos; DP = desvio-padrão; CV = coeficiente de variação

Obteve-se convergência ($p > 0,05$), pelo teste Geweke (2002), para todos os parâmetros do MA, bem como dos modelos hierárquicos de Bayes com homogeneidade e heterogeneidade de variância (Tabela 3). Em pelo menos um dos parâmetros dos demais modelos não se observou convergência, acredita-se que a dificuldade de convergência se deva à quantidade de animais no banco de dados, à arquitetura das características e/ou ao número de componentes de variância a serem estimados pelo modelo.

O MA mostrou melhor ajuste para IPP, apresentando valores inferiores em dois dos critérios de convergência (DIC e CPO). Portanto, pode-se inferir que para esta característica, a utilização de modelos de norma de reação para estimar a sensibilidade ambiental dos diferentes genótipos não ocasionaria mudanças significativas na classificação dos animais. De forma semelhante, Faria et al. (2011) concluíram que a não-inclusão dos efeitos de IGA não afetaram a seleção baseada nas predições dos valores genéticos para o peso ao desmame em bovinos da raça Nelore. Para as demais características o modelo de dois passos foi o de melhor ajuste aos dados, sendo o

homocedástico (MHNRRHO_{2P}) para PE365 e PE450 e o heterocedástico (MHNRRHE_{2P}) para PG e PAC.

Tabela 3. Critério de Informação da Deviance (DIC); Deviance baseada na Ordenada Preditiva Condicional (CPO) e a Deviance baseada nos Fatores de Bayes (FB), no modelo animal padrão (MA) e nos modelos hierárquicos de normas de reação: homocedástico dois passos e um passo (MHNRRHO_{2P}, MHNRRHO_{1P}) e heterocedástico dois passos e um passo (MHNRRHE_{2P}, MHNRRHE_{1P})

| Modelo | Característica | DIC | CPO | FB |
|-----------------------|----------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| MA | IPP | 122870,5 ¹ | 106607,2 ¹ | 100710,8 ³ |
| MHNRRHO _{2P} | IPP | 124080,8 ² | 106722,4 ² | 99544,6 ¹ |
| MHNRRHE _{2P} | IPP | 133159,6 ³ | 107569,6 ³ | 99917,6 ² |
| MA | PE365 | 72427,9 ³ | 64763,9 ² | 57807,3 ³ |
| MHNRRHO _{2P} | PE365 | 70421,0 ¹ | 64203,7 ¹ | 56853,5 ¹ |
| MHNRRHE _{2P} | PE365 | 72272,9 ² | 65683,6 ³ | 57033,5 ² |
| MA | PE450 | 81394,7 ² | 72190,5 ² | 65205,4 ³ |
| MHNRRHO _{2P} | PE450 | 77463,7 ¹ | 71306,3 ¹ | 64888,4 ² |
| MHNRRHO _{1P} | PE450 | 85157,9 ³ | 73023,5 ³ | 64577,3 ¹ |
| MA | PG | 27344,4 ³ | 19842,2 ³ | 18128,8 ³ |
| MHNRRHE _{2P} | PG | 21781,8 ¹ | 19213,5 ² | 17902,5 ¹ |
| MHNRRHE _{1P} | PG | 21822,0 ² | 19057,6 ¹ | 18058,0 ² |
| MA | PAC | 88389,5 ³ | 76079,3 ² | 72258,9 ² |
| MHNRRHE _{2P} | PAC | 87516,5 ¹ | 76252,0 ³ | 72085,8 ¹ |
| MHNRRHE _{1P} | PAC | 87837,5 ² | 76065,0 ¹ | 72284,7 ³ |

1, 2 e 3 indicam a ordem do melhor ajuste.

Observou-se um aumento exponencial da variância residual para PG e PAC em direção aos piores ambientes (Tabela 4). No ambiente médio a $\sigma_e^2|h_i$ estimada para PG foi próxima da encontrada por Azevêdo et al. (2006) e Moreira et al. (2015) (23,61 e 23,21, respectivamente), ambos utilizando o método da Máxima Verossimilhança Restrita (REML). Já para PAC a $\sigma_e^2|h_i$ estimada no ambiente médio esteve abaixo dos valores encontrados por Azevêdo et al. (2005) (748,01) pelo método REML, e Santana Jr. et al. (2014) (664,58) usando inferência bayesiana. Para Carneiro Jr. et al. (2007) na presença de heterogeneidade de variâncias, estas metodologias se comportam de forma semelhante. Entretanto, para populações pequenas a metodologia Bayesiana conduz a melhores estimativas de acordo com o nível de informação *a priori*.

A estimativa da herdabilidade média *a posteriori* ($h_A^2|h_i$) para IPP foi de moderada magnitude e similar aos valores encontrados por Azevêdo et al. (2006) e Matos et al. (2013) para animais da raça Nelore no Norte e Nordeste do Brasil, o que sugere a possibilidade de obtenção de ganhos genéticos pela seleção de animais precoces. A redução da IPP e conseqüente melhoria da eficiência reprodutiva das fêmeas pode ser

alcançada a longo prazo pela seleção para maior perímetro escrotal nos touros (Boligon et al., 2007). Para Moreira et al. (2015), estimativas de herdabilidades muito semelhantes para PE365 e PE450, como apresentadas na Tabela 4, indicam que o uso da mesma intensidade de seleção em ambas as idades favorece a resposta à seleção da PE365, pois os ganhos genéticos desta estão associados a maiores retornos econômicos, pela escolha de touros sexualmente precoces.

Tabela 4. Média *a posteriori* e desvio padrão das variâncias genética e residual, herdabilidade, correlação entre intercepto e inclinação das normas de reação e mínimo e máximo das inclinações.

| Característica | Gradiente Ambiental | Variância Genética | Variância Residual | Herdabilidade | Correlação | Inclinação | |
|----------------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------|--------------|------------|------|
| | | | | | | Min | Max |
| IPP | MA | 4,48 ± 0,29 | 17,33 ± 0,28 | 0,21 ± 0,01 | - | - | |
| PE365 | MA | 1,69 ± 0,07 | 2,98 ± 0,06 | 0,36 ± 0,01 | - | | |
| PE365 | -1,54 | 1,05 ± 0,22 | 2,78 ± 0,06 | 0,27 ± 0,04 | | | |
| PE365 | 0 | 1,56 ± 0,07 | 2,78 ± 0,06 | 0,36 ± 0,01 | 0,66 ± 0,05 | -0,52 | 0,82 |
| PE365 | 1,12 | 3,78 ± 0,21 | 2,78 ± 0,06 | 0,58 ± 0,02 | | | |
| PE450 | MA | 2,90 ± 0,13 | 5,17 ± 0,11 | 0,36 ± 0,01 | - | | |
| PE450 | -2,12 | 1,75 ± 0,44 | 4,96 ± 0,11 | 0,26 ± 0,05 | | | |
| PE450 | 0 | 2,48 ± 0,13 | 4,96 ± 0,11 | 0,33 ± 0,02 | 0,62 ± 0,08 | -0,44 | 0,46 |
| PE450 | 1,90 | 6,50 ± 0,37 | 4,96 ± 0,11 | 0,57 ± 0,02 | | | |
| PG | MA | 5,51 ± 1,17 | 24,00 ± 1,01 | 0,18 ± 0,04 | - | | |
| PG | -2,77 | 25,57 ± 2,85 | 5,18 ± 0,85 | 0,81 ± 0,03 | | | |
| PG | 0 | 7,98 ± 0,95 | 19,04 ± 0,79 | 0,28 ± 0,03 | -0,83 ± 0,08 | -0,86 | 0,73 |
| PG | 3,15 | 2,80 ± 1,35 | 85,92 ± 15,0 | 0,03 ± 0,02 | | | |
| PAC | MA | 292,1 ± 16,4 | 501,6 ± 14,3 | 0,37 ± 0,02 | - | | |
| PAC | -18,6 | 101,4 ± 38,4 | 2.122 ± 368 | 0,05 ± 0,02 | | | |
| PAC | 0 | 303,4 ± 16,5 | 457,1 ± 13,3 | 0,40 ± 0,02 | 0,84 ± 0,09 | -0,77 | 0,88 |
| PAC | 16,7 | 716,1 ± 63,7 | 117,3 ± 18,9 | 0,86 ± 0,03 | | | |

Diversos trabalhos encontrados na literatura apresentam estimativas de herdabilidade para PG na raça Nelore com valores de baixa a moderada magnitude (Rocha et al., 2005; Azevêdo et al., 2006; Mucari et al., 2011; Chud et al., 2014; Moreira et al., 2015) semelhante ao MA (Tabela 4). A estimativa de herdabilidade média *a posteriori* ($h_A^2|h_i$) para PG no MHNRE_{2P} decresceu ao longo do gradiente ambiental. Fatores ambientais, condições corporais das matrizes e variações na composição genética dos animais podem ser apontados como causas de variabilidade na duração do PG e, embora pareça haver variabilidade suficiente que justifique a inclusão desta característica em programas de melhoramento, esta é pequena em decorrência dos limites fisiológicos da raça. Se indicada, a seleção para reduzir o PG poderia ser realizada utilizando-se reprodutores avaliados com diferença esperada na progênie (DEP) negativa, expressando menor duração de gestação, nos ambientes com valores negativos para GC. No entanto,

Azevêdo et al. (2006) ressaltam que períodos de gestação muito curtos estão ligados a menores pesos ao nascer e à gestação de bezerros do sexo feminino e frisam que a seleção deve ser realizada apenas em rebanhos em que o peso ao nascimento esteja dentro do ideal para a raça, evitando-se a perda de recém-nascidos por baixo peso. Mucari et al. (2011) lembram ainda que a seleção para menor PG deve resultar em menor peso ao nascimento, sem interferir no valor do peso ao ano.

Na raça Nelore, apenas 17% das diferenças na duração da gestação podem ser atribuídas às diferenças entre as vacas (Rocha et al., 2005). Moreira et al. (2015), explicam que as vacas têm uma duração de gestação com pouca variação dos valores médios e concluíram que a seleção direta do PG como uma característica do bezerro pode trazer maior ganho genético do que quando selecionado como um traço da vaca. Mucari et al., (2011), calcularam um coeficiente de repetibilidade de 0,09 para o PG como característica da vaca, indicando baixa correlação entre os períodos de diferentes gestações das fêmeas e inferiram que os principais efeitos que irão determinar o PG são inerentes ao bezerro e não à mãe.

A utilização da PAC como critério de seleção é importante devido sua associação genética favorável com características como precocidade sexual, fertilidade e habilidade materna. As herdabilidades estimadas pelo MHNRE_{2P} para PAC variaram de forma crescente ao longo do gradiente ambiental, sendo superiores à h^2 do MA nos efeitos de GC positivos ($h_i > 0$), que representam os melhores ambientes e inferiores a esta nos efeitos de GC negativos ($h_i < 0$), que representam os piores ambientes. Azevêdo et al. (2005) esclarecem que diferenças no desempenho médio para PAC observadas em diferentes trabalhos se devem, provavelmente, à superioridade no manejo dos rebanhos utilizados pelos autores, incluindo regiões em que as particularidades climáticas favorecem a pecuária. A herdabilidade média *a posteriori* ($h_A^2 | h_i$) no ambiente médio foi maior que as apresentadas por Azevêdo et al. (2005), Chud et al. (2014) e Grossi et al. (2008), isto é, $0,11 \pm 0,06$, $0,11 \pm 0,02$ e $0,19 \pm 0,06$, respectivamente, embora estes tenham utilizado o REML. Utilizando inferência bayesiana, Faria et al. (2007), Eler et al. (2014) e Santana Jr. et al. (2014) estimaram um intervalo de confiança de 95% para herdabilidade da PAC de 0,19 a 0,31; 0,14 a 0,19; 0,13 a 0,46, respectivamente. Para Dal Zotto et al. (2007), discrepâncias nos parâmetros genéticos de características reprodutivas em diferentes trabalhos podem ser atribuídas ao número de registros disponíveis por animal, definição do modelo estatístico, procedimentos de coleta e edição de dados, além da precisão e consistência entre os avaliadores.

A média *a posteriori* da correlação entre intercepto e inclinação da norma reação ($r_{a,b}$) foi moderada e positiva para PE365 e PE450 (Tabela 4) e aliada à plotagem gráfica das linhas de normas de reação dos 10 reprodutores com maior número de filhos (Figura 1) sugerem a presença de IGA complexa, que ocorre quando há mudança de posto (ou seja, posição) com reclassificação dos animais. PG e PAC apresentaram $r_{a,b}$ alta (Tabela 4) com as diferenças entre os valores genéticos acentuando-se nos melhores ambientes (Figura 1), negativos para PG e positivos para PAC, com pouca reclassificação dos animais sugerindo a presença de efeito escala como forma de IGA. No caso de efeito escala, animais com maiores valores genéticos são os que mais respondem à melhoria ambiental (Mattar et al., 2011), sendo os genótipos de maior plasticidade.

A IGA complexa ressalta a importância de utilização de touros específicos para cada ambiente ou sistema de produção, pois suas progênes podem não apresentar o mesmo desempenho quando criadas em regiões diferentes e a utilização de touros de maneira errônea pode levar a grandes perdas genéticas. Ambrosini et al. (2016a) observaram IGA complexa com mudança de classificação para as características IPP e intervalo de partos, especialmente em ambientes de baixo e médio manejo e comentam que a variação da inclinação das normas de reação está diretamente relacionada à importância da IGA refletindo a sensibilidade ambiental de cada genótipo. Santana Jr. et al. (2014) também encontraram IGA complexa para perímetro escrotal, embora o coeficiente de variação e a medida de plasticidade adotada tenham indicado menor variação nas inclinações individuais das NR ao longo do gradiente ambiental.

Animais com maior valor genético nos ambientes de pior manejo para PG e PAC (Figura 1) tiveram maiores inclinações aumentando ainda mais seus valores genéticos nos melhores ambientes, podendo ser denominados como responsivos ou plásticos. Como observado por Carneiro et al. (2006), a classificação genética dos touros nestas características foi pouco influenciada pela presença de heterogeneidade de variância residual contemplada no modelo aplicado, dada a presença de conectividade genética entre os rebanhos. Para Carneiro et al. (2008), a heterogeneidade de variâncias e média fenotípica têm pequeno efeito sobre a avaliação genética e a alta conectividade genética dos dados melhora a predição dos valores genéticos de touros.

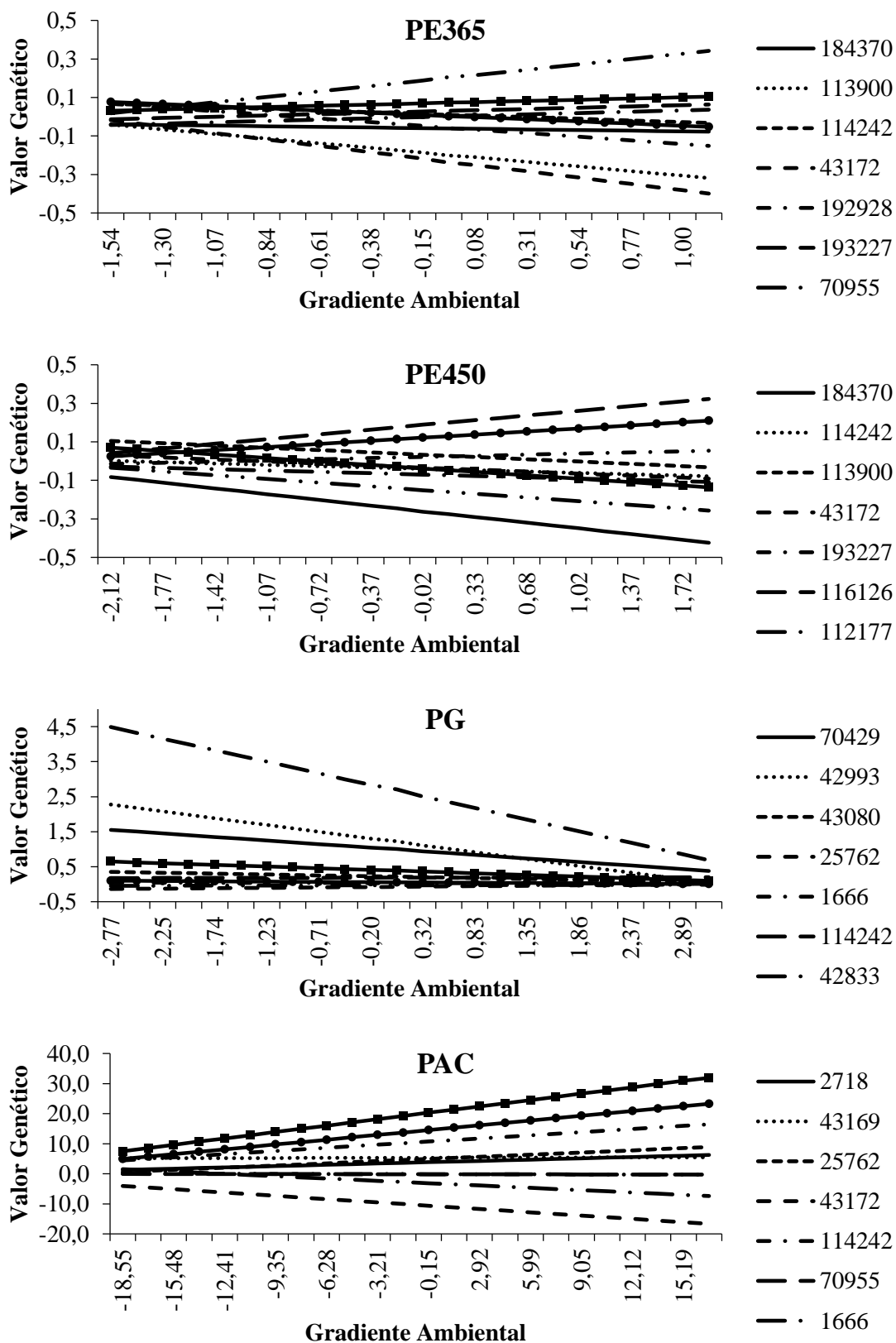


Figura 1. Normas de reação ao longo do gradiente ambiental para as características Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestação (PG) e Produtividade Acumulada (PAC) obtidas para os 10 reprodutores com maior número de filhos.

As correlações de Spearman entre os valores genéticos preditos dos reprodutores nos ambientes baixo, médio e alto do $MHNR_{2P}$ ficaram acima de 0,80 para PE450 e de 0,99 para PAC (Figura 2). Assim como as correlações de Spearman encontradas por Mattar et al. (2011) (acima de 0,90), estes resultados corroboram o efeito de escala como forma de IGA para PE450 e PAC. Assim, animais bem avaliados nestas características em ambientes ruins poderiam também demonstrar bom desempenho nos melhores ambientes. Correlações para PAC de 0,29, 0,36 e 0,83 entre os ambientes baixo e alto, baixo e médio, médio e alto, respectivamente, foram encontradas por Santana Jr. et al. (2014), indicando a presença de IGA complexa e a necessidade de avaliação genética específica em ambientes extremos. Ressalta-se que esse estudo foi realizado com animais da raça Nelore de fazendas localizadas nos estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul e Bahia. Acredita-se que as diferenças entre as correlações para PAC do presente estudo e aquelas encontrados por Santana Jr. et al. (2014) se devam à localização geográfica das fazendas bem como ao manejo dos rebanhos avaliados.

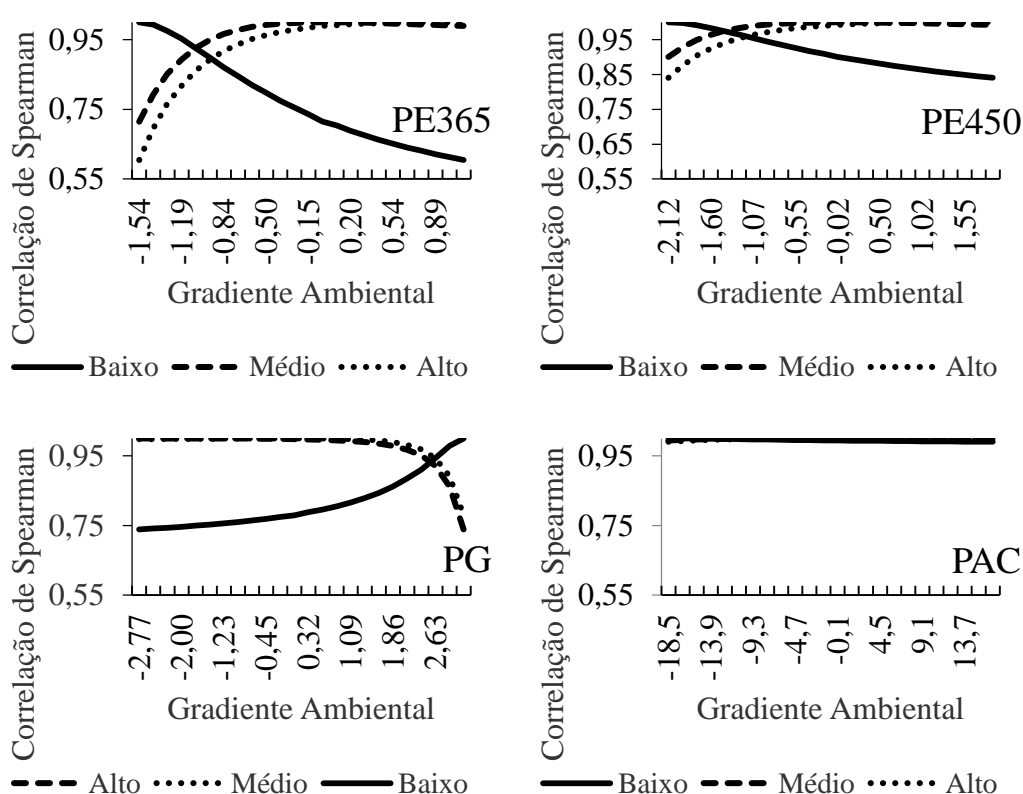


Figura 2. Correlações de Spearman entre os valores genéticos preditos dos reprodutores para Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestação (PG) e Produtividade Acumulada (PAC). As linhas indicam as correlações entre os ambientes baixo, médio, alto e todos os ambientes.

Para PE365 e PG, com base nas informações de suas progênes, touros selecionados em ambiente médio podem ser utilizados em ambiente alto e vice-versa, pois as correlações de Spearman entre estes ambientes ficaram acima de 0,95 (Figura 2). Ambrosini et al. (2016b) encontraram resultados semelhantes para características produtivas em gado Nelore, com correlações acima de 0,90 entre os ambientes médio e alto. Entretanto, a utilização nos ambientes médio e alto de reprodutores melhor avaliados para PE365 e PG no ambiente baixo, sem considerar a IGA nas avaliações, pode ser prejudicial para o progresso genético da característica pela seleção equivocada de reprodutores dadas as menores correlações apresentadas pela linha do ambiente baixo, especialmente para PE365.

As inclinações das normas de reação foram pequenas para a maioria dos animais com a média próxima de zero, o que representa reduzida sensibilidade à variação ambiental. Em todas as características aproximadamente 80% dos touros foram classificados como genótipos extremamente robustos e menos de 10% como genótipos plásticos ou extremamente plásticos (Figura 3). Para Mattar et al. (2011), estas variações adaptativas podem ser incluídas nos índices de seleção para selecionar genótipos mais robustos ou favorecer genótipos mais plásticos que respondam à melhoria ambiental de uma determinada característica.

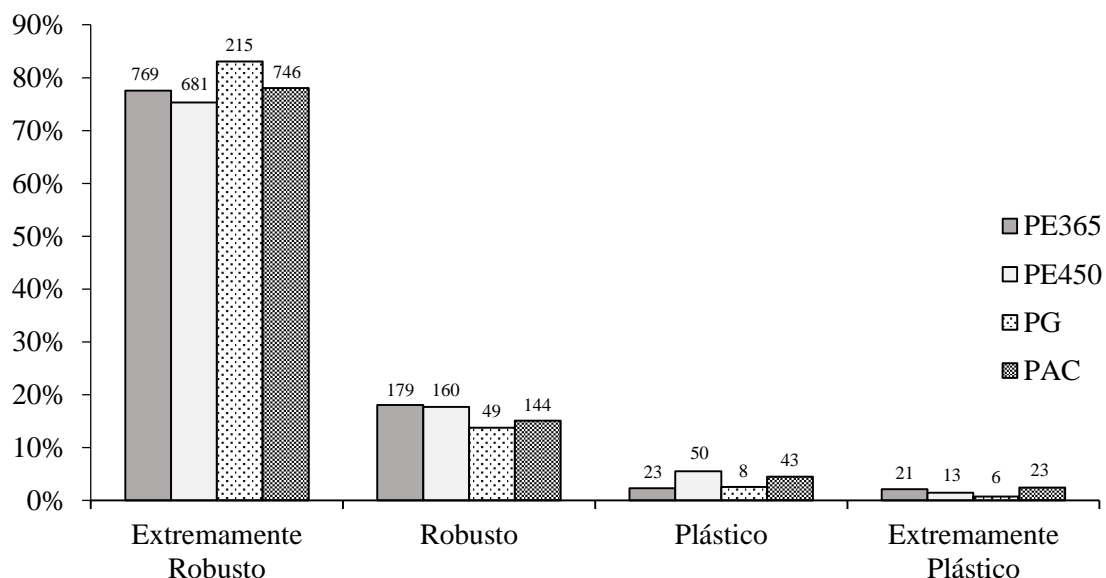


Figura 3. Porcentagem de reprodutores Nelore com diferentes tipos de plasticidade genotípica para Perímetro Escrotal aos 365 e 450 dias (PE365 e PE450), Período de Gestaç o (PG) e Produtividade Acumulada (PAC) no Norte e Nordeste do Brasil.

É comum entre os pecuaristas de corte a escolha para reprodução de touros com base somente nas DEP's para pesos, ou de touros famosos pela quantidade de doses de sêmen vendidas ou pelos filhos e filhas premiados em exposições. Outra forma de escolha bastante adotada apenas com apelo financeiro e sem nenhuma fundamentação técnica é a opção por doses de sêmen com valor mais acessível de touros sabidamente inferiores do ponto de vista genético. Estas práticas, aliadas à desconsideração da IGA pelos programas de melhoramento, têm levado criadores à maior utilização de touros robustos ou extremamente robustos inadvertidamente, especialmente em rebanhos comerciais.

Embora touros com genótipos robustos pareçam interessantes por apresentarem mérito constante em diferentes ambientes, a baixa amplitude de seus valores genéticos no gradiente ambiental reflete em progênes com desempenho inferior quando comparadas às de touros plásticos, especialmente nos ambientes que propiciam a expressão de todo seu potencial genético. A norma de reação ideal teria alto intercepto (alta produção) e inclinação plana, ou seja, animais robustos com excelente desempenho para uma dada característica em quaisquer condições ambientais. Porém, dada a dificuldade de se encontrar animais com este perfil, Araújo Neto et al., (2018) sugerem que na seleção de reprodutores para uso nas fazendas deve-se considerar o valor genético do animal para o gradiente ambiental específico, a fim de maximizar o ganho genético.

A média de progênes por reprodutor foi muito maior para os touros classificados como extremamente robustos em todas as características (Tabela 5). Comprovando a utilização desigual dos diferentes genótipos e a redução da incidência dos efeitos da IGA pelo uso de reprodutores com genótipos menos responsivos. Apesar do menor número de progênes os valores genéticos médios dos genótipos classificados como Plástico e Extremamente Plástico para PE365, PE450 e PG foram maiores em comparação aos Robustos e Extremamente Robustos, entenda-se que para PG valores negativos são melhores. Também houve um aumento destes valores na direção do melhor ambiente.

Ambrosini et al. (2016b) encontraram maior média de progênes, apesar do menor número de reprodutores, para genótipos plásticos e concluíram que existe a possibilidade de ganhos genéticos na seleção e uso destes genótipos em ambientes de médio e alto manejo. Isto realça a importância da utilização de touros plásticos e consideração da IGA nas avaliações genéticas. Para PAC não foi encontrada uma relação que explicasse os valores genéticos médios dos genótipos nos diferentes ambientes. Acredita-se que as altas correlações entre os ambientes baixo, médio e alto (acima de 0,99) (Figura 2) possam ter causado este comportamento.

Tabela 5. Número médio de progênes e valor genético médio nos diferentes ambientes e genótipos.

| Genótipo | Número de reprodutores | Média progênes | Valor genético médio (Baixo) | Valor genético médio (Médio) | Valor genético médio (Alto) |
|---------------|------------------------|----------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| PE365 | | | | | |
| Ext. Robusto | 769 | 17,11 | 0,0049 | 0,0069 | 0,0083 |
| Robusto | 179 | 6,70 | 0,0076 | 0,0252 | 0,0380 |
| Plástico | 23 | 1,78 | 0,0143 | 0,0245 | 0,0319 |
| Ext. Plástico | 21 | 2,62 | 0,0155 | 0,1135 | 0,1848 |
| PE450 | | | | | |
| Ext. Robusto | 681 | 18,58 | 0,0056 | 0,0140 | 0,0215 |
| Robusto | 160 | 9,17 | 0,0131 | 0,0321 | 0,0492 |
| Plástico | 50 | 4,06 | 0,0490 | 0,1255 | 0,1941 |
| Ext. Plástico | 13 | 2,62 | 0,0580 | 0,1333 | 0,2009 |
| PG | | | | | |
| Ext. Robusto | 215 | 12,79 | 0,0225 | 0,0991 | 0,1665 |
| Robusto | 49 | 3,92 | 0,0041 | 0,0893 | 0,1641 |
| Plástico | 8 | 1,50 | -0,0599 | -0,3320 | -0,5713 |
| Ext. Plástico | 6 | 1,67 | -0,1672 | -0,6555 | -1,0849 |
| PAC | | | | | |
| Ext. Robusto | 746 | 10,11 | 0,1301 | 0,3153 | 0,4824 |
| Robusto | 144 | 1,97 | -0,1462 | -0,2126 | -0,2725 |
| Plástico | 43 | 1,33 | -0,7887 | -1,5471 | -2,2317 |
| Ext. Plástico | 23 | 1,00 | -0,6878 | -1,3137 | -1,8786 |

Pelos resultados observados neste estudo para as características IPP e PAC, pode-se inferir que a inclusão da IGA via MNR não causaria mudanças na avaliação para seleção dos animais. Entretanto, os resultados obtidos para as características PE365 e PG, indicaram que os genótipos favoráveis para utilização em ambientes restritivos são, pelo menos em parte, diferentes daqueles necessários para promover ganhos genéticos em níveis ambientais médios e altos. Assim, recomenda-se que novos estudos sejam realizados para investigar a existência de IGA no desempenho de características reprodutivas de bovinos da raça Nelore no Norte e Nordeste do Brasil, em função da importância desta raça e dado o tamanho do rebanho, além da variedade de sistemas de produção, práticas de manejo e diversidade climática existentes nestas regiões.

VI – CONCLUSÕES FINAIS

Os modelos escolhidos pelos critérios e convergência indicam a presença de IGA para as características avaliadas, exceto IPP. Entretanto, as altas correlações entre os ambientes para PAC indicam que a IGA nesta característica é de baixa magnitude e, portanto, sua inclusão nas avaliações genéticas não causaria mudanças significativas na seleção dos animais.

De acordo com as estimativas de herdabilidade, a seleção direta para PE365 e PE450 deve proporcionar maiores ganhos genéticos comparado às características reprodutivas avaliadas em fêmeas (IPP, PG e PAC). O PE365 apresentou maior efeito de IGA complexa e a sua utilização como critério de seleção associada à IPP pode promover melhor resultado, devido ao impacto econômico destas duas características nos sistemas de produção de bovinos de corte.

O PG como característica da vaca, avaliado neste trabalho, apresentou diferentes estimativas de herdabilidade e correlações de Spearman entre ambientes extremos que justificam sua utilização considerando a presença da IGA com efeito de escala na seleção dos animais.

VII – REFERÊNCIAS

AMBROSINI, D.P.; CARNEIRO, P.L.S.; NETO, J.B.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARDOSO, F.F. Interação genótipo x ambiente para peso ao ano em bovinos Nelore Mocho no Nordeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.47, n.10, p.1489-1495, 2012.

AMBROSINI, D.P.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARDOSO, F.F.; CARNEIRO, P.L.S. Genotype x environment interactions in reproductive traits of Nellore cattle in northeastern Brazil. **Tropical Animal Health and Production**, v.48, n.7, p.1401-1407, 2016a.

AMBROSINI, D.P.; MALHADO, C.H.M.; MARTINS FILHO, R.; CARNEIRO, P.L.S. Interação genótipo x ambiente via modelos de normas de reação para características de crescimento em bovinos Nelore. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.51, n.2, p.177-186, 2016b.

ARAÚJO NETO, F.R.; PEGOLO, N.T.; ASPILCUETA-BORQUIS, R.R.; PESSOA, M.C.; BONIFÁCIO, A.; LOBO, R.B.; OLIVEIRA, H.N. Study of the effect of genotype–environment interaction on age at first calving and production traits in Nellore cattle using multi-trait reaction norms and Bayesian inference. **Animal Science Journal**, v.89, p.939-945, 2018.

AZEVÊDO, D.M.M.R.; MARTINS FILHO, R.; LÔBO, R.N.B.; LÔBO, R.B.; MOURA, A.A.A.N.; PIMENTA FILHO, E.C.; MALHADO, C.H.M. Produtividade acumulada (PAC) das matrizes em rebanhos Nelore do Norte e Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.34, n.1, p.54-59, 2005.

AZEVÊDO, D.M.M.R.; MARTINS FILHO, R.; LÔBO, R.N.B.; MALHADO, C.H.M.; LÔBO, R.B.; MOURA, A.; PIMENTA FILHO, E.C. Desempenho reprodutivo de vacas Nelore no Norte e Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.3, p.988-996, 2006.

BARBOSA, A.C.B.; OLIVEIRA, I.R.; MALHADO, A.C.M.; CARNEIRO, P.L.S.; MARTINS FILHO, R.; MALHADO, C.H.M. Genetic improvement of Nellore cattle in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v.37, n.4, p.429-435, 2015.

BOLIGON, A.A.; A., RORATO, P.R.N.; ALBUQUERQUE, L.G. Correlações genéticas entre medidas de perímetro escrotal e características produtivas e reprodutivas de fêmeas da raça Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.36, n.3, p.565-571, 2007.

BOLIGON, A.A.; ALBUQUERQUE, L.G. Correlações genéticas entre escores visuais e características reprodutivas em bovinos Nelore usando inferência bayesiana. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, n.12, p.1412-1418, 2010.

BRUMATTI, R.C.; FERRAZ, J.B.S.; ELER, J.P.; FORMIGONNI, I.B. Desenvolvimento de índice de seleção em gado corte sob o enfoque de um modelo bioeconômico. **Archivos de Zootecnia**, v.60, n.230, p.205-213, 2011.

CALUS, M.P.L.; GROEN, A.F.; DE JONG, G. Genotype x environment interaction for protein yield in Dutch dairy cattle as quantified by different models. **Journal of Dairy Science**, v.85, n.11, p.3115-3123, 2002.

CARDOSO F.F. Manual de utilização do programa INTERGEN-versão 1.0 em estudos de genética quantitativa animal. **Embrapa Pecuária Sul-Documentos (INFOTECA-E)**, 74p. 2008. Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/228648>>. Acesso em: nov. 2018.

CARDOSO, F.F. Aplicação da inferência bayesiana no melhoramento animal usando o programa Intergen: manual da versão 1.2. **Embrapa Pecuária Sul. Documentos**, 34p. (Documentos, 111), 2010.

CARDOSO, F.F.; ROSA, G.J.M.; TEMPELMAN, R.J. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. **Journal of Animal Science**, v.83, n.8, p.1766-1779, 2005.

CARNEIRO, A.P.S.; TORRES, R.A.; LOPES, P.S.; EUCLYDES, R.F.; CARNEIRO, P.L.S.; CUNHA, E.E. Erros na classificação de touros, vacas e touros jovens geneticamente superiores avaliados na presença de heterogeneidade. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.35, n.5, p.1907-1914, 2006.

CARNEIRO, A.P.S.; TORRES, R.A.; LOPES, P.S.; EUCLYDES, R.F.; CARNEIRO, P.L.S.; SILVA, F.F. Heterogeneidade e avaliação genética em bovinos, estudo utilizando dados simulados. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v.30, n.1, p.113-119, 2008.

CARNEIRO JR., J.M.; ASSIS, G.M.L.D.; EUCLYDES, R.F.; TORRES, R.D.A.; LOPES, P.S. Estimation of variance components using Bayesian and frequentist inferences considering simulated data under heterogeneity of variance. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.36, n.5, p.1539-1548, 2007.

CARVALHO, C.V.D.; BITTENCOURT, T.C.C.D. Breeding objectives for a Nellore cattle rearing system. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.50, n.9, p.814-820, 2015.

CORRÊA, M.B.B.; DIONELLO, N.J.L.; CARDOSO, F.F. Caracterização da interação genótipo-ambiente e comparação entre modelos para ajuste do ganho pós-desmama de bovinos Devon via normas de reação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.38, n.8, p.1468-1477, 2009.

CHUD, T.C.S.; CAETANO, S.L.; BUZANSKAS, M.E.; GROSSI, D.A.; GUIDOLIN, D.G.; NASCIMENTO, G.B.; ROSA, J.O.; LÔBO, R.B.; MUNARI, D.P. Genetic analysis for gestation length, birth weight, weaning weight, and accumulated productivity in Nellore beef cattle. **Livestock Science**, v.170, p.16-21, 2014.

DAL ZOTTO, R.; DE MARCHI, M.; DALVIT, C.; CASSANDRO, M.; GALLO, L.; CARNIER, P.; BITTANTE, G. Heritabilities and genetic correlations of body condition score and calving interval with yield, somatic cell score, and linear type traits in Brown Swiss cattle. **Journal of Dairy Science**. v.90, p.5737-5743, 2007.

ELER, J.P.; BIGNARDI, A.B.; FERRAZ, J.B.S.; SANTANA JR, M.L. Genetic relationships among traits related to reproduction and growth of Nelore females. **Theriogenology**, v.82, n.5, p.708-714, 2014.

FALCONER, D.S. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. **Genetics Research**, v.56, n.1, p.57-70, 1990.

FARIA, C.U.; MAGNABOSCO, C.U.; REYES, A.D.L.; LÔBO, R.B.; BEZERRA, L.A.F.; SAINZ, R.D. Bayesian inference on field data for genetic parameters for some reproductive and related traits of Nelore cattle (*Bos indicus*). **Genetics and Molecular Biology**, v.30, n.2, p.343-348, 2007.

FARIA, C.U.; TERRA, J.P.; YOKOO, M.J.I.; MAGNABOSCO, C.U.; ALBUQUERQUE, L.G.; LÔBO, R.B. Interação genótipo-ambiente na análise genética do peso ao desmame de bovinos Nelore sob enfoque bayesiano. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v.33, n.2, p.213-218, 2011.

GELFAND, A.E. Model determination using sampling-based methods. In: GILKS, W.R.; RICHARDSON, S.; SPIEGELHALTER, D.J. **Markov Chain Monte Carlo in Practice**, pp. 145–162. London: Chapman and Hall, 1996.

GEWEKE J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculations of posterior moments. **Bayesian Statistics**, v.4, p.641-649, 1992.

GROSSI, D.A.; FRIZZAS, O.G.; PAZ, C.C.P.; BEZERRA, L.A.F.; LÔBO, R.B.; OLIVEIRA, J.A.; MUNARI, D.P. Genetic associations between accumulated productivity, and reproductive and growth traits in Nelore cattle. **Livestock Science**, v.117, n.2-3, p.139-146, 2008.

HEIDELBERGER, P.; WELCH, P.D. Simulation run length control in the presence of an initial transient. **Operations Research**, v.31, n.6, p.1109-1144, 1983.

KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; JORJANI, H. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. **Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science**, v.52, n.1, p.11-24, 2002.

MALHADO, C.H.M.; CARNEIRO, P.L.S.; MALHADO, A.C.M.; MARTINS FILHO, R.; BOZZI, R.; LADLE, R.J. Genetic improvement and population structure of the Nelore breed in Northern Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, n.10, p.1109-1116, 2010.

MATOS, A.D.S.; SENA, J.D.S.D.S.; MARCONDES, C.R.; BEZERRA, L.A.F.; LÔBO, R.B.; RORATO, P.R.N.; CUCCO, D.C.; ARAÚJO, R.O.D. Interação genótipo x ambiente em rebanhos Nelore da Amazônia Legal. **Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal**, v.14, n.3, p.599-608, 2013.

MATTAR, M.; SILVA, L.O.C.; ALENCAR, M.D.; CARDOSO, F.F. Genotype x environment interaction for long-yearling weight in Canchim cattle quantified by reaction norm analysis. **Journal of Animal Science**, v.89, n.8, p.2349-2355, 2011.

MOREIRA, H.L.; BUZANSKAS, M.E.; MUNARI, D.P.; CANOVA, É.B.; LÔBO, R.B.; PAZ, C.C.P.D. Reproductive traits selection in Nelore beef cattle. **Ciência e Agrotecnologia**, v.39, n.4, p.355-362, 2015.

MUCARI, T.B.; ALENCAR, M.M.; BARBOSA, P.F.; BARBOSA, R.T. Análise genética do período de gestação em animais de um rebanho Canchim: estimação de parâmetros genéticos e escolha entre modelos animais alternativos. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.40, n.6, p.1211-1216, 2011.

NEPOMUCENO, L.L.; ANDRADE, R.J.; LOPES, F.B.; LIRA, T.S.; VIEIRA, L.F.; DE JESUS SANTOS, G.C.; PEREIRA, L.S.; FERREIRA, J.L. Associações genéticas entre o perímetro escrotal e as características produtivas e reprodutivas em rebanho Nelore criado na região norte do Tocantins. **Revista Acadêmica: Ciência Animal**, v.10, n.3, p.253-261, 2012.

NEWTON, M.A.; RAFTERY, A.E. Approximate Bayesian Inference with the Weighted Likelihood Bootstrap. **Journal of the Royal Statistical Society**, v.56, n.1, p.33-48, 1994.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria, 2016. Disponível em: <<http://www.rproject.org/>>. Acesso em: nov. 2017.

RAFTERY, A.E.; LEWIS, S.M. [Practical Markov Chain Monte Carlo]: Comment: one long run with diagnostics: implementation strategies for Markov Chain Monte Carlo. **Statistical Science**, v.7, n.4, p.493-497, 1992.

ROCHA, J.C.M.C.; TONHATI, H.; ALENCAR, M.M.; LÔBO, R.B. Componentes de variância para o período de gestação em bovinos de corte. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.57, n.6, p.784-791, 2005.

ROSO, V.M.; SCHENKEL, F.S. AMC-a computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. In: **Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil, 13-18 August, 2006**. Instituto Prociência, pp.27-26, 2006.

SANTANA JR., M.L.; ELER, J.P.; BIGNARDI, A.B.; MENÉNDEZ-BUXADERA, A.; CARDOSO, F.F.; FERRAZ, J.B.S. Multi-trait linear reaction norm model to describe the pattern of phenotypic expression of some economic traits in beef cattle across a range of environments. **Journal of Applied Genetics**, v.56, n.2, p.219-229, 2014.

SMITH, B. J. boa: An R package for MCMC output convergence assessment and posterior inference. **Journal of Statistical Software**, v.21, n.11, p.1-37, 2007.

SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P.; VAN DER LINDE, A. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B**, v.64, n.4, p.583-639, 2002.

SU, G.; MADSEN, P.; LUND, M.S.; SORENSEN, D.; KORSGAARD, I.R.; JENSEN, J. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. **Journal of Animal Science**, v.84, n.7, p.1651-1657, 2006.