

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA
CAMPUS DE BOTUCATU

**INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE E SENSIBILIDADE AMBIENTAL EM
CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO EM BOVINOS DE CORTE**

NEWTON TAMASSIA PÉGOLO

Botucatu –SP
Julho – 2005

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE MEDICINA VETERINÁRIA E ZOOTECNIA
CAMPUS DE BOTUCATU

**INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE E SENSIBILIDADE AMBIENTAL EM
CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO EM BOVINOS DE CORTE**

NEWTON TAMASSIA PÉGOLO
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. Henrique Nunes de Oliveira
Co-orientador: Prof^a Dr^a Lúcia Galvão Albuquerque

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Zootecnia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre.

Botucatu –SP
Julho – 2005

**Aos meus pais, Newton e Nilda,
que sempre foram, são e serão a minha melhor parte.**

AGRADECIMENTOS

Inicialmente,

a Deus, que se colocou na pergunta e não na resposta.

Ao Professor Henrique Nunes de Oliveira, por acreditar numa possibilidade e saber domar meus delírios com sorrisos.

À Professora Lúcia Galvão Albuquerque, por segurar a bússola, não deixando errar a direção.

Ao Professor Marcílio Dias Silveira da Mota, pelo apoio e confiança depositados quando eles foram necessários.

Ao Kirby e à Robyn Lane, por confiar a mim resultados de um ideal de vida.

A Bob Dent, pelo exemplo de entusiasmo e incentivo.

À ANCP – Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores, na pessoa do Prof. Raysildo B. Lobo, que cedeu os dados dos animais da raça Nelore

À minha avó Alzira, pelo amor colocado em cada pedaço do doce.

À Jacheline, por entender o incompreensível.

Ao meu irmão Paulo, por aceitar a minha escolha.

À Verônica e à Conceição, pelo bom dia de todos os dias.

Ao Alessandro, por ser meu irmão de idéias.

À Fabíola, por me acompanhar em tantas planilhas agrupadas.

Ao André Salvador, pela constante disposição em ajudar.

Ao Marcos B. Rutigliano, pelo apoio incondicional.

Às funcionárias da Seção de Pós-Graduação, Carmem e Seila, pelo sorriso a cada apelo.

A todos os colegas da pós-graduação, em especial ao Anderson, à Adriana, à Mirella, ao Raul, à Liliane, ao André e ao Márcio, por caminhar comigo e ouvir-me tanto.

A todos que de alguma forma se fizeram presentes durante a execução deste trabalho.

E novamente

A Deus, pela música de cada nascer e pôr do sol.

SUMÁRIO

	Página
CAPÍTULO 1	1
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	2
Introdução	2
Revisão Bibliográfica	5
Referências bibliográficas	20
CAPÍTULO 2	
INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE EM CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO DE BOVINOS RED ANGUS	25
Resumo	26
Abstract	27
Introdução	28
Materiais e Métodos	29
Resultados e Discussão	31
Conclusão	35
Referências Bibliográficas	36
Figuras e Tabelas	38
CAPÍTULO 3	
SENSIBILIDADE AMBIENTAL EM BOVINOS NELORE ANALISADA POR MEIO DE NORMAS DE REAÇÃO ADAPTATIVAS	51
Resumo	52
Abstract	53
Introdução	54
Materiais e Métodos	55
Resultados e Discussão	58
Conclusão	60
Referências Bibliográficas	61
Figuras e Tabelas	63
CAPÍTULO 4	
IMPLICAÇÕES	70

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Introdução

O melhoramento genético animal se baseia nos princípios de mensuração dos rebanhos, seleção e acasalamento dos animais que apresentem melhores performances, prevendo um ganho produtivo nas gerações seguintes devido à herança genética do caráter mensurado. O desenvolvimento dos métodos de melhoramento genético animal ao longo dos anos procurou gerar maneiras de se mensurar e comparar os animais, de forma que apresentassem resultado de maior confiabilidade. Desde os pesos ajustados às ferramentas mais modernas de avaliação da performance na progênie, utilizando-se da estatística e da genética quantitativa e de populações como bases para a adequada comparação dos dados obtidos, e passando pela evolução da informática, chega-se a um nível onde o pecuarista tem informações de grande acurácia obtidas a partir de metodologias estatísticas específicas. Tenta-se delimitar, dessa forma, os efeitos genéticos, os efeitos ambientais e os efeitos dos erros associados, também denominados ruído. Na bovinocultura de corte, as listagens e catálogos gerados por tais programas colocam à disposição do produtor, sêmen de diversos touros de várias raças, avaliados em relação às Diferenças Esperadas na Progênie (DEPs) ou aos Valores Genéticos Preditos (VGPs). Tais valores são calculados a partir de dados coletados pelos criadores e geralmente centralizados pelas Associações de Raças nos diversos países, devendo os VGPs ser utilizado para comparação entre animais dentro da raça e dentro de limites geopolíticos.

Atualmente a globalização da economia permitiu que o estoque de sêmen de touros das mais diversas regiões se tornasse disponível de forma também globalizada, permitindo a um produtor adquirir genética de qualquer parte do mundo e incorporá-la ao seu rebanho. Como resultado as análises passaram a ser efetuadas em um nível mais amplo, exigindo também a unificação das bases de dados. Esta globalização ocorreu primeiramente em bovinos de leite, e na seqüência, em bovinos de corte.

O senso comum mostra que a Bovinocultura de Corte é extremamente afetada pelo fator ambiente (nisto se inclui o ambiente de criação do animal e o ambiente econômico onde o pecuarista exerce sua atividade). Como a bovinocultura de corte é historicamente uma atividade de abertura e de desbravamento de novas fronteiras agrícolas, as práticas tecnológicas são normalmente direcionadas à adaptação dos

animais às situações encontradas, havendo muito menos espaço para a modificação do ambiente de forma a favorecer os rebanhos (este último o que normalmente ocorre na suinocultura, na avicultura e na bovinocultura de leite).

Nesse contexto, torna-se questionável a validade dos VGPs avaliados com dados totalmente exógenos. Touros poderão ser classificados de maneira diferente se suas progênes forem avaliadas em condições ambientais diferentes, determinando o que se denomina de interação genótipo-ambiente. Neste caso são necessárias avaliações regionais para que as diferenças nos diversos sistemas não interfiram de forma significativa no resultado esperado e no ganho genético.

Na verdade, conforme Reis e Lôbo (1991), não se discute a existência da interação genótipo-ambiente (IGA), já que é clara a sua presença teórica, mas sim a sua significância nas avaliações, visto que este é um dos poucos fatores que não são compensados nas avaliações genéticas mais modernas. Vários estudos em diversas regiões já tentaram estabelecer tal significância, porém o que parece ser bastante lógico, não tem se mostrado consistente ao longo dos anos, sendo extremamente dependente da base de dados estudada.

Aprofundando-se no estudo desse elemento perturbador das análises convencionais, surgem novos pontos de vista e a perturbação inicial se transforma numa nova direção para a seleção artificial, na medida que é uma potencializadora da seleção natural, com pressões de seleção determinadas pelos interesses econômicos. As novas idéias surgidas a partir de estudos de evolução fenotípica e da biologia molecular passam a expressar a interação entre o genótipo e o ambiente de seleção como uma nova característica, a sensibilidade ambiental. Define-se sensibilidade ambiental como a extensão das modificações no fenótipo causada pelos distintos ambientes, conforme Falconer (1990). Os diferentes graus de sensibilidade ambiental definem genótipos plásticos (com maior sensibilidade) ou robustos (com menor sensibilidade). Pode-se considerar a sensibilidade ambiental como uma característica de interesse na seleção, definida pela reação dos indivíduos aos diferentes ambientes. A interação genótipo-ambiente se torna um indicativo da existência de variância para tal característica, pois ocorre exatamente quando os genótipos reagem diferentemente quando expostos a diferentes ambientes. Sendo assim, deve-se procurar rebanhos onde haja tal variabilidade intrínseca, para que se possa fazer seleção em sensibilidade ambiental.

A interação genótipo-ambiente tem sido muito estudada, tanto em termos de evolução como em termos de produção animal. Segundo A interação genótipo-

ambiente pode ser entendida como diferenças na capacidade dos genótipos em reagir às mudanças de ambiente. A sensibilidade ambiental pode ser entendida como uma medida desta capacidade. Genótipos com maior plasticidade apresentam maior variação fenotípica quando expostos a diferentes ambientes. Trabalhos recentes têm mostrado que existe a possibilidade de se fazer seleção para alterar a sensibilidade das populações, o que poderia ser um objetivo de seleção. Assim, pode-se aliar a seleção para robustez à tradicional seleção para a mudança da média da população em uma dada característica. Desta forma, seriam selecionados animais com desempenho semelhante em todos os ambientes. Espera-se como resultado um processo de homeostase fenotípica, também denominada canalização ambiental, onde o desenvolvimento do indivíduo não se altera apesar das variações ambientais, provocando uma minimização da plasticidade fenotípica do rebanho.

Neste contexto, procurando-se uma estabilidade de produção em diferentes ambientes, afeta-se o risco econômico da atividade. No caso do melhoramento genético de bovinos, o horizonte de resultados está posicionado no longo prazo. E considerando que os modelos de previsão do comportamento do mercado seguem estruturas complexas, não se tem um sistema de produção definido como ideal. A única certeza em tais modelos é que eles serão variáveis, com o mercado agindo muitas vezes num comportamento de “manada”, com situações inusitadas surgindo aleatoriamente (como por exemplo, o surgimento da doença da “vaca louca”, a encefalite espongiforme bovina, determinando uma demanda inflada por animais criados a pasto).

A seleção de animais com nível de produção alto em todos os ambientes parece utópica. Mas, caso se comprove a existência de variabilidade para a característica de plasticidade realmente adaptativa (transmissível às próximas gerações), pode-se considerar a possibilidade de resultados na seleção conjunta para desempenho e robustez. Pode-se então dizer que o método estará realmente determinando rebanhos melhorados para o futuro, apesar da atual inconsistência nas previsões relativas ao ambiente econômico e climático mundial. Portanto, selecionar para estabilidade de produção pode ser interessante.

Não existem trabalhos aplicados avaliando os benefícios da seleção em sensibilidade. De Jong e Bijma (2002) supõem três grandes vantagens tecnológicas: incremento no objetivo de seleção independente de variações nos ambientes das gerações futuras; seleção específica para características de robustez em relação à

sanidade e à produção; e seleção global, com definição dos méritos genéticos e ambientes de maior expressão desse mérito.

Este trabalho teve como objetivo dimensionar os efeitos de interação genótipo-ambiente em rebanhos bovinos na característica de peso e crescimento em diferentes estágios de desenvolvimento, utilizando modelos também diferenciados conforme sua adequação às bases de dados disponíveis, além de definir um modelo de sensibilidade ambiental que permita a seleção para robustez dos animais às diferenças de ambiente.

Revisão Bibliográfica

a) Interação Genótipo-Ambiente tradicional

A existência de interação genótipo-ambiente é uma questão sempre presente nos estudos de melhoramento genético animal. Mas a ênfase com que foi conduzida ao longo dos anos dependeu do contexto histórico de cada período. As definições do termo interação genótipo-ambiente (IGA) usados ao longo do tempo refletem como cada período tem considerado este efeito.

Uma aproximação inicial, publicada por Hammond (1947), considera que para se obter o máximo progresso por meio de seleção, os animais devem ser criados em um ambiente ótimo para a expressão do caráter a ser selecionado. Tal proposição mostra a pouca importância dada à presença da IGA, uma posição determinística que reinava nos estudos realizados durante a Segunda Guerra Mundial, conforme Lewontin (2002). Posteriormente, com a associação feita entre as teorias determinísticas e a ascensão e queda do nazismo alemão, houve um redirecionamento dos estudos colocando o ambiente como fator preponderante. Neste contexto surgiu o trabalho de Falconer (1952), o qual considerava que o conjunto de genes responsáveis pela expressão de determinada característica pode variar, dependendo do ambiente. Assim, considerava uma característica selecionada em ambientes diferentes como duas características diferentes e estabelece as diferenças entre os genes atuantes nesses ambientes por meio de correlações entre essas duas características. Utilizando-se da definição anterior, Robertson (1959) determinou que valores de correlação genética abaixo de 0,80 indicam que o ranqueamento dos touros foi alterado, reforçando o alerta para a necessidade de cuidados no uso indiscriminado de touros e sêmen em áreas extensas. O autor afirma que seria necessário realizar

avaliações de touros separadamente para regiões onde a IGA tenha provável significância.

Entre as definições utilizadas atualmente, insere-se o trabalho de Bowman (1981), onde a interação genótipo ambiente consiste numa mudança de desempenho relativo de um caráter de dois ou mais genótipos medidos em dois ou mais ambientes. Tais mudanças podem ocorrer na ordem do posto (rank) dos genótipos entre ambientes, como também na magnitude das variâncias genética, ambiental e fenotípica entre os ambientes. Para Reis e Lôbo (1991), pode-se afirmar que existe interação genótipo-ambiente quando diferenças fenotípicas entre genótipos variam de ambiente para ambiente; por exemplo, quando alguns genótipos são superiores em alguns ambientes e outros genótipos são superiores em outros. Uma definição bastante atual é a de Hackney (2001), onde o fenótipo dos indivíduos pode ser entendido como sendo o resultado emergente da interação entre o genótipo desse indivíduo e o ambiente no qual ele vive. Tais interações podem ser aditivas ou não aditivas, ou seja, lineares e não lineares. Às interações não lineares entre esses dois fatores, onde o seu isolamento perturba o próprio efeito, denomina-se interação genótipo-ambiente (IGA). Assim, quando se comparam genótipos em diferentes ambientes, as interações podem ser significativas ou não, dependendo da magnitude das diferenças entre os fatores.

Os estudos para a determinação da significância da IGA são numerosos, variando a característica considerada e o rebanho, além da metodologia de determinação. No melhoramento genético animal a importância dessa determinação se reflete na afirmação de Bãrria (1978) de que se pode esperar retardamento da resposta à seleção quando as interações genótipo-ambiente são de tal magnitude que o posto dos genótipos muda segundo as modificações ambientais.

Reis e Lôbo (1991) compilaram as diversas classificações das interações genótipo-ambiente, conforme os diversos autores citados. Nessa compilação, são citadas as metodologias propostas por Haldane (1946), McBride (1958), Dunlop (1962) e Pani (1971). Cada uma delas tem características próprias, sendo que interações podem ser consideradas diferentemente em cada trabalho. Também são citadas diferentes metodologias de detecção da presença significativa de interação genótipo-ambiente, que seguem:

- a) Postos dos genótipos em cada ambiente
- b) Diferenças na resposta de cada um dos genótipos em dois ambientes

- c) Regressão de medidas de um caráter para cada genótipo em diferentes ambientes
- d) Comparação ortogonal de subclasses
- e) Análise de variância em experimento fatorial
- f) Análise de variância e covariância
- g) Seleção em dois ambientes
- h) Diferenças na magnitude da estimativa de herdabilidade
- i) Experimentos com gêmeos idênticos

Na Bovinocultura de Corte, são vários os trabalhos de avaliação da significância da interação genótipo-ambiente. Pode-se estudá-los de forma sistemática, considerando os resultados encontrados e os grupos raciais estudados.

Vários são os trabalhos que mostraram resultados com IGA significativa em rebanhos taurinos, entre eles pode-se citar Burns et al. (1979), Grass et al. (1982), Butts et al. (1971), e Ribeiro (1978), citados por Alencar (1985), Bertrand et al. (1985). Lobo e Reis (1991) realizaram uma revisão dos trabalhos relativos a interação genótipo-ambiente em sua publicação, sendo um capítulo específico relacionado a estudos em bovinos de corte. São relacionadas 40 citações bibliográficas com resultados diversos, merecendo destaque especial o trabalho de Woodward e Clarck (1950) e Pahnish et al. (1983). Os trabalhos mais recentes de Notter et al. (1992), Brown et al. (1993) e Espasadin et al. (2004) obtiveram também significância na IGA analisada.

Em rebanhos com “grau de sangue” zebuíno, pode-se citar outro grupo de trabalhos que encontrou resultados de significância da IGA. Lima (1974), estudando alguns fatores de variação do peso à desmama de bezerros Gir, Guzerá e Nelore na Estação Experimental de Sertãozinho, verificou a influência significativa da época de desmama. Tal influência mostrou-se maior em animais da raça Guzerá, sugerindo interação genótipo-ambiente significativa. Alencar (1985) avaliou a influência da interação touro X época de nascimento sobre os pesos ao nascimento e pós-desmama (270 dias) de bezerros da raça Canchim numa fazenda no município de Lucélia, SP. Também Bolton et al. (1987), num estudo sobre a interação genótipo-ambiente envolvendo proporção de raça Brahman e estação de nascimento, encontrou interações significativas, exceto para o peso ao nascer. Proporções crescentes de raça Brahman na composição do rebanho foram vantajosas no programa de parição de primavera, mas não causaram vantagens no programa de parição de inverno. O estudo foi realizado na Flórida com cruzamentos entre fêmeas Angus e Hereford e

touros Angus, Hereford e Brahman. Um estudo envolvendo 13 rebanhos do Estado de Mato Grosso do Sul, com dados de desenvolvimento ponderal da raça Nelore no período de 1976 a 1984, foi realizado por Nobre et al. (1988) mostrando efeito altamente significativo da interação reprodutor-estação de nascimento para pesos ao nascer, à desmama a aos 365 dias de idade. Também Souza (1997) avaliou o efeito da interação genótipo-ambiente em bezerros da raça Nelore, estimando os parâmetros genéticos do peso ajustado à desmama em quatro diferentes regiões do Brasil. Todas as correlações genéticas encontradas estiveram abaixo do valor crítico estabelecido por Robertson (1959) de 0,80. Estudos mais recentes podem ser citados, como o de Mascioli et al. (2000) apresentando evidências de interação genótipo-ambiente em bovinos da raça Canchim, e de Ferreira et al. (2001), num trabalho realizado em duas fazendas situadas em regiões distintas (Sul e Noroeste) do estado de Minas Gerais utilizando animais da raça Nelore num sistema a pasto, onde foi encontrada interação genótipo-ambiente significativa no peso pós-desmama entre as fazendas (correlação genética de 0,53). Porém, nos pesos pré-desmama e à desmama, tal interação não foi significativa (correlações genéticas de 0,96 e 0,95, respectivamente). Simonelli et al. (2004), num trabalho avaliando a correlação genética de gado Nelore em cinco regiões do Mato Grosso do Sul para peso a desmama, peso ao ano e peso ao sobreano, obtiveram valores baixos entre todas as regiões e para todas as características, verificando uma IGA significativa. Neste trabalho foi utilizado o programa MTGSAM – Multiple Trait Gibbs Sampling in Animal Models, de Van Tassel e Van Vleck (1995) para a estimativa das (co)variâncias. Comenta-se no artigo que pode haver uma tendência em indicar como superiores os genótipos cuja capacidade adaptativa fosse mais estável, não havendo comprovação para o fato.

Interessantemente, observa-se que há trabalhos mais recentes, onde se encontrarão exemplos importantes de interação genótipo-ambiente não significativa em rebanhos taurinos e zebuínos.

No trabalho de De Mattos et al. (2000), utilizando dados da raça Hereford nos Estados Unidos (dividido em 4 regiões), Canadá e também no Uruguai, observou-se a não significância da interação genótipo-ambiente nos dados de peso ao desmame, visto que as estimativas de correlação genética entre os dados das regiões norte-americanas, do Canadá e do Uruguai se mantiveram num intervalo entre 0,82 e 0,90.

Num trabalho realizado por Togashi et al. (2002), foram utilizados dados de simulação e dados de campo na análise de dois modelos de avaliação de touros de gado de leite para o Interbull (International Bull Evaluation Service), comparando o

atual MACE (avaliação de caracteres múltiplos entre países) e o modelo de partição proposto denominado MACE P, para a avaliação internacional de touros na presença de IGA. Tal modelo decompôs o efeito de touro em dois componentes: um efeito constante estável geneticamente entre países e um efeito de interação, que varia de país a país. Na simulação, o modelo MACE P mostrou-se mais eficiente quando a IGA era de alta significância, sendo que nos dados de gado Holandês analisados oriundos do Japão e dos Estados Unidos, a correlação genética foi de 0,94 para a produção de leite nos dois países, mostrando uma fraca presença de interação.

O trabalho de Togashi e Lin (2002) considera o melhoramento genético na presença de IGA. Os autores citam três possíveis avaliações das interações: a correlação genética (medida já tradicional), a correlação de interação, onde separam a variância constante da variância específica à interação, e a coincidência na classificação dos indivíduos selecionados em diferentes ambientes. Colocam-se também três abordagens para se lidar com a presença de IGA, sendo uma ambiental (alterar o ambiente), uma por melhoramento tradicional (seleção específica em cada ambiente, num ambiente eleito ou para estabilidade) e a terceira a seleção assistida por marcadores genéticos.

Segundo Johnston et al. (2003), num trabalho bastante amplo envolvendo diversas raças na Austrália, foram encontradas correlações genéticas acima de 0,80 para mensurações dos pesos pós-desmama, pré-terminação e pré-abate, entre animais a pasto e em confinamento, sendo consideradas também duas regiões geográficas (Norte e Sul da Austrália), para as raças adaptadas aos trópicos (Brahman, Belmont Red e Santa Gertrudis). Tais dados refletem interação genótipo ambiente não significativa.

Ocorre uma confrontação entre resultados dos trabalhos que aparentemente não segue uma tendência absoluta, sendo dependente da origem dos dados, da metodologia usada na verificação e da característica específica analisada. Portanto, torna-se mais importante determinar se há uma lógica nesses resultados. Neste sentido, é importante notar que os dados utilizados nas avaliações de interação genótipo-ambiente são em sua maioria de origem de dados de campo, coletados pelas Associações de Criadores. Tal fonte tem algumas restrições quando utilizados na pesquisa científica, como observa Bertrand (1991). Este autor cita os seguintes fatores limitantes para a utilização dos dados de campo:

- a) tratamento diferenciado das progênes de determinados touros;
- b) edição dos dados por meio de definição dos outliers;

- c) conectividade na estimativa dos parâmetros genéticos;
- d) falta de controle sobre as condições da coleta dos dados, havendo incertezas sobre as causas de efeitos reportados.

O autor coloca a necessidade de se manter as pesquisas com dados de experimentos delineados, para testar as hipóteses dos dados de campo. Cita também que os dados de campo têm indicado a existência de IGA bastante significativas em algumas regiões específicas nos Estados Unidos, como a região Sudoeste e a Costa do Golfo, e que mais experimentos deveriam avaliar exatamente a magnitude dessas interações.

Uma alternativa surgida para aumentar o controle das variáveis ambientais, diminuindo as incertezas sobre os efeitos reportados é a diminuição da base de dados, antes necessariamente grandes para dar robustez aos modelos freqüentistas. A partir da utilização de modelos bayesianos para estimativas de parâmetros genéticos, conforme Madureira (2003), pode-se ter uma estimação probabilística da correlação genética de conjunto de dados menores, mas com efeitos ambientais bem definidos.

Os problemas causados pela IGA nas abordagens relativas à estimação genética / seleção de múltiplos caracteres são definidos claramente no trabalho de Bourdon (1998). Este coloca o interesse atual em se utilizar índices econômicos baseados no uso de predições dos valores genéticos, mas adverte que as interações entre os próprios genótipos e também com o ambiente tornam extremamente complicada sua utilização, visto causarem mudanças constantes nas correlações criadas. O autor coloca a possibilidade de se utilizar de tecnologia mecanística, a simulação bioeconômica, onde se substitui as predições dos valores genéticos por predições de potenciais genéticos, um conceito bastante novo, mas que também tem suas limitações.

Observando os trabalhos tradicionais de melhoramento animal, como o de Robertson (1959), de James (1961) e de Dickerson (1962) nota-se uma visão da interação genótipo-ambiente como um fator limitante para a seleção e para o melhoramento genético animal, visto gerar limitações nas metodologias estatísticas usadas no cálculo das estimativas e predições genéticas. Porém, ampliando-se o horizonte de estudo até outros ramos da biologia, podemos perceber que a biologia evolutiva tem um ponto de vista bastante diferente em relação à IGA, como será visto a seguir.

b) Interação Genótipo-Ambiente na Biologia Evolutiva

Segundo Pigliucci (1996) um dos fatores que tem atrasado as descobertas nos diversos campos da biologia é a falta de conexão entre pesquisadores de diferentes áreas (evolução, biologia molecular, melhoramento genético, ecologia, etc). A utilização de termos específicos dificulta a compreensão dos trabalhos por pesquisadores de outras áreas, fazendo com que passem despercebidas várias descobertas de expressão gênica, deixadas num vácuo pela falta de uma base de trabalho ecológico-evolucionário para interpretar seu significado. Tais trabalhos específicos impulsionariam campos paralelos da biologia quando corretamente entendidos. Este autor usa o exemplo da palavra “plasticidade”, nunca citada em trabalhos de fisiologia e biologia molecular, a não ser quando adaptados pelos poucos pesquisadores de biologia evolutiva, que resolvem se arriscar fora de sua área específica. Observa-se que o conceito de interação genótipo-ambiente está diretamente relacionado com o conceito de plasticidade fenotípica. O primeiro é utilizado no melhoramento genético e o segundo em biologia evolutiva, sendo o primeiro efeito da variabilidade do segundo. Neste ponto, torna-se necessário estabelecer um padrão nos termos utilizados, visto que a nomenclatura usada nos diferentes ramos da biologia pode ser também diferente, apesar de indicar o mesmo evento.

Os trabalhos de melhoramento genético de animais normalmente citam o termo interação genótipo-ambiente, porém a idéia está associada a outros termos e referências quando tratada por outros ramos da biologia. Segundo Stearns (1989), organismos geneticamente idênticos sob condições ambientais diferentes podem apresentar características bastante distintas. Para este autor, o termo que melhor descreve este fenômeno é a norma de reação, definida como sendo a variação dos fenótipos produzidos por um genótipo como uma função contínua da variação ambiental, normalmente representada por uma linha ou curva num gráfico de mensuração de uma característica fenotípica contra um fator ambiental. Citada pela primeira vez por Woltreck em 1909, conforme pesquisado por Sarkar (1999), o termo voltou a ser utilizado por Schmalhausen (1949), que definiu a norma de reação como a gama de fenótipos produzidos por um genótipo nos diversos ambientes. Este trabalho se revelou como uma das obras mais importantes no estudo da evolução das populações, sendo, porém praticamente ignorada pelos melhoristas em seus trabalhos, apesar de estar intrinsecamente ligada à adaptação dos genótipos e suas respostas ao meio ambiente. A Teoria da Seleção Estabilizadora desenvolvida prevê

que a seleção em ambientes heterogêneos não é somente direcional, produzindo novas adaptações às novas pressões de seleção, mas também estabilizante. Ou seja, num genótipo bem adaptado, variações causadas por fatores ambientais ou mesmo internos reduzem o valor dessa adaptação. A seleção operará de forma a prevenir tais distúrbios, mantendo a adaptabilidade. O desenvolvimento e a fisiologia dos organismos serão selecionados para uma característica de canalização, ou seja, insensibilidade a tais distúrbios relacionados às variações do ambiente. Assim, variações genéticas individuais permanecem escondidas por causa da canalização de desenvolvimento.

É interessante notar que, na literatura, o termo canalização tem definições bastante diferenciadas, criando certa confusão. Conforme Schlichting e Pigliucci (1998) o termo é usado, da mesma forma que a palavra adaptação, tanto para o processo como para o produto da seleção. Estes autores definem uma possível seleção canalizante como um processo por meio do qual o sistema epigenético (interno e externo ao animal) é alterado para produzir uma trajetória de desenvolvimento mais homeostática. Definem o termo canalização como uma característica individual, portanto não adequada à genética quantitativa. Neste caso utiliza-se o termo estabilidade de desenvolvimento, considerando o ruído ou a variância residual, e sensibilidade ambiental, a característica a ser selecionada nas normas de reação. Alguns trabalhos citados por estes autores correlacionam a estabilidade de desenvolvimento e a sensibilidade ambiental à heterozigose, como Lerner (1954), Rendel (1967), Levin (1970), Soulé (1979) e Oostermeijer et al. (1995). Entretanto, citam também os trabalhos de laboratório de Mukai et al. (1982), onde não houve ligações causais entre tais fatores.

Já Stearns e Hoekstra (2000) definem a canalização como a redução da variação fenotípica por meio de mecanismos de desenvolvimento, sendo causada por distúrbios ambientais ou genéticos. Para estes, é uma característica populacional e determina um conjunto de normas de reação canalizadas ou não. Para estes autores, uma única norma de reação pode ser sensível ao ambiente (plástica) ou insensível ao ambiente (robusta), sendo termo canalização relacionado à genética quantitativa.

Observa-se a inversão dos sentidos entre estes dois últimos trabalhos. Será considerado neste trabalho que a canalização se refere à amplitude da variância individual, enquanto a sensibilidade ambiental se refere às normas de reação da população, podendo ser plásticas (maior sensibilidade) ou robustas (menor sensibilidade). E por canalização ambiental se entenda a diminuição do ruído de

desenvolvimento devido a variações do ambiente, e por canalização genética a diminuição do ruído de desenvolvimento devido a variações dos genótipos (mutações ou recombinações).

Voltando ao trabalho de Schmalhausen (1949), este coloca que é necessária uma variação inicial grande nas normas de reação para que se possa fazer seleção na questão de adaptação. Assim, a norma de reação ótima deveria resultar da seleção nas normas de reação dos diferentes genótipos, o que pressupõe a existência de variação nestes valores entre os genótipos. Variações nas inclinações das normas de reação refletem, em termos estatísticos, numa IGA significativa. Portanto, quando se procura tais variações, procura-se a interação, sendo sua presença essencial para a possibilidade de seleção. É importante notar, neste ponto, qual é a diferença entre as duas visões da IGA. No caso dos melhoristas, ela é um fator perturbador na seleção de uma característica específica, enquanto para os evolucionistas, ela é a fonte de variabilidade para a seleção em adaptação. Schmalhausen (1949) reconheceu que mutações são expressas diferentemente em vários ambientes. Podem, assim, criar variação genética na sensibilidade ambiental.

A importância de levar em conta as normas de reação dos genótipos é apresentada por Lewontin (2002). Ele apresenta os resultados alcançados pelos novos híbridos de milho. Escolhem-se as variedades que serão distribuídas para os fazendeiros tanto com base na produtividade média em distintos lugares ao longo dos anos como em função da uniformidade da produção no tempo e espaço. Um híbrido cuja produtividade média é alta porque os resultados foram muito superiores em um determinado ano ou lugar, mas um tanto inferiores aos de outras variedades nas demais circunstâncias, não será selecionado para distribuição. As empresas fornecedoras de sementes preocupam-se mais com a confiabilidade das colheitas em ambientes distintos do que com o volume médio da produção, porque esse é o critério segundo o qual os fazendeiros escolhem as sementes que compram. Em consequência dessa política de cultivo agrícola, ocorreu uma evolução das normas de reação do milho comercial híbrido, que se tornaram cada vez mais uniformes e mais indiferentes às mudanças de ambiente.

Uma imagem apresentada por Meyers e Bull (2002) a partir de um trabalho de Waddington (1957), colocam o desenvolvimento de um organismo como uma bola rolando sobre um plano topográfico, em direção a um fenótipo eventual. As colinas e os vales do plano são definidos pelas interações dos genes relativos. Perturbações ambientais movem a bola ao longo da superfície, enquanto perturbações genéticas

alteram a topografia. Um caminho de desenvolvimento canalizado consiste num caminho bastante inclinado, onde a probabilidade da bola atingir um único ou poucos finais é grande, mesmo quando o ambiente empurra a bola acentuadamente fora do curso. Assim, organismos expostos a ambientes temporariamente variáveis podem desenvolver uma resposta fenotípica simples independente do ambiente. Muitos genótipos realmente apresentam uma estabilidade marcante a despeito das condições variáveis e às vezes imprevisíveis. Esta insensibilidade das características às flutuações ambientais é chamada pelos autores de robustez, que pode ser resultado de um processo de canalização.

É muito importante esclarecer que processos de canalização ambiental podem ser desenvolvidos por genes de plasticidade, baseando-se na sua própria definição. Os genes de plasticidade são definidos por Pigliucci (1996) como loci regulatórios que respondem a estímulos ambientais específicos causando uma série específica de mudanças morfogênicas. Via et al. (1995) acrescentam à definição de genes de plasticidade os alelos que podem ser expressos em diferentes ambientes com variados efeitos no fenótipo (sensibilidade alélica). Assim, a resposta aos diferentes estímulos pode gerar mudanças fisiológicas específicas que estabilizariam a resposta fenotípica. Direcionando-se tal possibilidade para o melhoramento animal, observa-se o princípio de equifinalidade, devendo-se definir de forma bastante clara em qual característica se pretende diminuir a sensibilidade ambiental. Esta deverá ser mensurada num caráter complexo e que resuma objetivos econômicos estabelecidos, pois pode-se criar robustez através de plasticidade não desejada.

Definiu-se, até agora, que há vantagens na seleção para robustez, sendo esta possível a partir da existência de interação genótipo-ambiente. Via e Lande (1985) colocam que a melhor forma de se avaliar a interação genótipo-ambiente é por meio da correlação genética entre a característica em dois ambientes como duas características diferentes para os diferentes genótipos, seguindo o trabalho de Falconer (1952). Tais valores facilitam a avaliação dos dados no tocante à adaptabilidade e à evolução da característica em ambientes heterogêneos. Porém, a definição da correlação mostrando a significância da IGA somente mostra a variabilidade, mas não especifica as variâncias e os valores genéticos de cada animal para a característica adaptabilidade. Observa-se, neste ponto, a diferenciação dos termos adaptabilidade e adaptação, sendo um animal adaptável aquele capaz de se adaptar as variações do ambiente e um animal adaptado aquele capaz de responder satisfatoriamente aos estímulos de um ambiente específico. Segundo os autores, a

resposta à seleção mais rápida na diferença entre ambientes, isto é, na sensibilidade, ocorrerá quando a frequência dos ambientes for igual. E também a resposta se acentuará quando a variância entre esses ambientes for maior. Isto implica que seleção em sensibilidade ambiental é maximizada quando se escolhe ambientes mais desviantes. Estes autores propuseram um modelo de seleção onde qualquer plasticidade fenotípica pode ser alcançada. Na realidade, a amplitude da sensibilidade ambiental tem limitações, como será visto adiante.

Em seus primeiros trabalhos sobre IGA em relação ao ganho de peso, Falconer (1952) já considerou que o alto crescimento sob baixo plano de nutrição é consequência de genes relacionados com a eficiência do uso de alimentos, enquanto que maior crescimento, em níveis de nutrição elevados, está relacionado com genes responsáveis por maior consumo de alimentos. Assim, fica bastante nítida a diferença nos loci gênicos que estão ativos quando se define uma característica mensurada em diferentes ambientes. Num trabalho mais recente, Falconer (1990) classificou a seleção para sensibilidade ambiental como antagonística e sinérgica, ocorrendo a primeira quando se faz seleção para cima em um ambiente desfavorável, ou para baixo em um ambiente favorável, e a segunda quando se faz seleção para cima num ambiente favorável, e para baixo num ambiente desfavorável. Foram analisados trabalhos diversos, mostrando que a seleção antagonística (reduzindo sensibilidade ambiental) e a seleção sinérgica (aumentando a sensibilidade ambiental) não são regras como normalmente se espera, havendo muitas exceções a estes casos. Mas, o estudo sugere que seleção antagonística é a melhor forma de se aumentar a performance média em dois ambientes, apesar de não definir uma razão teórica para tal fato.

Numa revisão sobre o assunto, Scheiner (2002) cita um experimento de Jinks et al. (1977), que revela resultados relacionados com seleção simultânea para a plasticidade e para a média do valor da característica entre ambientes usando tabaco (*N. rustica*). A herdabilidade da plasticidade foi sempre mais baixa que a da média da característica, havendo uma correlação genética positiva entre o valor médio da característica e a plasticidade, e a forte resposta à seleção para a média sobrepôs-se à seleção para a plasticidade, quando era oposta à correlação. Este experimento demonstrou que a média da característica e a plasticidade da mesma são parcialmente independentes, dando evidência adicional de que a plasticidade é causada por uma interação complexa entre um número diferente de tipos de loci gênicos. Nessa mesma revisão, Scheiner (2002) apresenta outras colocações que

sustentam a possibilidade de se fazer experimentos de seleção para estabelecer potenciais evolutivos. Um dos tipos seria a de seleção artificial, onde o experimentador seleciona uma característica ou um índice relacionado. A seleção artificial pode ser utilizada para afetar a plasticidade fenotípica, através da seleção diretamente na norma de reação, na característica em múltiplos ambientes, ou numa característica em um único ambiente com resposta correlacionada.

Mas não se podem desconsiderar os custos biológicos da robustez ou da plasticidade. De Witt et al. (1998) definem tais custos e limites para a plasticidade fenotípica. Para os autores, os dois distúrbios principais que impedem de se alcançar plasticidade fenotípica ótima são: a inacurácia em avaliar o ambiente de desenvolvimento, e a correlação incompleta entre ambiente de desenvolvimento e o ambiente de seleção.

Também De Jong e Bijma (2002) citam modelos mais recentes onde há limites para a evolução da característica de plasticidade ou robustez. Também nestes modelos a presença de interação genótipo-ambiente indica a possibilidade de se selecionar para a sensibilidade dos genótipos às diferenças ambientais. Estes autores discutem a metodologia para quantificar a plasticidade fenotípica, ou melhor, a sensibilidade ambiental como uma característica quantitativa e a formulação dos objetivos de seleção. Em vários trabalhos, nota-se a importância do fator ontogenético, ou seja, do posicionamento dos fatores ligados ao fenótipo expresso no decorrer das diversas fases do desenvolvimento do animal. Schlichting e Pigliucci (1999) consideram importante salientar o conceito de norma de reação de desenvolvimento, onde se tem um plano tridimensional, ou seja, a mesma superfície fenotípica já citada, onde cada diferente genótipo pode apresentar variados fenótipos resultantes dos diferentes ambientes afetando os diferentes estágios de desenvolvimento. Tal propriedade das normas de reação de desenvolvimento é denominada competência.

Nijhout (2002) faz uma minuciosa análise das possibilidades de seleção para robustez, sendo que apresenta uma discussão sobre a natureza não-linear dos mecanismos de desenvolvimento. Uma consequência dessa não-linearidade é que todos os genes são igualmente correlacionados à característica cuja ontogenia eles controlam. Considerando que a robustez consiste em inclinações pequenas nas normas de reação e nas superfícies fenotípicas (formuladas como funções da variação genética), o autor considera que há duas formas para ocorrer evolução da robustez: a primeira, através das mutações e da seleção na variação quantitativa na atividade gênica que mova a população para uma região onde tal inclinação seja pequena. É

importante, neste caso, a consideração de que combinações gênicas podem levar a pequenas inclinações na superfície fenotípica. E a segunda forma é através do acréscimo de circuitos de retro-informação ou através de incorporação de novas interações nos circuitos genéticos já existentes. Altera-se, aqui, o formato da superfície fenotípica, podendo então se fazer as inclinações relativas para alguns genes menos intensas, sem haver a necessidade de mutações e conseqüente seleção desses genes.

O trabalho de Sultan e Spencer (2002), citado por Kingsolver et al. (2002) demonstra que migrações entre subpopulações podem favorecer o desenvolvimento de um novo genótipo plástico, ao invés de fixar um genótipo especialista em uma das subpopulações. Isto tem relevância no melhoramento animal quando se fala de globalização do uso de sêmen e a avaliação de touros através de programas nacionais. Tal fluxo genético pode ser comparado à migração dos indivíduos ou de seu sêmen, o que facilitaria o desenvolvimento de características controladas por genes de plasticidade.

Observando os vários trabalhos, nota-se a necessidade da definição das normas de reação dos indivíduos da população, visando selecionar os animais para sensibilidade ambiental. A determinação das normas de reação visando o melhoramento animal deve somar os conhecimentos da biologia evolutiva com a genética quantitativa e de populações utilizada no melhoramento, como será visto a seguir.

c) Normas de reação e melhoramento animal

O melhoramento genético animal realizado em circunstâncias de interação genótipo-ambiente significativa tende a apresentar resultados menos eficazes, considerando-se o ganho genético para uma dada característica ser reduzido pelas diferentes performances dos touros para cada ambiente. Mas, quando se observa a possibilidade de seleção para a sensibilidade ambiental em determinada característica, a presença da IGA é fundamental, sendo necessário o desenvolvimento de um índice de seleção capaz de mensurar a robustez ou a plasticidade dos indivíduos. A melhor forma de se lidar com a sensibilidade ambiental como uma característica a ser selecionada é definindo as normas de reação. Van Noordwijk (1989) considera extremamente útil a representação de uma característica quantitativa de uma população por um grupo de normas de reação que traduzem a variação das condições ambientais em fenótipos, pois combina informação sobre os mecanismos

fisiológicos (forma da norma de reação) e a variação genética (disposição das normas de reação no conjunto), sendo facilmente observada a interação genótipo-ambiente como um não paralelismo das normas. Combina, assim, ecologia, genética e fisiologia numa mesma estrutura de trabalho, cujo título deve ser resumido no termo adaptação.

Para que a seleção seja eficiente, torna-se importante a caracterização das normas de reação como adaptativas. Segundo Schlichting e Pigliucci (1999), a abordagem proposta por Bradshaw, em 1965, e mais tarde por Schlichting, em 1986, e Schlichting e Levin, em 1986, do uso da norma de reação com variância associada considera a plasticidade como sendo uma característica em si sob controle genético, sendo um possível objeto de seleção e portanto, adaptativa. Assim, a representação cartesiana das normas de reação adaptativas deve ser em ordenadas cuja unidade é o valor genético predito (VGP), e não a mensuração fenotípica.

Os modelos propostos por De Jong e Bijma (2002) usam a metodologia da genética quantitativa e da biologia evolucionária. Os autores descrevem 3 diferentes modelos de seleção de plasticidade. O primeiro, denominado de “character state model” (que será traduzido aqui como “modelo de estado discreto”) é baseado no modelo de múltiplos caracteres da genética quantitativa; o segundo, denominado de modelo infinito-dimensional, baseado no modelo de função de covariância; e por último o modelo de norma de reação, relativo ao modelo de regressão aleatória usado em melhoramento animal. O segundo método é uma transição entre os dois extremos, mostrando que eles são de certa forma intercambiáveis. Tais autores afirmam que a plasticidade fenotípica pode ser selecionada como qualquer outra característica fenotípica.

Kolmodin et al. (2002) estudaram a metodologia do estudo da IGA, quantificando e descrevendo os padrões de IGA do gado de leite nos países nórdicos e avaliaram a utilidade dos modelos de norma de reação nesse estudo. Observou-se a importância das possíveis variáveis ambientais nas diversas características analisadas (produção de proteína, dias em serviço, e vida produtiva). Posteriormente, Kolmodin (2003) também avaliou o efeito da seleção para valores fenotípicos altos na sensibilidade ambiental através de simulação, que também mostrou que a sensibilidade ambiental média tende a aumentar com a seleção para alto valor fenotípico. A autora alerta para o fato de que, assim como as (co)variâncias se alteram com a variação ambiental, também as correlações entre as características também se alteram. Uma questão apresentada é se a sensibilidade ambiental deve ser considerada um dos objetivos de seleção. Os resultados mostraram pouca

significância na interação genótipo-ambiente no gado nórdico de leite. Uma observação importante a ser considerada é de que há heterogeneidade nas variâncias genética e ambiental ao longo do gradiente ambiental, causando uma variação na herdabilidade nos diversos ambientes. Assim, com normas de reação definidas pode-se também escolher o ambiente de seleção no qual se tenha o maior ganho genético.

Fikse et al. (2003), trabalhando com dados de gado leiteiro Guernsey dos Estados Unidos, África do Sul, Austrália e Canadá, avaliou o efeito de interação genótipo-ambiente na produção. Foram utilizados 5 modelos, sendo um modelo de caráter simples entre países, um modelo de caráter simples entre países com variância heterogênea, um modelo de múltiplo caráter entre países, um modelo de múltiplo caráter com cluster entre países e um modelo de norma de reação. O trabalho observou grande heterogeneidade de variância entre os países, sendo que os modelos de melhor avaliação foram o modelo de caráter simples entre países com variância heterogênea e o modelo de múltiplo caráter entre países.

Os modelos de regressão aleatória são descritos por Kirkpatrick e Heckman (1989), Kirkpatrick et al. (1990), Meyer (1998), Albuquerque (2004) e Schaeffer (2004) como aplicáveis no estudo de IGA. Os 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 (co)variância.

Esta dissertação dispõe sobre dois estudos centrados na significância da interação genótipo-ambiente e na sensibilidade ambiental dos indivíduos, sendo os temas específicos tratados nos capítulos 2 e 3:

O Capítulo 2, denominado Interação Genótipo-Ambiente em Características de Crescimento de Bovinos Red Angus, apresenta-se de acordo com as normas para a publicação na Revista Brasileira de Zootecnia. O objetivo deste capítulo foi determinar a significância da IGA em caracteres de crescimento de rebanho Angus, em ambiente com heterogeneidade climática definida, usando metodologia específica para base de dados com volume restrito. O Capítulo 3, denominado Sensibilidade Ambiental em Características de Crescimento em Bovinos Nelore Analisada Através de Normas de Reação Adaptativas, apresenta-se de acordo com as normas para publicação na Revista Brasileira de Zootecnia. O objetivo deste capítulo foi determinar as normas de reação adaptativas de touros da raça Nelore através da regressão aleatória dos dados de progênie, e comparar os valores obtidos aos valores genéticos preditos pelos modelos tradicionais, verificando a correlação entre os dois métodos de seleção.

Referências Bibliográficas

- 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
- ALENCAR, M.M. Estudo da interação touro X época de nascimento em um rebanho Canchim. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, 14, 2: p.224-234, 1985.
- BARRÍA, N.R. Limites genéticos de la selección artificial. *Avances en Producción Animal*, 3, 1-2: p.2-14, 1978.
- BERTRAND, J.K. Problems and possibilities into the next decade involving beef cattle breeding research in the southern region: purebred field data banks. *Journal of Animal Science*, 69: p.4234-4239, 1991.
- BERTRAND, J.K.; BERGER, P.J.; WILLHAM, R.L. Sire X environment interactions in beef cattle weaning weight field data. *Journal of Animal Science*, 60, 6: p.1396-1402, 1985.
- BOLTON, R.C. et al. Genotype X environment interactions involving proportion of Brahman breeding and season of birth. I. Calf growth to weaning. *Journal of Animal Science*, 65: p.42-47, 1987.
- BOURDON, R.M. Shortcomings of current genetic evaluation system. *Journal of Animal Science*, 76: p.2308-2323, 1998.
- BOWMAN, J.C. *Introdução ao melhoramento genético animal*. São Paulo: EPU-USP, 1981.
- BOLDMAN, K.G. ; KRIESE, L.A.; VAN VLECK, L.D. et al. *A manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variance and co-variance*. Lincoln: Department of Agriculture, Agricultural Research Service, 1995. 120p.
- BROWN, M. A. et al. Genotype x Environment interactions in preweaning traits of purebred and reciprocal cross Angus and Brahman calves on common Bermudagrass and Endophyte-Infected tall Fescue pastures. *Journal of Animal Science*, 71: p.326-333, 1993
- BROWN, M. A. et al. Genotype x Environment interactions in postweaning performance to yearling in Angus, Brahman and reciprocal-cross calves. *Journal of Animal Science*, 71: p.3273-3270, 1993
- BURNS, W.C. et al. Genotype by environment interaction in Hereford cattle. II. Birth and weaning traits. *Journal of Animal Science*, 49: p.403-409, 1979.

- DE JONG, G.; BIJMA, P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livestock Production Science*, 78: p.195-214, 2002.
- DE MATTOS, D., BERTRAND, J.K.; MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. *Journal of Animal Science*, 78: p.2121-2126, 2000.
- DE WITT, T.J.; SIH, A.; WILSON, D.S. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 2: p.77-81, 1998.
- DICKERSON, G.E. Implications of genetic-environmental interactions in animal breeding. *Animal Production*, 4: p.47-63, 1962.
- ESPASADIN, A.C.; ALENCAR, M.M.; URIOSTE, J.I. Interação genótipo x ambiente para o peso à desmama de animais da raça Angus do Brasil e do Uruguai. In: Simpósio da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 5^o., Pirassununga, SP, *Anais*, 2004
- FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. *American Naturalist*, 86:p.293-298, 1952.
- FALCONER, D.S. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research*, 56: p.57-70, 1990.
- FERREIRA, V.C.P. et al. Interação genótipo-ambiente em algumas características produtivas de gado de corte no Brasil. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 53, 3: 2001.
- GRASS, J.A. et al. Genotype X environmental interactions on reproductive traits of bovine females. I. Age at puberty as influenced by breed, breed of sire, dietary regimen and season. *Journal of Animal Science*, 55, 6: p.1441-1457, 1982.
- HACKNEY, E. *Genotype X Environment Interactions*.. Disponível em <<http://www.as.wvu.edu/~kgarbutt/gxe1.html>>. Acesso em: 21 fev.2001.
- HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. *Biol. Rev*, 22: p.195-203, 1947.
- HIGH PLANS REGIONAL CLIMATE CENTER. Neosho MO Climate Data. Disponível em <<http://www.hpccsun.unl.edu>> . Acesso em 10 jun. 2003.
- JAMES, J.W. Selection in two environments. *Heredity*, 16: p.145, 1961.
- JOHNSTON, D.J. et al. Genetic and phenotypic characterization of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 1. Animal measures. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54: p.107-118, 2003.

- KINGSOLVER, J.G.; PFENNIG, D.W.;SERVEDIO, M.R. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 12: p.540-541, 2002.
- KIRKPATRICK, M.; HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape and other infinite-dimensional characters. *Journal of Mathematical Biology*, 27:p.429-450, 1989.
- KIRKPATRICK, M.; LOVESFOLD, D.;BULMER, M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectory. *Genetics*, 124:p.979-993, 1990.
- KOLMODIN, R. *Reaction Norms for the Study of Genotype by Environment Interaction in Animal Breeding*, Uppsala, 2003. Doctoral Thesis. 35 p. Swedish University of Agricultural Sciences, 2003.
- KOLMODIN, R. et al. Genotype by Environment Interaction in Nordic Dairy Cattle Studied Using Reaction Norms. *Acta Agric. Scand., Section A, Anim.Sci.*, 52: p.11-24, 2002.
- LEWONTIN, R.C. *A tripla hélice: gene, organismo e ambiente*. São Paulo: Companhia das Letras, 2002, 139p
- LIN, C.Y. e TOGASHI, K. Genetic improvement in the presence of genotype by environment interaction. *Animal Science Journal*, 73: p.3-11, 2002.
- LIMA., F.P. Estudo de alguns fatores de variação do peso a desmama dos bezerros de raças zebuínas de corte. *Boletim da Indústria Animal*, 31, 1: p.39-65, 1974.
- MADUREIRA, A. P. *Comparação de modelos lineares mistos gaussianos e robustos (via amostrador de Gibbs) em características de crescimento de bovinos de corte*. Tese de Doutorado, 91p, FMVZ de Botucatu - Universidade Estadual Paulista (UNESP), 2003.
- MASCIOLI, A.S. et al. Interação genótipo x ambiente para características de crescimento até os 12 meses de idade em bovinos Canchim. In: Reunião Anual da SBZ, 37^a, Viçosa, MG, *Anais...*, 2000.
- MEYERS, L.C.; BULL, J.J. Fighting chance with chance: adaptative variation in na uncertain world. *Trends in Ecology and Evolution*, 17,12: p.551-557, 2002.
- MEYER, K . Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Sel. Evol.*, 30:p.221-240, 1998.
- NIJHOUT, H.F. The nature of robustness in development. *BioEssays*, 23: p.553-563, 2002.

- NOBRE, P.R.C.; ROSA, A.N., EUCLIDES FILHO, K. Interação reprodutor X estação de nascimento e reprodutor X fazenda sobre o crescimento de bezerros Nelore. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, 17, 2: p.120-131, 1988.
- NOTTER, D.R.; TIER, B.; MEYER, K. Sire X herd interactions for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 70, 8: p.2359-2365, 1992.
- PIGLIUCCI, M. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 4, p.168-173, 1996
- REIS, J.C.; LOBO, R.B. *Interações genótipo-ambiente nos animais domésticos*. Ribeirão Preto: J.C.R./R.B.L., 1991. 194 p.
- ROBERTSON, A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, 15: p.469-472, 1959.
- SARKAR, S. From the Reaktionsnorm to the adaptive norm: the norm of reaction, 1909-1960. *Biology and Philosophy*, 14:p.235-252, 1999.
- SCHAEFFER, L. R. Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science*, 86:p.35-45, 2004
- SCHEINER, S.M. Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *The American Naturalist*, 142, 2: p.371-373, 1993.
- SCHEINER, S.M. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: p.889-898, 2002.
- SCHLICHTING, C.D. e PIGLIUCCI, M. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*, Sinauer Associates, 1998, 387 p.
- SCHMALHAUSEN, I.I. *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection*. New York: The Blakiston Company, 1949, 327p.
- SIMONELLI, S.M. et al. Interação genótipo x ambiente para pesos à desmama, ano e sobreano na raça Nelore. In: Simpósio da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 5º., Pirassununga, SP, *Anais...*, 2004
- SOUZA, J.C. *Interação genótipo x ambiente sobre o peso ao desmame de zebuínos da raça Nelore no Brasil*. Botucatu, 1997. 121 p. Tese (Doutorado) – UNESP, Campus Botucatu, 1997.
- STEARNS, S.C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity: phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *BioScience*, 39, 7: p.436-446, 1989
- STEARNS, S.C. ; HOEKSTRA, R. F. *Evolução: uma introdução*. Atheneu Editora, São Paulo, 2003, 379p.

- TOGASHI, K.; LIN et al. Partition of sire effects for international sire evaluation in the presence of genotypeXenvironment interaction, *Livestock Production Science*, 73: p. 225–235, 2002.
- VAN NOORDWIJK, A. J. Reaction norms in genetical ecology. *BioScience*, 39,7: p.453–456, 1989.
- VAN TASSEL, C. P. e VAN VLECK, D. L. A set of FORTRAN programs to apply Gibbs sampling to animal models for variance component estimation [DRAFT]. In: *A manual for use of MTGSAM*. U.S. Department of Agriculture: Agricultural Research Service: 1995.
- VIA, S.; LANDE, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39, 3, p505-522, 1984.
- VIA, S. et al. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 5: p.212-217, 1995.
- WRIGHT, S.D; MCCONNAUGHAY, K.D.M. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17: p.119-131, 2002.

INTERAÇÃO GENÓTIPO-AMBIENTE EM CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO DE BOVINOS RED ANGUS

Resumo

Dados de bovinos da raça Red Angus oriundos de um único criatório localizado no centro-sul norte-americano foram utilizados com o objetivo de avaliar a significância da interação genótipo-ambiente (IGA) em animais nascidos na primavera e no outono por meio da estimação da sua correlação genética. Foi utilizada a inferência bayesiana (programa MTGSAM) em análises uni-caráter e bi-caráter dos pesos ao nascer (PN), aos 205 dias (PD), aos 365 dias (PA) e ganho de peso entre 205 e 365 dias (GA), sendo estimadas as funções de densidade de probabilidade associadas às herdabilidades e correlações genéticas, tendo as últimas médias de 0,56, -0,11, 0,43 e 0,40, e modas de 0,66, -0,07, 0,39 e 0,49, respectivamente para cada caráter, mostrando uma grande significância da IGA. A metodologia mostrou-se capaz de estimar satisfatoriamente os componentes de (co)variância, mesmo em um volume limitado de dados, mostrando correlações genéticas extremamente baixas em clima heterogêneo em um mesmo local, pondo em discussão os resultados da análise uni-caráter.

Palavras-chave: gado de corte, parâmetros genéticos, inferência bayesiana, ambientes heterogêneos

GENOTYPE BY ENVIRONMENT INTERACTION IN GROWTH CHARACTERS OF RED ANGUS CATTLE

Abstract

Data from Red Angus cattle from a single herd located in middle-southern from USA were analyzed with the objective of evaluating the significance of genotype by environment interaction (GxEI) in calves born in Spring and Fall by estimation of its genetic correlation. The Bayesian inference (MTGSAM program) were used in an uni-character and a bi-character analysis of birth weight, 205-days weight, 365-days weight and gain between 205 and 365 days. The functions of probabilistic density of heritabilities and genetic correlations were estimated, with this last ones having averages of 0,56, -0,11, 0,43 and 0,40, and modes of 0,66, -0,07, 0,39 and 0,49, respectively for each character, showing a large significance of GxEI. The methodology was satisfactory in estimating the (co)variance components, even with a small volume of dates, showing low values of genetic correlations in a place with heterogeneous climate, generating discussion about the uni-character analysis.

Key-words: beef cattle, genetic parameters, Bayesian inference, heterogeneous climate

Introdução

A interação genótipo-ambiente é definida por Bowman (1981) como a mudança de desempenho relativo de um caráter de dois ou mais genótipos medidos em dois ou mais ambientes. Tal mudança pode ser na ordem ou na magnitude da variância. Inicialmente propunha-se a seleção no melhor ambiente, conforme Hammond (1947), mas trabalhos posteriores, como o de Barria (1978), mostraram que a presença de interação genótipo-ambiente (IGA) significativa retardava a resposta à seleção. Para a avaliação da IGA, Falconer (1952) considerou a característica a ser avaliada em diferentes ambientes como sendo diferentes características, e estimou a correlação genética entre elas. Robertson (1959) sugeriu que valores de correlação abaixo de 0,80 implicariam em alteração do ranking, sendo considerado o limite para se determinar a significância da IGA. Desde então, diversos trabalhos têm sido realizados com essa finalidade em características de gado de corte. Entre os estudos que encontraram IGA significativa em rebanhos taurinos, podem ser citados os trabalhos de Woodward e Clarck (1950) com peso ao nascer, ganho de peso até a desmama, ganho de peso pós-desmama e eficiência no consumo de alimentos, Burns et al. (1979) estudando o peso ao nascer, peso à desmama e ganho médio diário, Grass et al. (1982) em características reprodutivas, Bertrand et al. (1985) com pesos à desmama, Alencar (1985) estudando o peso ao nascer e aos 270 dias, Bolton et al. (1987) no peso ao nascer e em características de crescimento, assim como Notter et al. (1992). Em rebanhos de bovinos zebuínos e cruzamentos também encontraram IGA significativa Lima (1974) no peso à desmama, Nobre et al. (1988) no peso ao nascer, desmama e ao ano, Souza (1997) no peso à desmama e Ferreira et al. (2000) no peso à desmama, além do pré e pós-desmama, dentre outros. Entretanto, estudos recentes com bases de dados bastante amplas encontraram IGA não significativa, como o trabalho de De Mattos et al. (2000), com peso à desmama de bovinos Hereford nos EUA, Canadá e Uruguai (correlações entre 0,82 e 0,90) e o trabalho de Johnston (2003), com peso pós-desmama de várias raças, na pré-terminação e pré-abate, estimando correlações genéticas acima de 0,80 entre o Sul e Norte da Austrália. Observa-se nesses trabalhos um volume de dados bastante grande, o que aumenta a confiabilidade das análises. Porém, a definição dos ambientes onde se procura a interação também se torna ampla, o que pode mascarar os resultados, conforme relatou Bertrand (1991). Dados relativos a ambientes com uma descrição mais específica podem sugerir comportamentos e explicar a diversidade ou a

similaridade das características comparadas, mas esbarram no volume de dados pequeno e restrito, que tornam as estimativas dos parâmetros genéticos pouco robustas, gerando resultados locais, pouco confiáveis. Este trabalho teve como objetivo determinar a significância da IGA em caracteres de crescimento de rebanho Red Angus, em ambiente com heterogeneidade climática definida, utilizando-se de abordagem bayesiana, com a finalidade de comparar os resultados com a análise tradicional.

Material e Métodos

Foram utilizados dados oriundos das Neo-Sho Farms, localizadas em Southwest City, na região de divisa entre os estados de Oklahoma e Missouri, nos Estados Unidos, sendo um criatório de bovinos da raça Red Angus registrados. O manejo das fazendas é bastante homogêneo dentro de cada estação, havendo heterogeneidade de clima devido ao fator temporal. O verão é extremamente quente e úmido e o inverno é bastante frio e seco (Figuras 1 e 2).

O banco de dados inicial foi de 3277 animais, nascidos entre 1999 e 2003, em duas estações de nascimento: outono (entre fevereiro e março) e primavera (entre agosto e setembro). A matriz de parentesco foi formada com base em 5246 animais.

A avaliação de crescimento foi feita com base no peso ao nascer (PN), peso à desmama e peso ao ano, sendo feitos ajustes para estes dois últimos visando obter o peso aos 205 dias (PD) e o peso aos 365 dias (PA), além do ganho de peso entre 205 e 365 dias (GA).

A formação de grupos de contemporâneos foi baseada no sexo, fazenda, estação e ano de nascimento, sendo considerados “outliers” os dados com valor de 3,5 desvios-padrão acima e abaixo da média do grupo. Também foram descartados os grupos de contemporâneos com menos de três dados (Tabela 1).

Para a avaliação da IGA, foram considerados dois ambientes, sendo os dados de animais nascidos no outono, que cresceram até a desmama no inverno e da desmama até o ano no verão, e os dados de animais nascidos na primavera, que cresceram até a desmama no verão, e da desmama até o ano no inverno, formando os grupos de ambiente Outono e Primavera, considerados na Tabela 2.

Os animais sofreram seleção após a desmama, baseada no fenótipo e dentro de cada família, o que explica a diminuição do número de dados do PA e GA.

As estimativas dos componentes de (co)variância foram feitas a partir de uma análise uni-caráter e outra bi-caráter, cujo modelo considerado foi:

$$\underset{\sim}{y} = \underset{\sim}{X} \underset{\sim}{\beta} + \underset{\sim}{Z} \underset{\sim}{a} + \underset{\sim}{e}$$

onde,

$\underset{\sim}{y}$ = vetor das variáveis dependentes (característica medida em um ou dois ambientes);

X = matriz de incidência dos efeitos fixos;

$\underset{\sim}{\beta}$ = vetor de efeitos fixos (grupo de contemporâneos e idade da mãe ao parto);

Z = matriz de incidência dos efeitos aleatórios (genéticos diretos, maternos e de ambiente permanente materno em PN e PD);

$\underset{\sim}{a}$ = vetor dos efeitos aleatórios dos valores genéticos diretos, maternos e de ambiente permanente materno em PN e PD do animal (efeito animal);

$\underset{\sim}{e}$ = vetor dos erros associados a cada observação.

Inicialmente utilizou-se a metodologia freqüentista para as estimativas, através do programa MTDFREML de Boldman et al.(1993), que apresentou dificuldades para convergência na análise bi-caráter, com resultados susceptíveis aos valores iniciais da estimação, e várias prováveis soluções locais. Tal situação era esperada, devido ao volume relativamente pequeno de dados após a subdivisão em estações. Assim, foi utilizada a metodologia de inferência bayesiana, com o uso do programa MTGSAM, de Van Tassel Van Vleck (1995), obtendo-se a distribuição dos parâmetros estimados. Foram geradas as cadeias de Gibbs, por meio de 5.005.000 iterações, com um descarte inicial (“burn-in”) de 5000 iterações. Foram gerados 20.000 dados por meio de amostragem a cada 250 iterações, sendo a correlação serial ainda alta (maior que 0,5). Uma segunda amostragem a cada 25 dados foi realizada nos dados da primeira amostragem, gerando uma correlação serial menor que 0,1, considerada satisfatória, num total de 800 dados de amostragens.

Tais procedimentos foram realizados para cada peso e para o ganho de peso

Os valores genéticos dos animais foram preditos através do Blup empírico, sendo utilizadas as médias das estimativas das (co)variâncias como valores iniciais no programa MTDFREML, de Boldman et al.(1991).

Resultados e Discussão

Na análise uni-caráter, foram obtidas as funções de densidade das herdabilidades apresentadas na Figura 3, com os valores das médias e modas observados na Tabela 3. Revisões sobre as herdabilidades das características estudadas definem valores entre 0,35 e 0,45 para o PN, 0,25 e 0,30 para PD, 0,38 e 0,45 para PA e 0,45 e 0,55 para GA, conforme Pereira (1983). Os valores da média das funções de densidade para a herdabilidade estimadas para PN, PD e GA, de 0,45, 0,38, e 0,40, respectivamente, mostraram-se coerentes com tal literatura. O valor associado à média da herdabilidade do PA, de 0,63, é considerado elevado, mas é explicado pela seleção ao desmame. Valores ao redor de 0,31, 0,24, 0,33 e 0,31 para PN, PD, PA e GA, respectivamente, são citados por Simm (1998), ficando todos estes abaixo dos valores aqui encontrados. Os resultados das médias das estimativas das variâncias podem ser observadas na Tabela 5.

Na análise bi-caráter, os resultados da estimação dos parâmetros definiram as distribuições posteriores dos valores de herdabilidade e correlação genética para os grupos de dados de nascimento de Outono e de Primavera. Observando-se os gráficos das densidades das distribuições para as herdabilidades dos diferentes pesos nos dois ambientes (Figuras 4, 5, 6 e 7), pode-se perceber a grande amplitude nas estimativas, o que pode explicar parte da dificuldade na estimação dos parâmetros pela abordagem frequentista. Os valores das estimativas de herdabilidade para cada ambiente e as correlações genéticas entre os ambientes, com base na média ou na moda de cada análise são mostradas na Tabela 4, sendo ainda mais elevadas em relação aos valores de literatura citados.

Os valores das médias das herdabilidades estimadas se mostraram ainda maiores nos conjuntos de dados de outono quando comparados aos de primavera. Inicialmente, isso reflete uma heterogeneidade de variância que pode ser associada à uma interação genótipo-ambiente significativa, conforme observado na Tabela 6.

Observam-se valores extremamente altos para as herdabilidades do peso ao ano (PA) em relação às outras características em ambas as análises, tendendo mesmo a uma moda igual a um no ambiente de inverno. Isso pode ser explicado pela prática de seleção feita baseada no peso à desmama, onde são descartados os animais inferiores de cada família (meio irmãos), reduzindo a variância dentro de cada família e maximizando a variância entre famílias, o que tende a criar um efeito de aumento da variância aditiva relativa à variância fenotípica. Regressões lineares

realizadas dos valores fenotípicos de PA em função de PD definiram coeficientes de determinação de 0,3301 para o outono e 0,4452 para a primavera, mostrando que a seleção baseada no peso à desmama tem importante efeito na variação do peso ao ano. Entretanto, as regressões lineares dos valores fenotípicos de GA em função de PD definiram coeficientes de determinação de 0,0681 e 0,0406, para outono e primavera, respectivamente, mostrando o pequeno efeito de seleção feita com base em PD, sobre a variação do GA. As herdabilidades da característica GA nos dois ambientes foram mais próximas das herdabilidades de PN e PD, ficando com médias de 0,58 e 0,42 no outono e primavera, respectivamente.

Para a determinação da IGA foi considerada a correlação genética entre os dois ambientes na análise bi-caráter, conforme Falconer (1952), sendo que o valor de significância foi estabelecido em função do trabalho de Robertson (1959), em que valores abaixo de 0,80 mostraram IGA com alteração de ranking. Pode-se observar as densidades das distribuições das correlações genéticas entre o ambiente de verão e inverno nas Figuras 4, 5, 6 e 7, sendo os valores das modas e das médias também presentes nas Tabela 4. Observa-se os valores das médias e das modas das correlações genéticas abaixo de 0,80 em todas as características, com especial atenção ao PD, com média de $-0,11$ e moda de $-0,07$, negativas, mostrando uma quase total independência entre a característica de outono e a de primavera.

Uma outra forma de observar os resultados, é a determinação das probabilidades acumuladas, sendo gerada a probabilidade de ocorrência de correlação genética abaixo de 0,80, refletindo IGA significativa (Figuras 8, 9, 10 e 11). Os valores obtidos mostram a probabilidade de IGA significativa (correlação abaixo de 0,80) de 84,07% para o PN, 99,93 % para o PD, 97,08% para o PA e 96,78% para o GA, todas bastante elevadas.

Para a avaliação dos valores genéticos dos touros analisados, foram geradas retas unindo os valores genéticos diretos no peso à desmama em cada ambiente para os animais com acurácia acima de 0,70 e produção em ambos os ambientes. A figura 12 exemplifica os resultados, sendo que a inversão de ranking (dos valores genéticos obtidos com as médias dos parâmetros estimados) pode ser visualizada pelo cruzamento entre as retas dos diversos touros. Como há vários desses pontos podem ser observadas as diversas alterações de ranking entre o ambiente de primavera e de outono.

Também foram realizadas regressões lineares dos valores genéticos preditos pela análise bi-caráter de outono e primavera em função dos valores genéticos preditos pela análise uni-caráter, conforme se pode observar nas Figuras 13 e 14 . Os coeficientes de determinação foram de 0,0921 e 0,5399, respectivamente. Isto indica a tendência da VGP uni-caráter tradicional de se aproximar dos valores de maior representatividade numérica, visto a presença de IGA determinar resultados de VGP de outono e de primavera como valores muito diferentes. Assim, o maior número de dados oriundos da primavera explica a maior correlação entre estes valores e os relativos à VGP da análise uni-caráter. Mas isto também indica que a ampliação do volume do banco de dados oriundos de ambiente heterogêneos pode aumentar a robustez das análises, mas ao mesmo tempo, diminuirá a precisão das mesmas.

É uma limitação comum associada à definição de um ambiente específico, sendo a mensuração de maiores números de animais diretamente relacionada à multiplicidade dos fatores ambientais. Cria-se assim um círculo vicioso onde a divisão em diversos ambientes reduz o volume de dados, impossibilitando a análise convencional. Aumentando-se o número de dados, a análise fica robusta, mas perde-se a precisão ambiental, multiplicando-se os fatores climáticos e possibilitando a ocorrência de interação. As fases de cria e recria de bovinos, normalmente realizadas a pasto, não possuem a homogeneidade característica dos confinamentos da fase de terminação, onde os ambientes são controlados e seus efeitos facilmente determinados. A simples definição do ambiente como sendo a pasto não define quais das múltiplas opções de qualidade da forrageira e clima estão interferindo na performance dos animais, sendo os fatores variáveis ao longo do tempo (a pastagem perde a digestibilidade dentro de um mesmo verão, notadamente em áreas tropicais, e o clima se inverte com a mudança de estações, principalmente nas áreas temperadas). Isto pode ser confirmado observando-se as variâncias residuais da análise bi-caráter no outono e primavera. Os dados de outono se caracterizam por intensa suplementação, visto o rígido inverno, inclusive com nevascas, ao contrário dos dados de primavera, onde as vacas se alimentam basicamente de pastagem. Os valores médios de variância residual no outono tendem a ser inferiores a metade dos valores médios de variância residual na primavera.

A discussão realmente cria sentido quando se toma por referência a observação de Lewontin (1992), que alerta para a ineficácia da análise de variância quando há a presença de IGA significativa. Como esta se traduz por um efeito não linear, não é correta a sua partição na análise de variância, estando incorporada de

forma não aditiva às diferentes parcelas dos componentes da variância. A comparação entre os resultados obtidos dos valores médios das funções de densidade das variâncias da análise uni-caráter aos da análise bi-caráter, observadas nas Tabelas 6 e 7, mostram:

- a) variância fenotípica pouco variável;
- b) variância genética aditiva direta e materna muito maiores na análise bi-caráter no outono;
- c) variância de ambiente permanente materna e variância residual muito menores na análise bi-caráter no outono.

Ou seja, observa-se uma redefinição das diferentes parcelas dos componentes da variância para o ambiente específico de outono. Isto é lógico se a IGA for considerada significativa. Toda a variância relativa à IGA é acumulada na parcela da variância residual, reduzindo a herdabilidade, visto não conseguir ser contabilizada pela variância genética. Quando se restringe a amplitude ambiental, o valor da parcela de variância genética incorpora a parcela dispersa pela IGA, visto diminuir nesse ambiente específico o elemento multiplicativo. Outras possibilidades poderiam ser consideradas, caso a variância fenotípica também tivesse uma alteração substancial, o que não ocorreu. Os valores das estimativas da variância fenotípica na análise uni-caráter variaram pouco em relação aos da análise bi-caráter, reforçando a noção de coerência desta última e mantendo a possibilidade de comparação entre os resultados. Especialmente sobre as estimativas da variância do efeito aleatório de ambiente permanente (materno), observa-se a importância da suplementação do rebanho, que é regra no manejo relativo aos dados de outono, reduzindo a variância, em relação ao ambiente de primavera, podendo responder pela maior dependência da performance da progênie em relação à mãe. Estes resultados reforçam a proposição de Sarkar & Fueller (2003) de que a análise de variância pode falhar ao reconhecer importantes fatores etiológicos e ao mesmo tempo sugerir outros incorretos quando o pré-requisito da inexistência de IGA significativa é ignorado. E a observação de IGA significativa, mesmo numa escala geográfica tão pequena quanto a apresentada neste trabalho, reforçam a proposição de Schlichting e Pigliucci (1998), de que na natureza, a presença de IGA significativa é regra e não exceção. Principalmente nas faixas temperadas e subtropicais, não basta somente delimitar regiões de ambientes semelhantes, mas também períodos com características ambientais semelhantes. Isto gera uma dificuldade quando se procura o melhoramento genético tradicional. Porém, quando a característica procurada é uma sensibilidade ambiental robusta, estas

regiões são especialmente adequadas para se mensurar tal característica. Infelizmente, a base de dados se torna excessivamente subdividida, dificultando a estimação das (co)variâncias. A abordagem utilizada, definida como modelo de estado discreto (“character-state model”) por De Jong e Bijma (2002), consegue definir um índice de sensibilidade ambiental através da diferença entre os valores genéticos para cada ambiente, mesmo com um volume menor de dados, visto a utilização da análise bayesiana. Apesar da geração de um índice de estabilidade através da diferença entre o VGP de outono e o VGP de primavera para cada touro (ou seja, um Δ VGP), a utilização dos resultados é bastante limitada, sendo a seleção para robustez limitada aos ambientes comparados. Um fato de importância é que se pode observar uma grande variabilidade na sensibilidade ambiental, o que permite dizer que há potencial para se selecionar animais que suportem ambientes extremos dentro do rebanho analisado.

Conclusão

Mesmo com o pequeno tamanho de amostra utilizado, considerando-se as distribuições posteriores das correlações genéticas estimadas pode-se afirmar que a IGA entre os ambiente de outono e primavera para as características de peso ao nascer (PN), peso à desmama (PD), peso ao ano (PA) e ganho de peso entre a desmama e o ano (GA) foi significativa.

Corroborar-se a hipótese de que grupos menores, com ambientes bastante definidos, podem possuir IGA significativa, que se dilui em volumes maiores de dados. Ainda considerando-se uma mesma posição geográfica, como no conjunto de dados analisados, onde pouca interação poderia ser esperada, há o fator temporal que determina tais diferenças, sendo as estações do ano um fator importante em locais de clima heterogêneo. Assim, é importante não se partir de pressupostos de não-significância da IGA, sendo que os valores genéticos preditos a partir de dados provenientes de vários ambientes serão médias das várias interações entre os diversos ambientes de origem dos dados.

Referências bibliográficas

- ALENCAR, M.M. Estudo da interação touro X época de nascimento em um rebanho Canchim. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, 14, 2: p.224-234, 1985.
- BARRÍA, N.R. Limites genéticos de la selección artificial. *Avances en Producción Animal*, 3, 1-2: p.2-14, 1978.
- BERTRAND, J.K. Problems and possibilities into the next decade involving beef cattle breeding research in the southern region: purebred field data banks. *Journal of Animal Science*, 69: p.4234-4239, 1991.
- BERTRAND, J.K.; BERGER, P.J.; WILLHAM, R.L. Sire X environment interactions in beef cattle weaning weight field data. *Journal of Animal Science*, 60, 6: p.1396-1402, 1985.
- BOLDMAN, K.G. ; KRIESE, L.A.; VAN VLECK, L.D. *et al.* A manual for use of *MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variance and co-variance*. Lincoln: Department of Agriculture, Agricultural Research Service, 1995. 120p.
- BOLTON, R.C. *et al.* Genotype X environment interactions involving proportion of Brahman breeding and season of birth. I. Calf growth to weaning. *Journal of Animal Science*, 65: p.42-47, 1987.
- BOWMAN, J.C. *Introdução ao melhoramento genético animal*. São Paulo: EPU-USP, 1981.
- BURNS, W.C. *et al.* Genotype by environment interaction in Hereford cattle. II. Birth and weaning traits. *Journal of Animal Science*, 49: p.403-409, 1979.
- DE JONG, G.; BIJMA, P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livestock Production Science*, 78: p.195-214, 2002.
- DE MATTOS, D., BERTRAND, J.K.; MISZTAL, I. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. *Journal of Animal Science*, 78: p.2121-2126, 2000.
- FALCONER, D.S. The problem of environment and selection. *American Naturalist*, 86:p.293-298, 1952.
- FERREIRA, V.C.P. *et al.* Interação genótipo-ambiente em algumas características produtivas de gado de corte no Brasil. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 53, 3: 2001.
- GRASS, J.A. *et al.* Genotype X environmental interactions on reproductive traits of bovine females. I. Age at puberty as influenced by breed, breed of sire, dietary regimen and season. *Journal of Animal Science*, 55, 6: p.1441-1457, 1982.

- HAMMOND, J. Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. *Biol. Rev*, 22: p.195-203, 1947.
- JOHNSTON, D.J. *et al.* Genetic and phenotypic characterization of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 1. Animal measures. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54: p.107-118, 2003.
- LEWONTIN, R. Genética Quantitativa. In: SUZUKI, D. *et al.* *Introdução à Genética*. 4^a. edição. Rio de Janeiro. Guanabara Koogan. 1992. p.522-547
- LIMA., F.P. Estudo de alguns fatores de variação do peso a desmama dos bezerros de raças zebuínas de corte. *Boletim da Indústria Animal*, 31, 1: p.39-65, 1974.
- NOBRE, P.R.C.; ROSA, A.N., EUCLIDES FILHO, K. Interação reprodutor X estação de nascimento e reprodutor X fazenda sobre o crescimento de bezerros Nelore. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, 17, 2: p.120-131, 1988.
- NOTTER, D.R.; TIER, B.; MEYER, K. Sire X herd interactions for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 70, 8: p.2359-2365, 1992.
- PEREIRA, J.C.C. *Melhoramento Genético Aplicado aos Animais Domésticos*. EVUFMG, 1983, 430 p.
- RIBEIRO, J. A. R. *The effects of genotype x location interaction on various productions trait in two selection of Hereford cattle*. Florida, Univ. Florida, 1976, 84p. (Thesis, PhD).
- ROBERTSON, A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, 15: p.469-472, 1959.
- SARKAR, S.; FUELLER, T. Generalized norms of reaction for ecological developmental biology. *Evolution and Development*, 5,1: p106-115, 2003.
- SCHLICHTING, C.D. e PIGLIUCCI, M. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*, Sinauer Associates, 1998, 387 p.
- SIMM, G. *Genetic Improvement of Cattle and Sheep*. Farming Press, UK, 1998, 431p.
- SOUZA, J.C. *Interação genótipo x ambiente sobre o peso ao desmame de zebuínos da raça Nelore no Brasil*. Botucatu, 1997. 121 p. Tese (Doutorado) – UNESP, Campus Botucatu, 1997.
- WOODWARD, R. R.; CLARK, R. T. The repeatability of performance of several Hereford sires as measured by progeny records. *Journal of Animal Science*, 9:587-596, 1950.

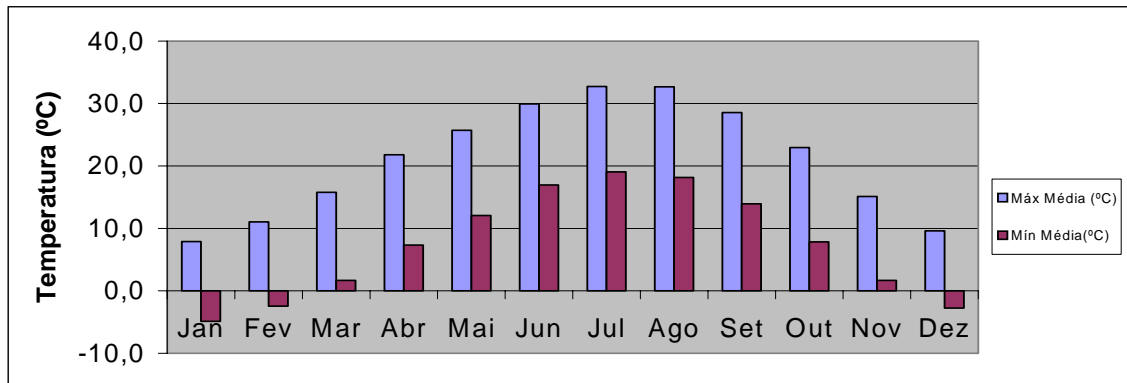


Figura 1 – Temperaturas máximas e mínimas médias mensais em Neo-sho, Missouri 1970 a 2000 - Fonte: Adaptado da High Plains Regional Climate Center (2002)

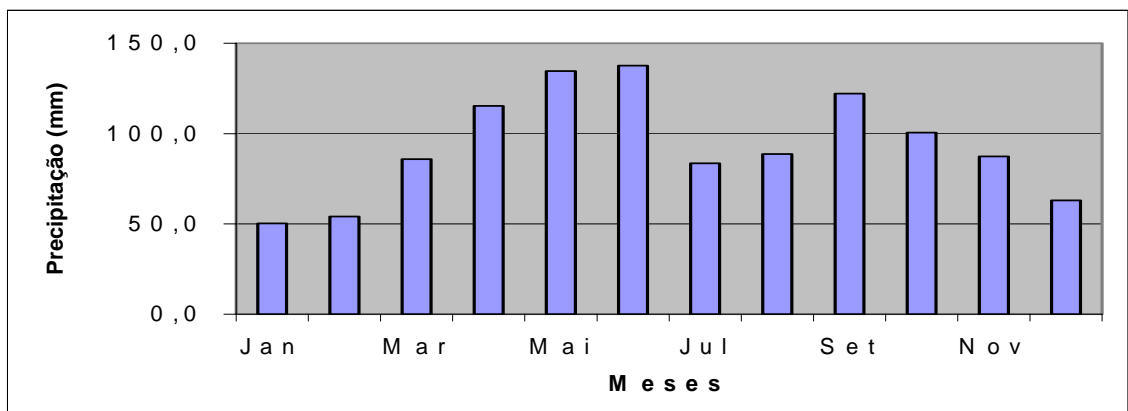


Figura 2 – Precipitações Médias Mensais em Neo-sho, Missouri, 1970 a 2000. Fonte: Adaptado da High Plains Regional Climate Center (2002)

Tabela 1 – Número de registros, médias (kg), desvios-padrão (kg) e coeficientes de variação (%) dos dados totais

	<i>No. Registros</i>	<i>Média (kg)</i>	<i>DP(kg)</i>	<i>CV(%)</i>
PN	3270	35,0	6,23	17,8
PD	3200	265,4	33,76	12,7
PA	1965	458,5	67,68	14,8
GA	1965	1,159	0,332	28,6

Tabela 2 – Número de registros, médias (kg), desvios-padrão (kg) e coeficientes de variação (%) dos dados de Outono e Primavera

<i>Outono</i>				
	<i>Número</i>	<i>Media(kg)</i>	<i>DP(kg)</i>	<i>CV(%)</i>
PN	1161	32,6	6,24	19,1
PD	1139	255,9	31,40	12,3
PA	608	442,2	65,22	14,7
GA	608	1,14	0,34	29,9
<i>Primavera</i>				
	<i>Numero</i>	<i>Media(kg)</i>	<i>DP(kg)</i>	<i>CV(%)</i>
PN	2109	36,3	5,82	16,0
PD	2061	270,7	33,88	12,5
PA	1357	465,8	67,52	14,50
GA	1357	1,168	0,33	28,1

Tabela 3. Médias e modas das funções de densidade de probabilidade da herdabilidade do peso ao nascer (PN), peso aos 205 dias (PD), peso aos 365 dias (PA) e ganho entre 205 e 365 dias (GA), na análise uni-caráter.

<i>Herdabilidades</i>		
	<i>Média</i>	<i>Moda</i>
PN	0,45	0,40
PD	0,38	0,33
PA	0,64	0,60
GA	0,40	0,40

Tabela 4. Médias e modas das funções de densidade de probabilidade da herdabilidade de outono, de primavera e a correlação genética estimadas para o peso ao nascer (PN), peso aos 205 dias (PD), peso aos 365 dias (PA) e o ganho entre 205 e 365 dias (GA) na análise bi-caráter.

	<i>Herdabilidade Outono</i>		<i>Herdabilidade Primavera</i>		<i>Correlação Genética</i>	
	<i>Médias</i>	<i>Modas</i>	<i>Médias</i>	<i>Modas</i>	<i>Médias</i>	<i>Modas</i>
PN	0,64	0,76	0,49	0,46	0,56	0,66
PD	0,76	0,91	0,42	0,39	-0,11	-0,07
PA	0,91	1,00	0,60	0,60	0,43	0,39
GA	0,58	0,63	0,42	0,45	0,40	0,49

Tabela 5. Médias das funções de densidade das variâncias aditivas diretas, maternas, de ambiente permanente e residuais e herdabilidades de PN, PD, PA e GA estimadas pela análise uni-caráter.

	<i>Variâncias (kg.kg)</i>				
	<i>Aditivas</i>	<i>Maternas</i>	<i>Ambiente Permanente</i>	<i>Residuais</i>	<i>Fenóticas</i>
	<i>Média</i>	<i>Média</i>	<i>Média</i>	<i>Média</i>	<i>Média</i>
PN	14,78	6,03	2,43	13,01	32,50
PD	341,99	235,11	86,51	371,24	893,26
PA	1027,53			585,59	1613,12
GA	0,0143			0,0216	0,0359

Tabela 6. Médias das funções de densidade das variâncias aditivas diretas, maternas, de ambiente permanente, residuais e fenóticas de PN, PD, PA e GA na análise bi-caráter.

	<i>Estimativa das médias das variâncias (em kg.kg)</i>				
	<i>Aditivas</i>	<i>Maternais</i>	<i>Ambiente Permanente</i>	<i>Residuais</i>	<i>Fenóticas</i>
PN outono	25,46	14,37	2,51	5,44	39,20
PN primavera	15,03	4,14	1,87	13,34	30,39
PD outono	733,31	323,60	47,63	128,44	957,18
PD primavera	381,27	233,72	104,91	322,68	898,01
PA outono	1557,16			142,63	1699,78
PA primavera	989,18			648,40	1637,58
GA outono	0,020			0,014	0,034
GA primavera	0,016			0,022	0,038

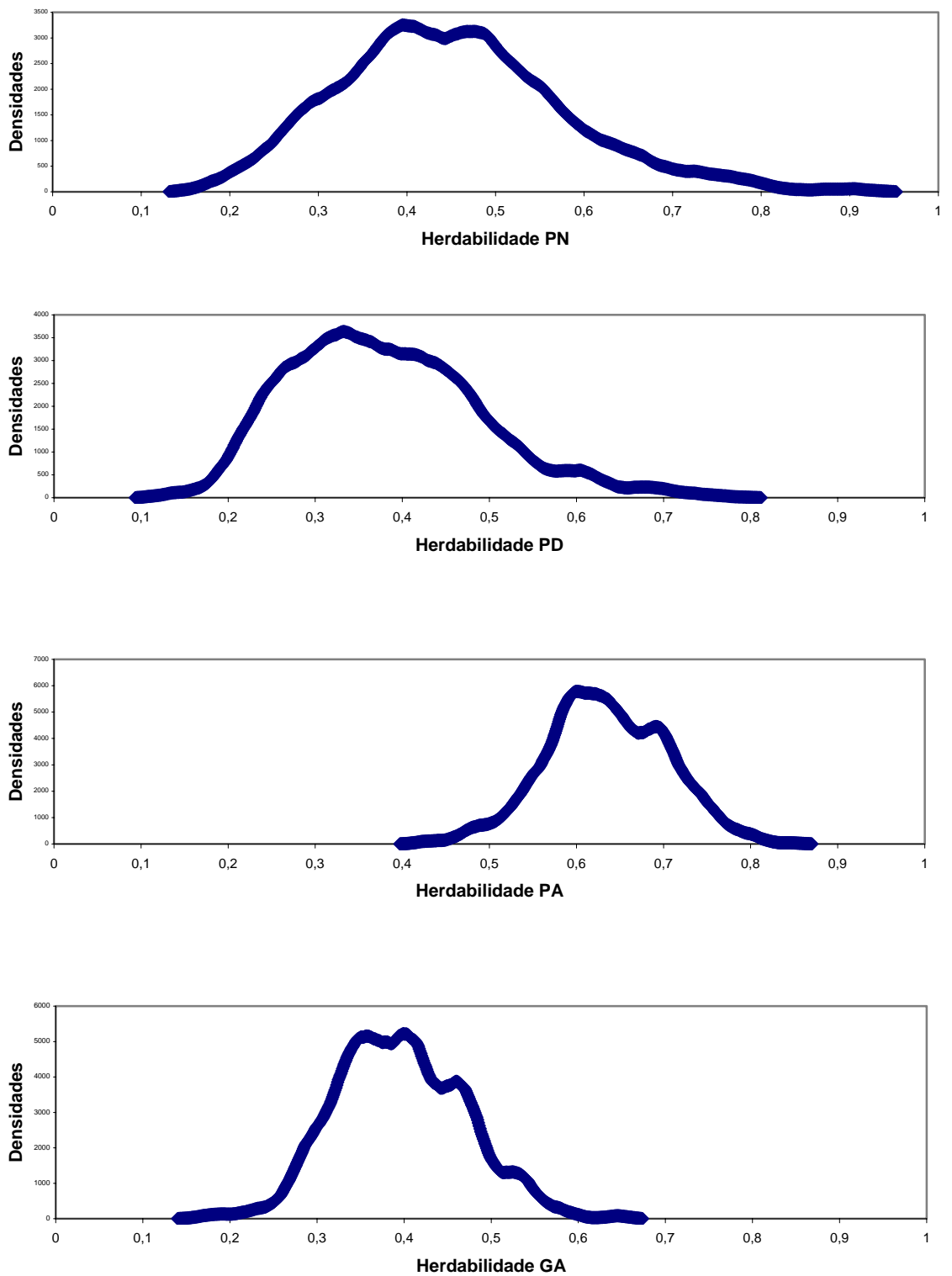


Figura 3. Densidades das distribuições para as herdabilidades de PN, PD, PA e GA na análise uni-caráter.

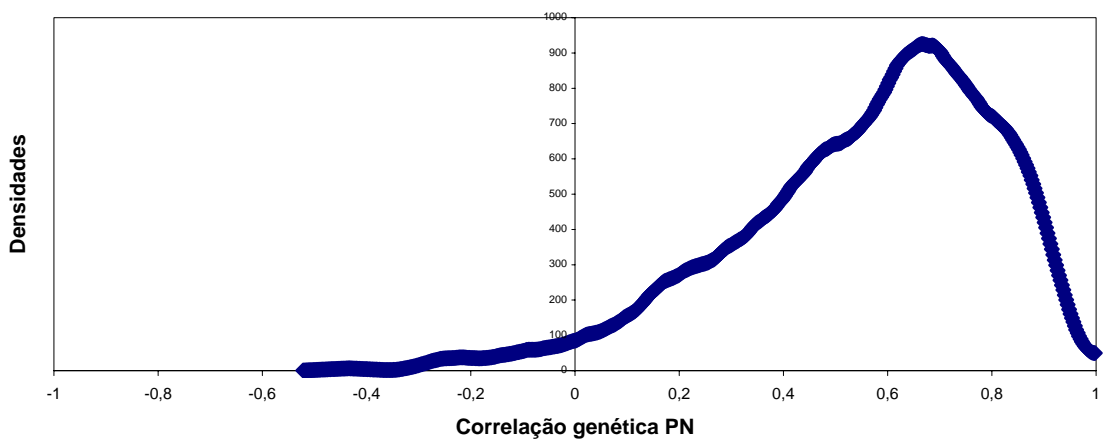
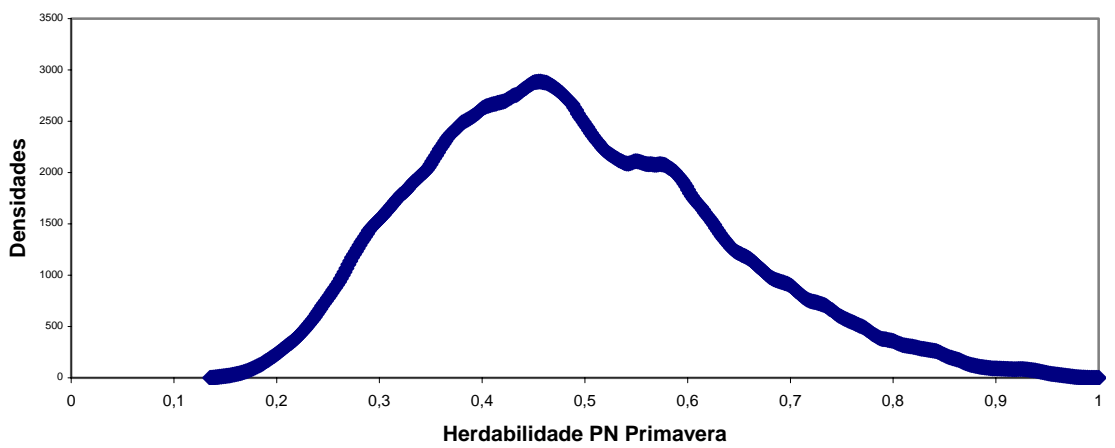
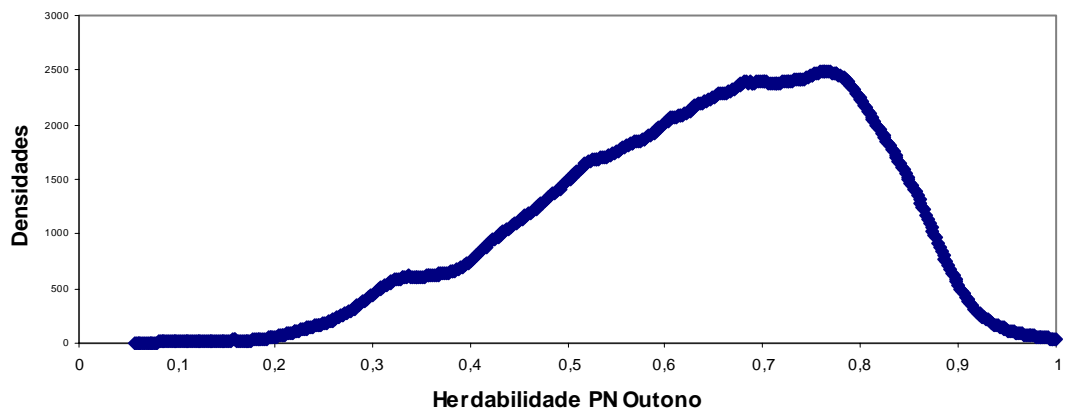


Figura 4. Densidades das distribuições para as herdabilidades do PN de Outono e PN de Primavera, e de sua correlação genética.

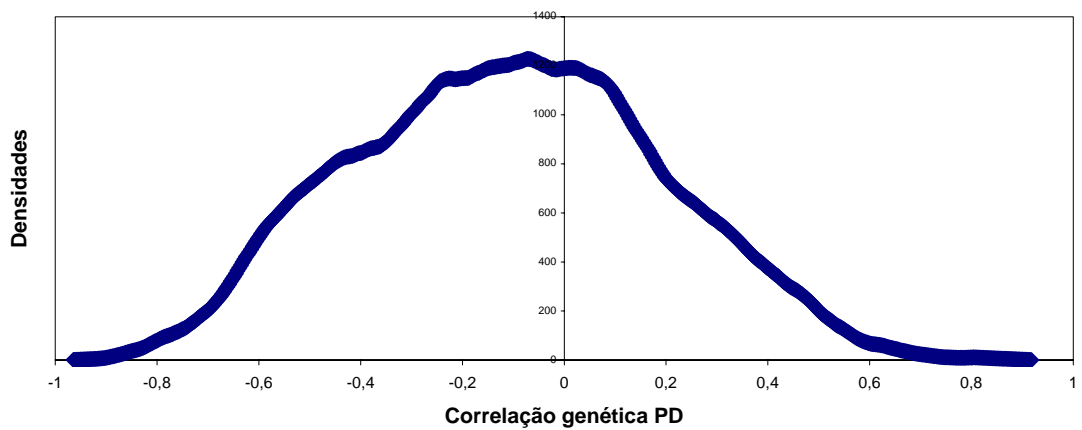
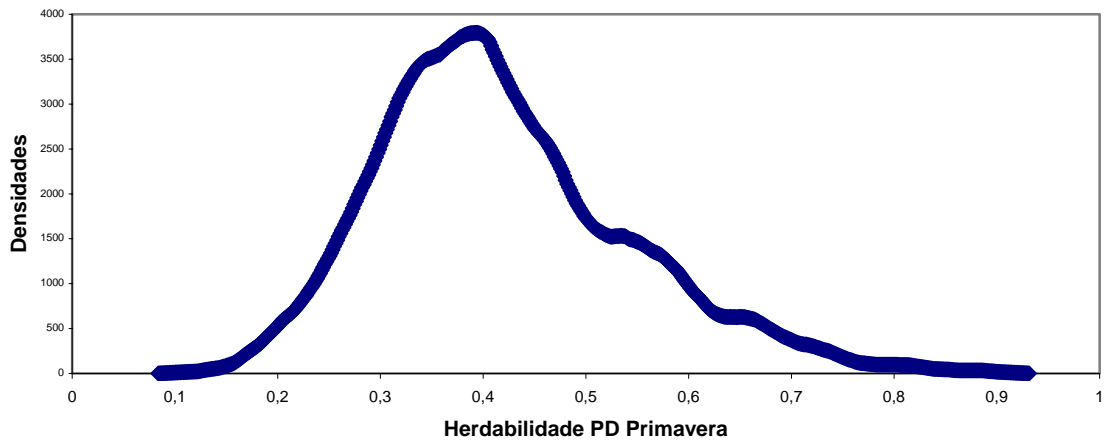
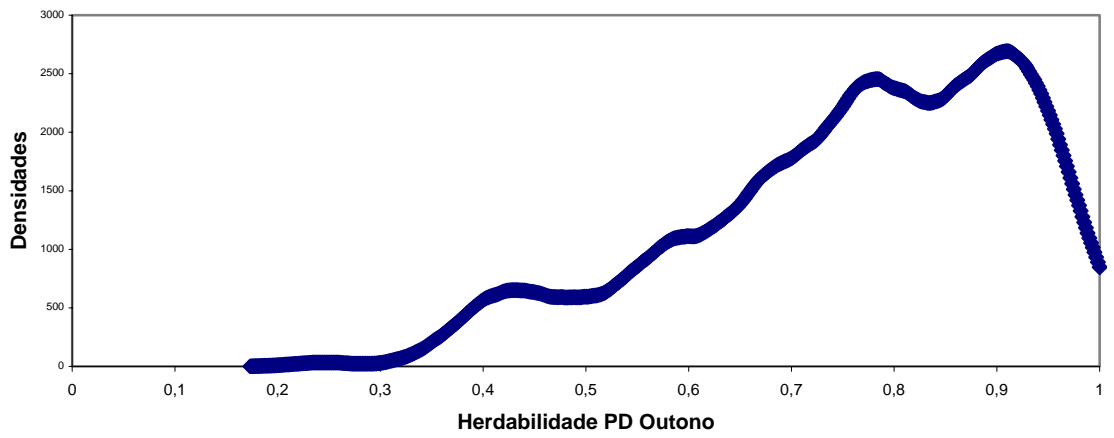


Figura 5. Densidades das distribuições para as herdabilidades do PD de Outono e PD de Primavera, e de sua correlação genética .

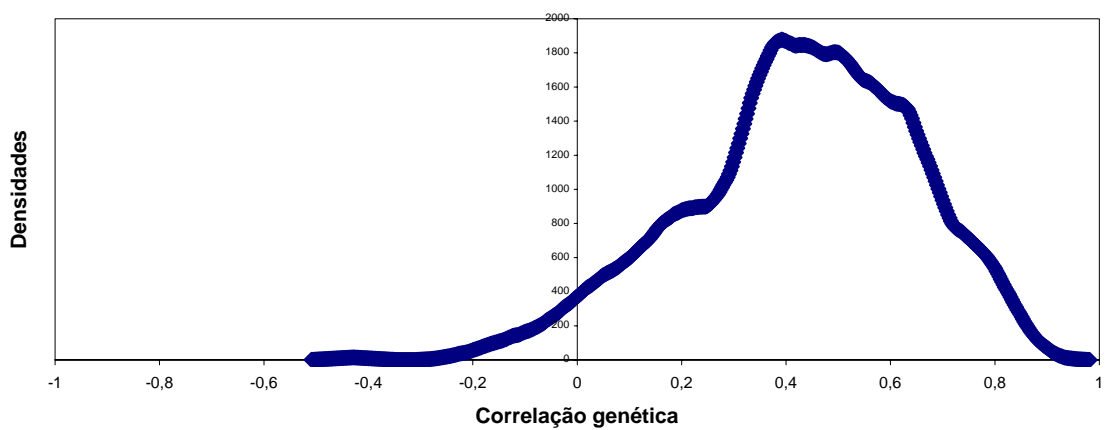
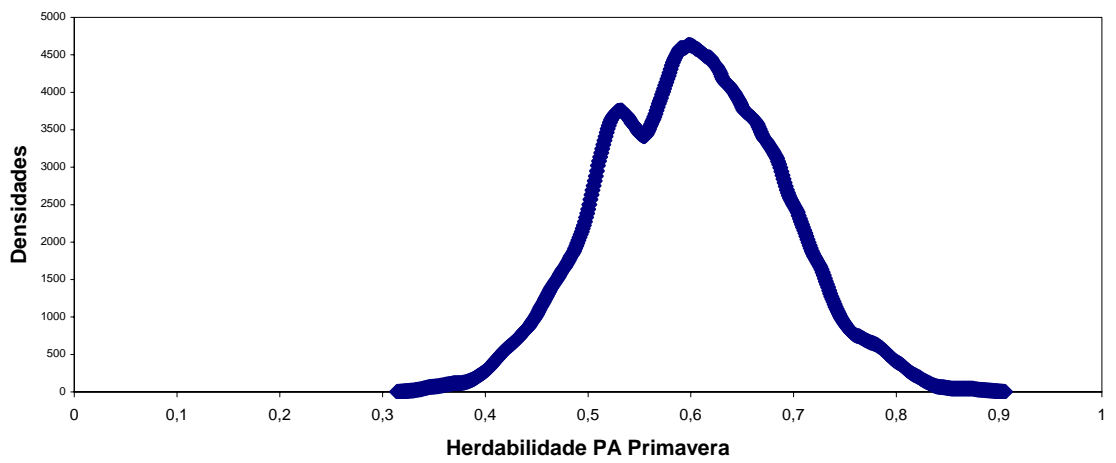
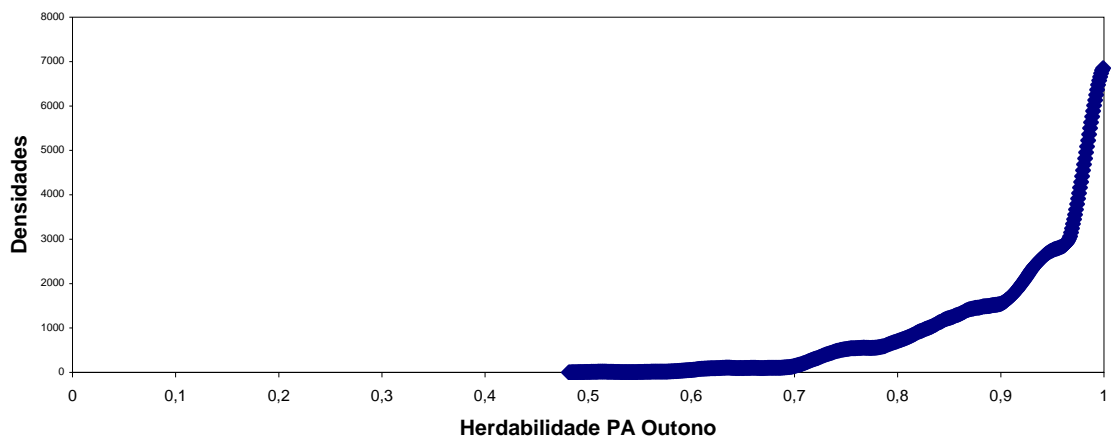


Figura 6. Densidades das distribuições para as herdabilidades do PA de Outono e PA de Primavera, e de sua correlação genética.

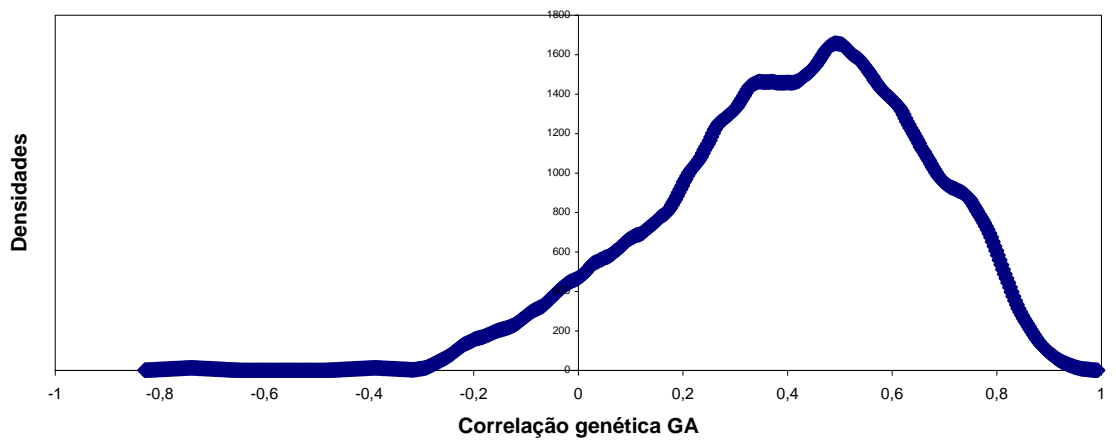
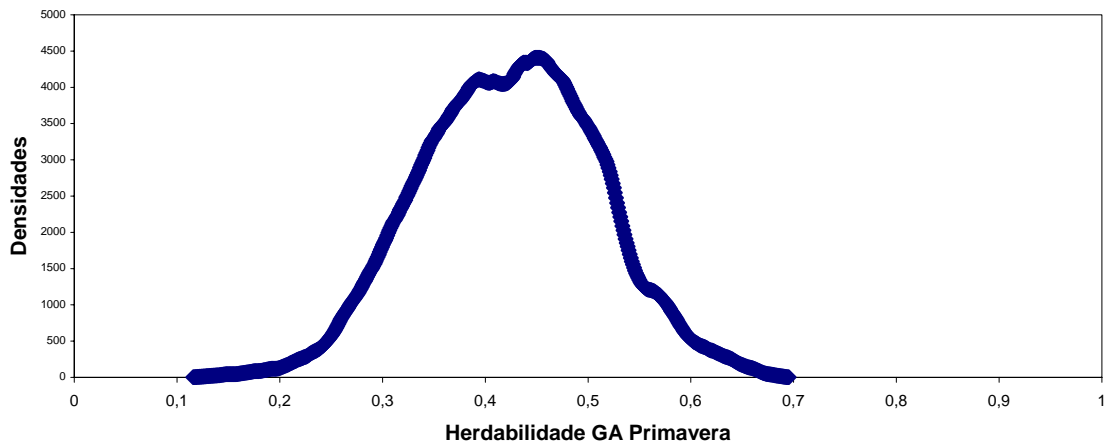
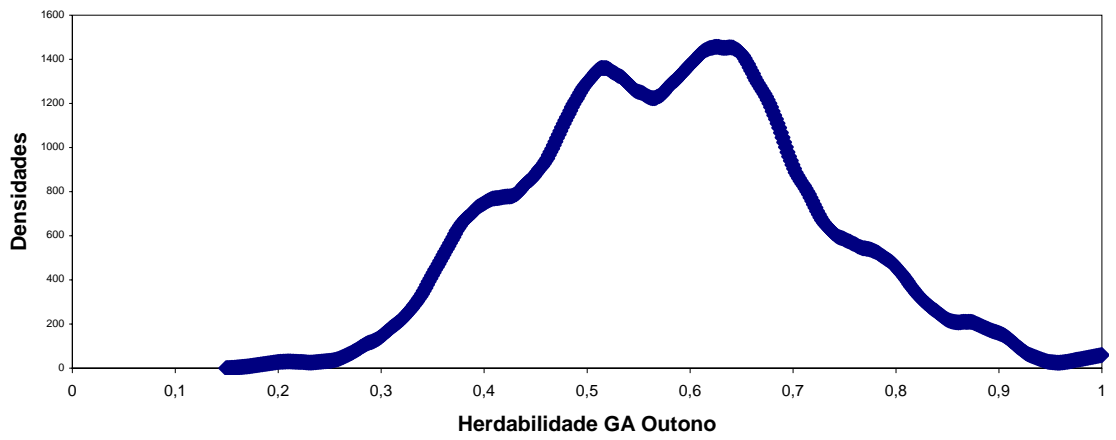


Figura 7. Densidades das distribuições para as herdabilidades do PA de Outono e PA de Primavera, e de sua correlação genética.

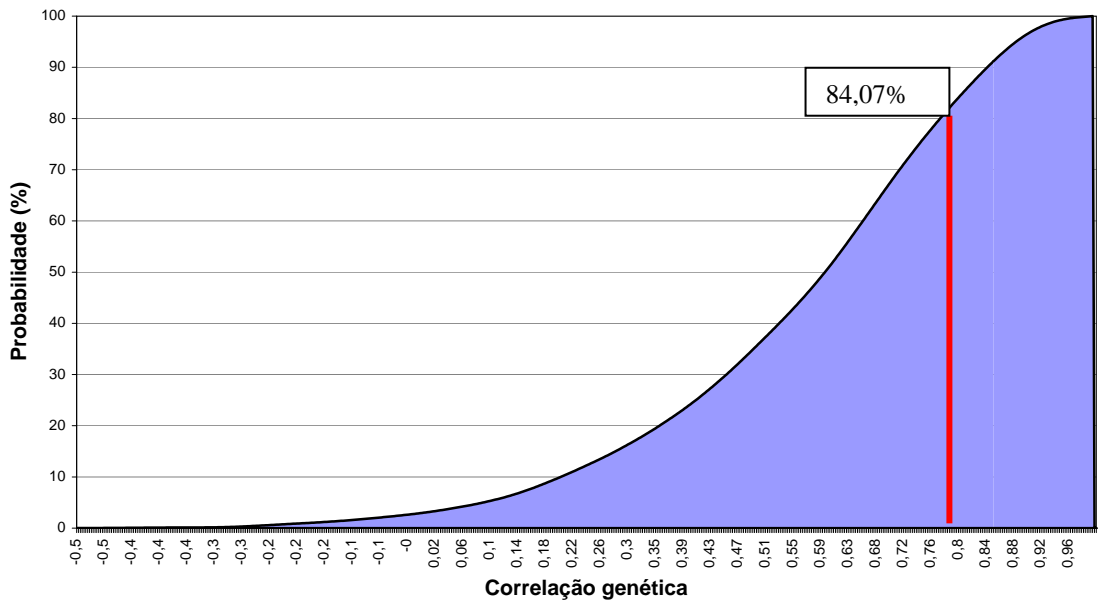


Figura 8. Probabilidade acumulada (%) da correlação genética entre o PN de outono e de primavera.

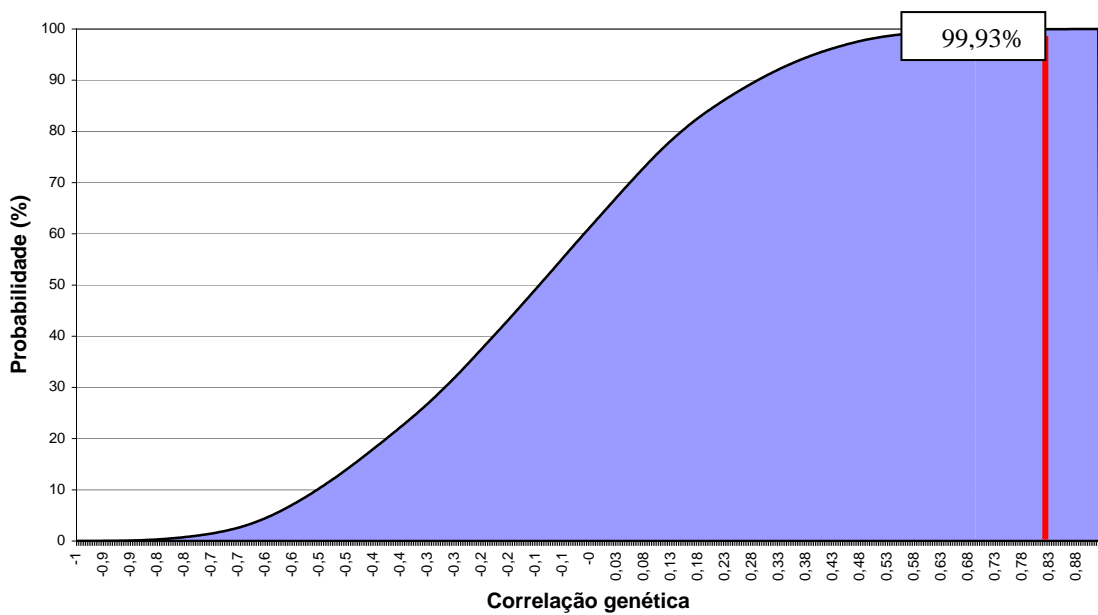


Figura 9. Probabilidade acumulada (%) da correlação genética entre o PD de outono e de primavera.

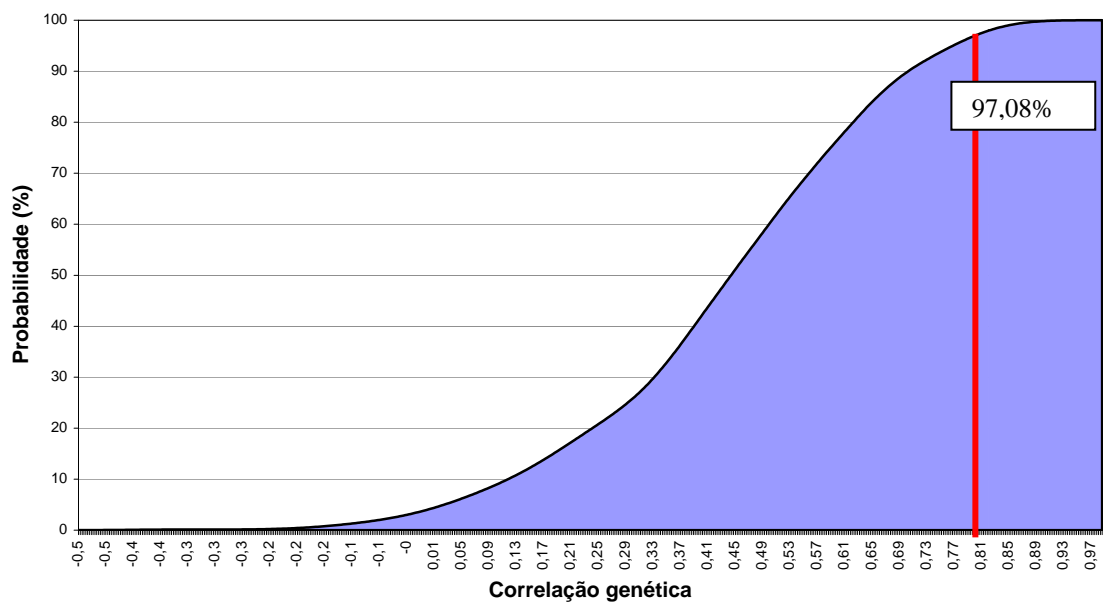


Figura 10. Probabilidade acumulada (%) da correlação genética entre o PA de outono e de primavera.

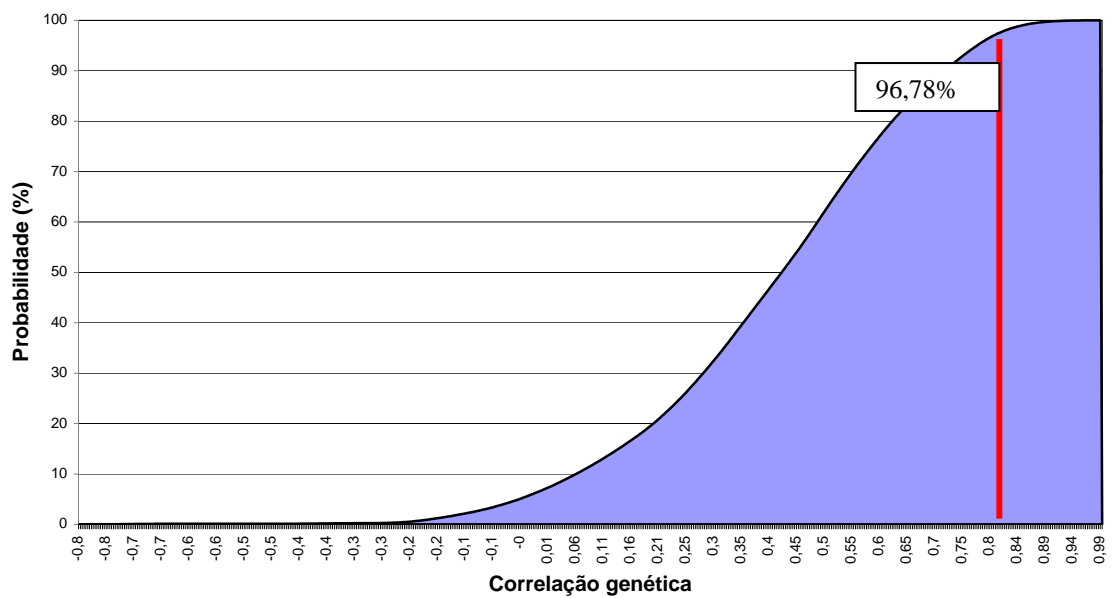


Figura 11. Probabilidade acumulada (%) da correlação entre o GA de outono e de primavera.

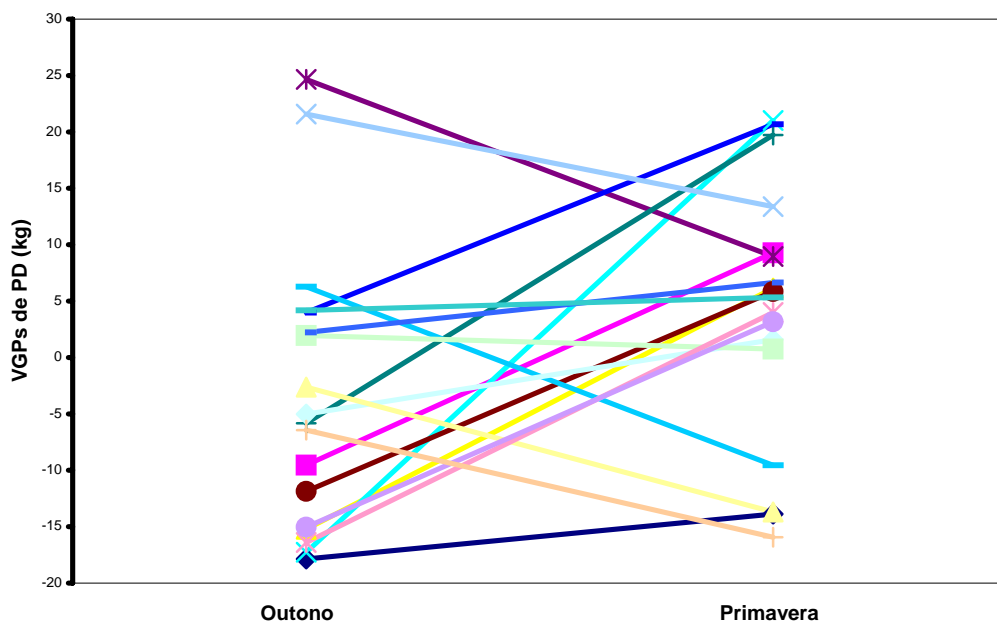


Figura 12. Valores genéticos preditos (VGPs em kg) para o PD dos touros com acurácia acima de 0,70 nos ambientes de nascimento de Outono e de Primavera.

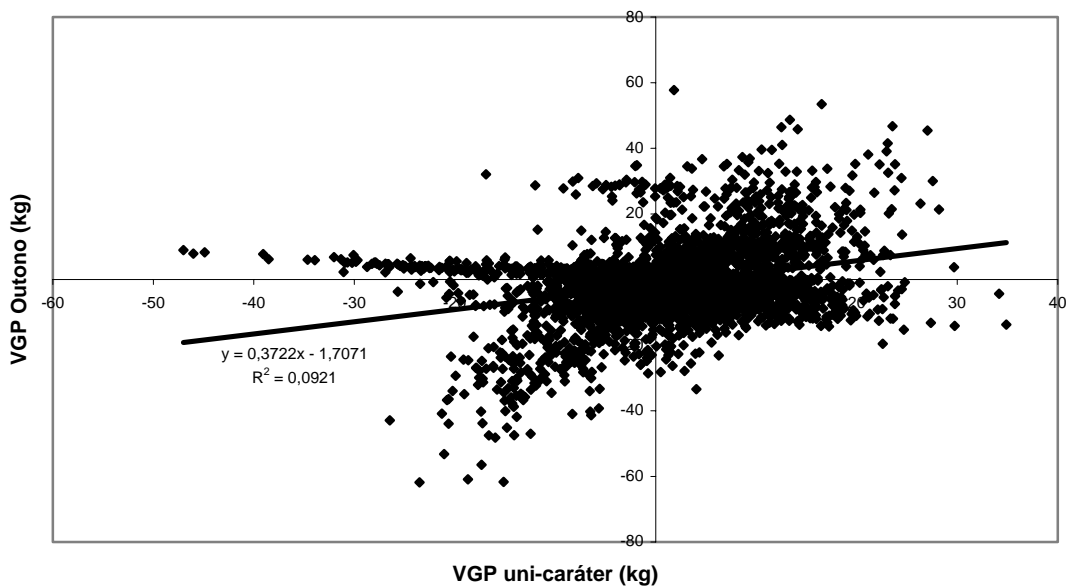


Figura 13. Valores Genéticos Preditos de Outono na análise bi-caráter (VGP Outono, em kg) em função dos Valores Genéticos Preditos na análise uni-caráter (VGP uni-caráter, em kg) e a regressão linear apresentada para PD.

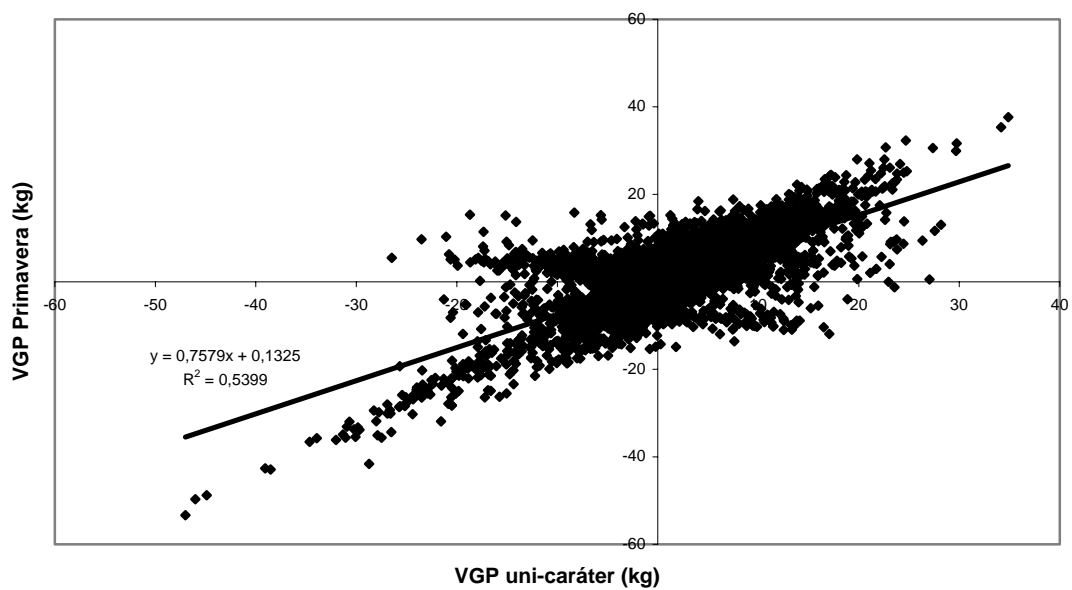


Figura 14. Valores Genéticos Preditos de Primavera na análise bi-caráter (VGP Primavera, em kg) em função dos Valores Genéticos Preditos na análise uni-caráter (VGP uni-caráter, em kg) e a regressão linear apresentada.

SENSIBILIDADE AMBIENTAL EM BOVINOS NELORE ANALISADA POR MEIO DE NORMAS DE REAÇÃO ADAPTATIVAS

Resumo

O estudo visou verificar a importância da interação genótipo-ambiente em gado de corte, quantificando as normas de reação adaptativas de touros da raça Nelore para o peso ajustado aos 550 dias, por meio de regressão aleatória do peso nos grupos ambientais, estes baseados nas médias de pesos de fazenda-ano agrupadas em múltiplos de 10, definindo assim o gradiente ambiental. Os dados utilizados foram obtidos junto ao Programa de Melhoramento Genético da raça Nelore da USP de Ribeirão Preto. Os valores obtidos foram comparados aos preditos pelos modelos tradicionais, verificando a relação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) e a sensibilidade ambiental. As estimativas de herdabilidade foram crescentes nos extremos dos grupos ambientais definidos, sendo que a correlação genética entre cada grupo ambiental mostrou-se extremamente variável, sendo próxima a um em ambientes de média semelhante, ficando próxima a zero entre grupos ambientais extremos. A relação entre a sensibilidade ambiental e a DEP predita pelo modelo tradicional mostrou-se pequena, sendo que os coeficientes de determinação da regressão de primeiro e segundo graus entre esses dois índices foram de 0,0059 e 0,0800, respectivamente. Conclui-se que a utilização das normas de reação adaptativas deve ser considerada para a definição de programas de melhoramento genético animal quando os nichos ambientais apresentarem gradiente muito amplo a ser explorado.

Palavras-chave: crescimento, interação-genótipo ambiente, plasticidade, regressão aleatória, robustez.

ENVIRONMENTAL SENSITIVITY IN NELORE CATTLE STUDIED BY ADAPTIVE REACTION NORMS

Abstract

This study aimed to verify the importance of genotype by environment interaction in beef cattle, quantifying the adaptive reaction norms of Nelore bulls for the 550 days adjusted weight on the environmental groups obtained by the average herd-year weights joined in a 10-multiples environmental scale. The data were obtained from the Nelore Cattle Breeding Program in USP of Ribeirão Preto. The obtained values were compared to those predicted by traditional methods. The estimation of heritability was increasing in the extremes environmental groups, and the genetic correlation between each of those groups ranged from values near unity in environments with similar averages to values near zero between extremes environmental groups. The relationship between environmental sensitivity and the expected progeny differences (EPDs) predicted by traditional method were small, with r-square of 0,0059 and 0,0800 for first and second grades regression, respectively. So, the conclusion was that adaptive reaction norms must be considered to define a program of genetic improvement when environment niches have a large range of environment levels to be explored.

Key-words: growth, genotype by environment interaction, plasticity, random regression, robustness

Introdução

Na definição colocada por Falconer (1990), entende-se por sensibilidade ambiental as diferenças entre as mensurações de um genótipo ou de uma população realizadas em dois ou mais ambientes diferentes. Schmaulhausen (1949) define norma de reação como a gama de fenótipos produzidos por um genótipo nos diversos ambientes. Observando-se as duas definições pode-se concluir que a sensibilidade ambiental é uma característica apresentada pelas normas de reação. Portanto, uma norma de reação tem maior sensibilidade ambiental, ou seja, é mais plástica, numa determinada característica, quando apresenta maiores variações conforme se altera o ambiente de desenvolvimento. De forma oposta, uma norma de reação tem menor sensibilidade, ou seja, é mais robusta, quanto menores forem as variações da característica nos diversos ambientes. Segundo Sarkar (1999), as normas de reação foram inicialmente utilizadas por Woltereck em 1909, em trabalhos de ecologia e biologia evolutiva. Atualmente, têm sido utilizadas no desenvolvimento das teorias de evolução e seleção em plasticidade fenotípica (Via e Lande, 1984) e canalização ambiental (Stearns e Hoekstra, 2000), onde a variação fenotípica é ampliada ou limitada, respectivamente, pelos mecanismos de desenvolvimento. Trabalhos recentes de Schlichting e Pigliucci (1998) definiram as normas de reação como adaptativas, ou seja, suas características de plasticidade e robustez estão sobre controle genético e são portanto susceptíveis à seleção. Outros trabalhos de Via et al. (1995), Pigliucci (1996), De Jong e Bijma (2002), Scheiner (1993), Lewontin (2002), Scheiner (2002), Kingsolver et al. (2002) e Nijhout (2002) associaram temas da Biologia Evolutiva às ferramentas da Genética Quantitativa. Tais trabalhos modelaram a base para a utilização das normas de reação no melhoramento genético animal. Van Noordwijk (1989), De Jong e Bijma (2002), Kolmodin et al. (2002), Fikse et al. (2003) definiram o uso de regressões aleatórias utilizando a função de covariância do fenótipo em um gradiente ambiental para determinar as normas de reação adaptativas, propondo curvas caracterizadas por diferentes herdabilidades e diferentes valores genéticos preditos nos diferentes ambientes, todos estes correlacionados na estrutura de covariância. A regressão aleatória e a função de covariância são descritas por Kirkpatrick e Heckman (1989), Meyer (1998), Schaeffer (2004) e Albuquerque (2004). Assim definidas, as normas de reação podem ser caracterizadas, segundo Schlichting e Pigliucci (1998), por atributos de quantidade, padrão, rapidez, reversibilidade e competência. Não há relatos de seleção artificial realizada diretamente nos atributos da norma de reação em rebanhos de bovinos de corte, apesar das variações

ambientais serem grandes nos diversos sistemas de criação. Tais variações podem ocorrer no espaço e no tempo, sendo resultado da instabilidade do clima, da complexidade das economias onde a atividade pecuária se desenvolve, ou mesmo da amplitude do mercado, expandido pela globalização. Atualmente a avaliação dos valores genéticos preditos (VGPs) é a forma mais comum de comparação entre os diversos animais visando a seleção e o melhoramento animal. O objetivo deste trabalho é determinar as normas de reação adaptativas de touros da raça Nelore por meio da regressão aleatória dos dados de progênie, e comparar os valores obtidos aos valores genéticos preditos pelos modelos tradicionais, a fim de verificar se há relação entre eles.

Materiais e Métodos

Os dados utilizados no trabalho foram fornecidos por oito fazendas que fazem parte do Programa de Melhoramento Genético da raça Nelore da USP, campus de Ribeirão Preto. O banco de dados consistiu de 20502 animais nascidos entre 1975 e 2003 e pesados regularmente, com uma matriz de pedigree de 35912 animais, reduzida num modelo de touro a 3700 animais. Foram realizados ajustes nas pesagens, sendo calculado o ganho de peso num intervalo de no máximo 90 dias ao redor dos 550 dias, gerando por interpolação o valor de P550. Foram criados os grupos de contemporâneos (GC) a partir dos efeitos de sexo, fazenda, raça (nelore padrão ou mocho), manejo, lote, estação de nascimento (duas) e ano. Foram eliminados os grupos com menos de quatro indivíduos, além dos animais com menos de 3 filhos e os dados que estivessem fora do intervalo de 3,5 desvios-padrão acima e abaixo da média de cada GC. Somaram-se 526 grupos de contemporâneos presentes na análise. Também foi definida a idade da vaca ao parto (IVP) em 10 níveis equivalentes à idade em anos, exceto nas idades de um a dois anos consideradas como IVP 2, as idades de 11,12 e 13 anos consideradas como IVP 11 e as idades acima de 13 anos consideradas como IVP 13.

Para a regressão aleatória, foram criados grupos ambientais (GA), definidos inicialmente por grupos fazenda-ano, e em seguida, agrupados pela sua média em intervalos regulares de 10 em 10 kg, sendo os grupos fazenda-ano com médias abaixo de 250 kg inseridos no GA de 250 kg, e os grupos fazenda-ano com médias acima de 390 kg inseridos no GA de 390 kg. Assim, a análise contou com 14406 dados de peso aos 550 dias da progênie de 381 touros, com média de 319,63 kg, desvio-padrão de

66,73 kg e coeficiente de variação de 20,88%, agrupados em 15 GAs formando o gradiente ambiental (Tabela 1).

Inicialmente foi utilizado o modelo animal tradicional para o cálculo dos valores genéticos preditos:

$$y_i = \mu + X_{gz} + s_{ai} + e_i$$

Onde : y_i : é o peso do animal i;

μ : é a média geral dos pesos;

X_{gz} : é o efeito fixo relativo ao grupo contemporâneo g e à idade da mãe ao parto z;

s_{ai} : é o intercepto aleatório relativo ao animal i, também chamado nível;

e_i : é o resíduo aleatório associado às observações.

Foi utilizado o programa MTDFREML, de Boldman et al. (1993) para a análise tradicional.

Para a definição das normas de reação, foi utilizado o modelo de touro, sendo os dados das progênies utilizadas para a definição dos GAs, gerando o gradiente ambiental para a regressão aleatória, sendo utilizada a rotina DXMRR do programa DFREML, de Meyer (1988), na sua versão 3.0 β , para a execução das análises, sendo estabelecidos 5 diferentes níveis de estimação das variâncias para cada análise. A metodologia combinou modelos apresentados por Kolmodin (2003), Albuquerque e Meyer (2001) e Schaeffer (2004), sendo definida da seguinte forma:

$$y_{ij} = \mu + X_{gz} + s_{ai} + s_{bi} A_{ij} + e_{ij}$$

Onde : y_{ij} : é o peso da progênie j do touro i;

μ : é a média geral dos pesos;

X_{gz} : é o efeito fixo relativo ao grupo contemporâneo g e à idade da mãe ao parto z;

A_{ij} : é o ambiente primário da progênie j do touro i;

s_{ai} : é o intercepto aleatório da norma de reação do touro i, também chamado nível;

s_{bj} : é o coeficiente linear aleatório da regressão aleatória de y em A_{ij} , também chamado de inclinação;

e_{ij} : é o resíduo aleatório associado às observações .

Foram estimadas cinco classes de variâncias residuais agrupadas para cada três GAs , prevendo assim uma variância heterogênea.

Como o modelo utilizado para a regressão foi de touro, visto os dados serem oriundos da progênie, os valores estimados para a variância de touro (V_t) devem ser multiplicados por quatro, visando a obtenção da variância aditiva direta (V_a). Também a variância resultante da diferença entre a variância fenotípica (V_p) e a variância de touro (V_t) é a variância residual (V_r) diretamente estimada pelo programa, e diferente da diferença entre a variância fenotípica (V_p) e a variância aditiva (V_a), definida aqui como a variância ambiental (V_e). A herdabilidade, portanto, é calculada pela razão entre a variância aditiva e a variância fenotípica ($h^2=V_a/V_p$).

Resultados e Discussão

Calcularam-se as variâncias aditivas (V_a), ambientais (V_e) e as herdabilidades (h^2) para cada GA individualmente, conforme mostrado na Tabela 2 e na Figura 1. Observa-se que a estimação das variâncias residuais de forma diferenciada é necessária, visto a grande heterogeneidade que ocorre nos diferentes níveis de gradiente ambiental. Há uma redução da variância ambiental em GAs extremos, e mesmo dentro de uma mesma variância residual, que também se reduz em níveis intermediários. Tais fatores colaboram para um formato quase parabólico da curva de herdabilidade, mostrada na Figura 2. A tendência da herdabilidade ser mais elevada nos extremos do gradiente ambiental é nítida. Na estimação tradicional, observa-se que a herdabilidade é uma constante, representada no gráfico como uma reta , sendo seu valor estimado em 0,38 e estando numa posição que corta a parábola da estimação de regressão aleatória.

As estimativas das covariâncias genéticas e das correlações genéticas mostraram um intenso efeito de interação genótipo-ambiente ao longo do gradiente ambiental, havendo uma maior correlação entre ambientes considerados melhores (Tabela 3 , Figuras 3 e 4). O formato de sela da Figura 4 se explica pela maior correlação entre os ambientes extremos e os intermediários, aparecendo no gráfico como as áreas planas na parte traseira e frontal da “sela”. Os extremos ambientais mostraram uma correlação quase nula, o que pode significar uma independência

quase total do grupo gênico atuante para a característica de peso aos 550 dias num ambiente favorável em relação à característica mensurada num ambiente desfavorável.

A utilização das progênes como dados posicionados num gradiente ambiental permitiu a construção de normas de reação adaptativas como curvas de diferenças esperadas na progênie (DEP) para os diferentes ambientes. As normas de reação adaptativas preditas de uma amostra aleatória de 10 touros podem ser observadas na Figura 5. Pode-se perceber a presença de interação genótipo ambiente por meio dos vários pontos de intersecção das normas, refletindo a alteração do ranking conforme os diferentes grupos ambientais. Observando estas amostras pode-se observar alguns dos atributos relacionados por Schlichting e Pigliucci (1998). A quantidade de plasticidade e o padrão se referem às equações que definem as normas, sendo nesta abordagem definidas como de primeiro grau, o que coloca as normas como de padrão linear e com a quantidade associada ao coeficiente angular (**b**) de cada uma. A rapidez, que se refere à velocidade da resposta, e a competência relativa, que determina um momento específico de maior resposta à variação do ambiente, não podem ser definidas aqui, visto o caráter pontual da idade analisada (550 dias) .

Considerando-se as normas de reação adaptativas representadas por uma equação de primeiro grau, onde **a** determinou o nível ou intercepto, e **b** o coeficiente angular da reta, foi analisada a relação entre as diferenças esperadas na progênie (DEPs) calculadas pelo método tradicional (MTDFREML) e a sensibilidade ambiental, representada pelo módulo de **b**, conforme mostrado nas Figura 6.

Observou-se que os coeficientes de determinação das regressões de primeiro e de segundo grau foram extremamente pequenos, indicando que não há relação entre as DEPs tradicionais e a sensibilidade ambiental. Pode-se concluir que a seleção baseada em DEPs tradicionais não causam efeito correlacionado na sensibilidade.

Também foi determinado um índice denominado DEP média (NR), definido pela DEP do ambiente intermediário da norma de reação. Verificando a relação entre tais valores e as DEPs tradicionais, observou-se que a regressão linear de primeiro grau obteve um coeficiente de determinação acima de 0,7749, indicando que se pode considerar a DEP tradicional como sendo aproximadamente o ponto médio da norma de reação, não havendo relação com o coeficiente angular **b**, que determina a sensibilidade ambiental, visto normas com diferentes inclinações poderem ter o mesmo ponto médio. Entende-se uma relação não exata entre as duas estimativas, considerando-se que a concentração de dados em determinados ambientes induz a

metodologia tradicional a deslocar os valores médios, tornando-os mais tendenciosos, visto não haver a compensação da interação genótipo-ambiente. Na regressão aleatória, como os valores são analisados nos diferentes ambientes, tal compensação torna-se viável, gerando o diferencial apresentado nos gráficos. Foram testadas as relações entre os valores das DEPs dos extremos ambientais nas normas de reação e as DEPs tradicionais, sendo os coeficientes de determinação iguais a 0,6053 e 0,5235, para o extremo ambiental favorável e para o extremo ambiental desfavorável, respectivamente, ambos inferiores ao ambiente médio.

A partição das variâncias se torna fonte de informações importante quando se imagina que a regressão aleatória tem a função de restringir o efeito de IGA, tornando as análises limitadas a uma amplitude ambiental menor, onde as normas de reação são paralelas e a análise de variância apresenta resultados válidos, conforme Sarkar e Fueller (2003). Verifica-se, observando a Figura 1, que a variância fenotípica apresenta valores maiores nos extremos dos grupos ambientais, com valores menores nos ambientes intermediários. O mesmo comportamento se observa na a variância genética aditiva, com valores menores relacionados aos ambientes intermediários e maiores valores relacionados aos extremos favoráveis e desfavoráveis do gradiente ambiental. A curva da variância ambiental é oposta ao da variância genética aditiva, com a concavidade para baixo e com os valores menores associados aos ambientes extremos. Tal caracterização da partição dos componentes da variância indica uma transferência de variação ambiental para a variação genética. Analisando-se cada grupo ambiental podemos imaginar que os ambientes extremos são compostos por fatores ambientais extremos, todos favoráveis no extremo à direita, e todos desfavoráveis no extremo ambiental à esquerda. Nos grupos ambientais com valores médios, pode-se considerar fatores ambientais medianos ou extremos opostos combinados de forma a resultar num valor médio ambiental. Assim, a existência de IGA significativa mesmo dentro dos grupos ambientais medianos é provável, o que explicaria porque os valores de herdabilidade estimados pela regressão aleatória se aproximam nos ambientes medianos aos valores da análise tradicional.

Conclusão

O método de regressão aleatória é eficiente em determinar as normas de reação adaptativas para características de crescimento em bovinos de corte, sendo uma ferramenta bastante eficaz na verificação dos efeitos da presença de interação genótipo-ambiente.

A sensibilidade ambiental é uma característica das normas de reação adaptativas, sendo representada pelo coeficiente angular da norma de reação adaptativa.

Os modelos tradicionais de estimação dos parâmetros e de predição dos valores genéticos não conseguem inferir a sensibilidade ambiental, não havendo relação entre as DEPs tradicionais e o coeficiente *b* da norma de reação. Na verdade, o que a DEP tradicional mostra está altamente relacionada ao ponto médio da norma de reação.

Referências Bibliográficas

- ALBUQUERQUE, L. G. Regressão Aleatória: Nova tecnologia pode melhorar a qualidade das avaliações genéticas. In: Simpósio da Sociedade Brasileira de Melhoramento Animal, 5^o., Pirassununga, SP, *Anais*, 2004
- ALBUQUERQUE, L. G; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore Cattle, *Journal of Animal Science*, 79:2776-2789, 2001
- BOLDMAN, K.G. ; KRIESE, L.A.; VAN VLECK, L.D. *et al.* *A manual for use of MTDFREML: a set of programs to obtain estimates of variance and co-variance.* Lincoln: Department of Agriculture, Agricultural Research Service, 1995. 120p.
- DE JONG, G.; BIJMA, P. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livestock Production Science*, 78: p.195-214, 2002.
- FALCONER, D.S. Selection in different environments: effect on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research*, 56:p.57-70, 1990.
- KINGSOLVER, J.G.; PFENNIG, D.W.; SERVEDIO, M.R. Migration, local adaptation and the evolution of plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 12: p.540-541, 2002.

- KIRKPATRICK, M.; HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape and other infinite-dimensional characters. *Journal of Mathematical Biology*, 27:p.429-450, 1989.
- KOLMODIN, R. *Reaction Norms for the Study of Genotype by Environment Interaction in Animal Breeding*, Uppsala, 2003. Doctoral Thesis. 35 p. Swedish University of Agricultural Sciences, 2003.
- KOLMODIN, R. *et al.* Genotype by Environment Interaction in Nordic Dairy Cattle Studied Using Reaction Norms. *Acta Agric. Scand., Section A, Anim.Sci.*, 52: p.11-24, 2002.
- LEWONTIN, R.C. *A tripla hélice: gene, organismo e ambiente*. São Paulo: Companhia das Letras, 2002, 139p
- MEYER, K. DFREML – a set of programs to estimate variance components under an Individual Animal Model. *Journal of Dairy Science.*, 71:Supplement 2, 33-34 (Abstract), 1988
- MEYER, K . Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Sel. Evol.*, 30:p.221-240, 1998.
- NIJHOUT, H.F. The nature of robustness in development. *BioEssays*, 23: p.553-563, 2002.
- PIGLIUCCI, M. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 4, p.168-173, 1996
- SARKAR, S. From the Reaktionsnorm to the adaptive norm: the norm of reaction, 1909-1960. *Biology and Philosophy*, 14:p.235-252, 1999.
- SARKAR, S.; FUELLER, T. Generalized norms of reaction for ecological developmental biology. *Evolution and Development*, 5,1: p106-115, 2003.
- SCHEINER, S.M. Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *The American Naturalist*, 142, 2: p.371-373, 1993.
- SCHEINER, S.M. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: p.889-898, 2002.
- SCHLICHTING, C.D. e PIGLIUCCI, M. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*, Sinauer Associates, 1998, 387 p.
- SCHMALHAUSEN, I.I. *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection*. New York: The Blakiston Company, 1949, 327p.

- STEARNS, S.C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity: phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *BioScience*, 39, 7: p.436-446, 1989
- STEARNS, S.C.; HOEKSTRA R. F. *Evolução: uma introdução*. São Paulo. Atheneu Editora, 2003; 379 p.
- TOGASHI, K. *et al.* Partition of sire effects for international sire evaluation in the presence of genotypeXenvironment interaction, *Livestock Production Science*, 73: p. 225–235, 2002.
- VAN NOORDWIJK, A. J. Reaction norms in genetical ecology. *BioScience*, 39,7: p.453–456, 1989.
- VIA, S.; LANDE, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39, 3, p505-522, 1984.
- VIA, S. *et al.* Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 5: p.212-217, 1995.

Tabela 1. Número de registros, médias (kg), variâncias (kg.kg), desvios-padrão (kg) e coeficiente de variação (%) dos grupos ambientais (GAs).

GA(kg)	N	Média (kg)	Variância(kg.kg)	Desvio-padrão (kg)	CV (%)
250	1211	255,56	2472,32	49,72	19,46
260	717	261,32	3794,79	61,60	23,57
270	649	276,91	1546,29	39,32	14,20
280	226	282,82	1456,54	38,16	13,49
290	1849	297,19	3282,86	57,30	19,28
300	1696	307,08	2263,64	47,58	15,49
310	1316	314,97	1453,19	38,12	12,10
320	1076	326,50	3023,17	54,98	16,84
330	1457	334,95	2436,95	49,37	14,74
340	947	343,57	2811,66	53,03	15,43
350	1520	355,91	3976,10	63,06	17,72
360	511	364,43	3319,62	57,62	15,81
370	174	374,45	3406,93	58,37	15,59
380	384	385,93	5349,96	73,14	18,95
390	673	407,32	5938,92	77,06	18,91

Tabela 2. Variâncias de touro, aditivas, fenotípicas, residuais e ambientais (em kg²) e herdabilidades estimadas para cada grupo ambiental (GA) pela regressão aleatória

GA	Variâncias (kg²)					Herdabilidade
	(kg)	Touro (Vt)	Aditiva (Va)	Fenotípica (Vp)	Residual (Vr)	Ambiental(Ve)
250	252,1	1008,3	1631,0	1378,9	622,7	0,618
260	219,0	876,0	1597,9	1378,9	721,9	0,548
270	191,2	764,8	1570,1	1378,9	805,3	0,487
280	168,7	674,8	1553,4	1384,7	878,6	0,434
290	151,5	606,0	1536,2	1384,7	930,2	0,394
300	139,6	558,3	1524,3	1384,7	965,9	0,366
310	133,0	531,8	1446,5	1313,5	914,7	0,368
320	131,6	526,5	1445,2	1313,5	918,7	0,364
330	135,6	542,3	1449,1	1313,5	906,8	0,374
340	144,8	579,3	1739,4	1594,5	1160,1	0,333
350	159,4	637,5	1753,9	1594,5	1116,4	0,363
360	179,2	716,8	1773,7	1594,5	1057,0	0,404
370	204,3	817,3	2143,5	1939,2	1326,3	0,381
380	234,7	938,9	2173,9	1939,2	1235,0	0,432
390	270,4	1081,7	2209,6	1939,2	1127,9	0,490

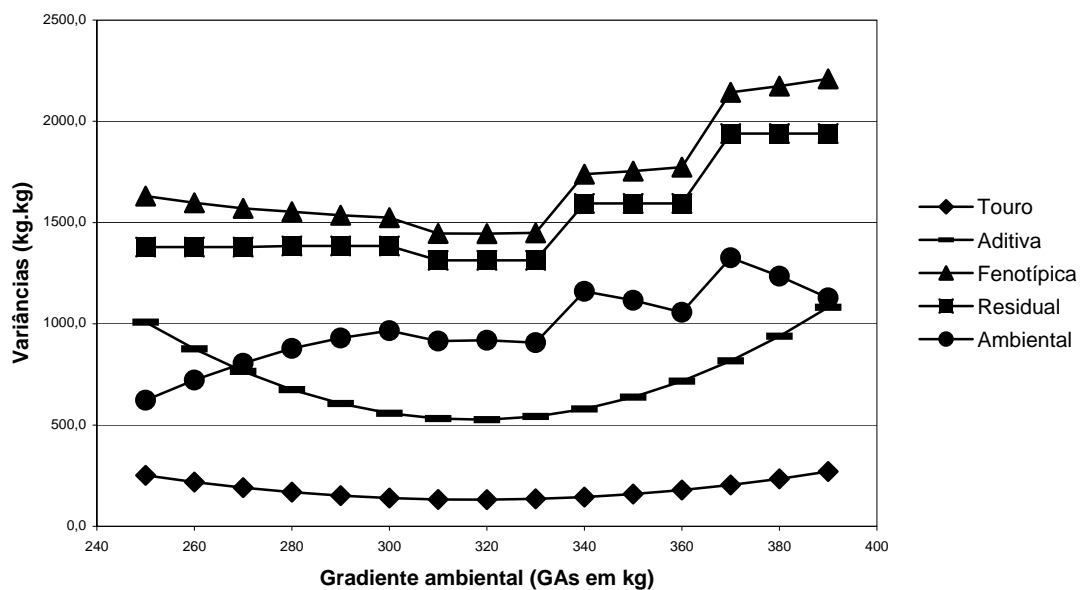


Figura 1. Variâncias de touro , aditivas, fenotípicas, residuais, aditivas e ambientais em kg^2 estimadas para cada grupo ambiental (GA) na regressão aleatória.

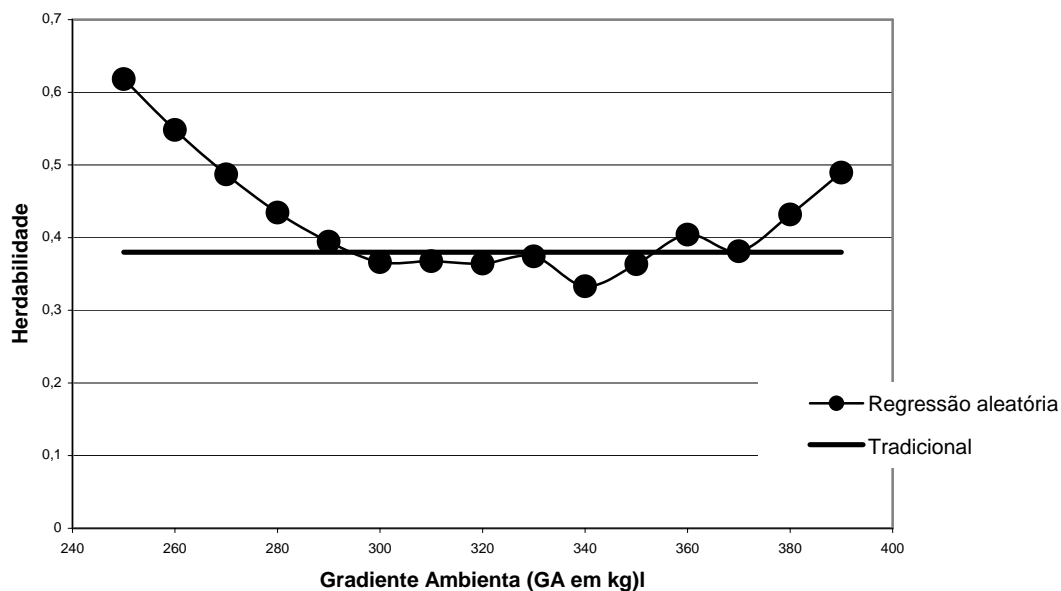


Figura 2. Curvas das herdabilidades estimadas em função do gradiente ambiental definido pelos grupos ambientais (GAs), em kg, para o P550.

Tabela 3. Matriz de correlações genéticas estimadas a partir da função de covariância para os grupos ambientais (GAs)

GAs (kg)	250	260	270	280	290	300	310	320	330	340	350	360	370	380	390
250	0,62														
260	0,997	0,548													
270	0,985	0,996	0,488												
280	0,962	0,981	0,995	0,436											
290	0,924	0,952	0,976	0,993	0,396										
300	0,868	0,904	0,94	0,97	0,992	0,368									
310	0,791	0,838	0,884	0,928	0,965	0,991	0,368								
320	0,697	0,752	0,809	0,866	0,918	0,961	0,99	0,364							
330	0,591	0,653	0,719	0,787	0,854	0,914	0,961	0,99	0,376						
340	0,478	0,546	0,62	0,698	0,777	0,851	0,915	0,963	0,991	0,332					
350	0,366	0,439	0,519	0,605	0,694	0,78	0,859	0,922	0,967	0,992	0,364				
360	0,262	0,337	0,422	0,514	0,61	0,707	0,797	0,874	0,933	0,973	0,994	0,404			
370	0,166	0,244	0,331	0,428	0,53	0,634	0,734	0,823	0,894	0,946	0,978	0,995	0,38		
380	0,082	0,161	0,25	0,349	0,456	0,566	0,674	0,771	0,853	0,915	0,957	0,983	0,996	0,432	
390	0,008	0,087	0,177	0,279	0,389	0,504	0,617	0,722	0,812	0,882	0,933	0,967	0,987	0,997	0,488

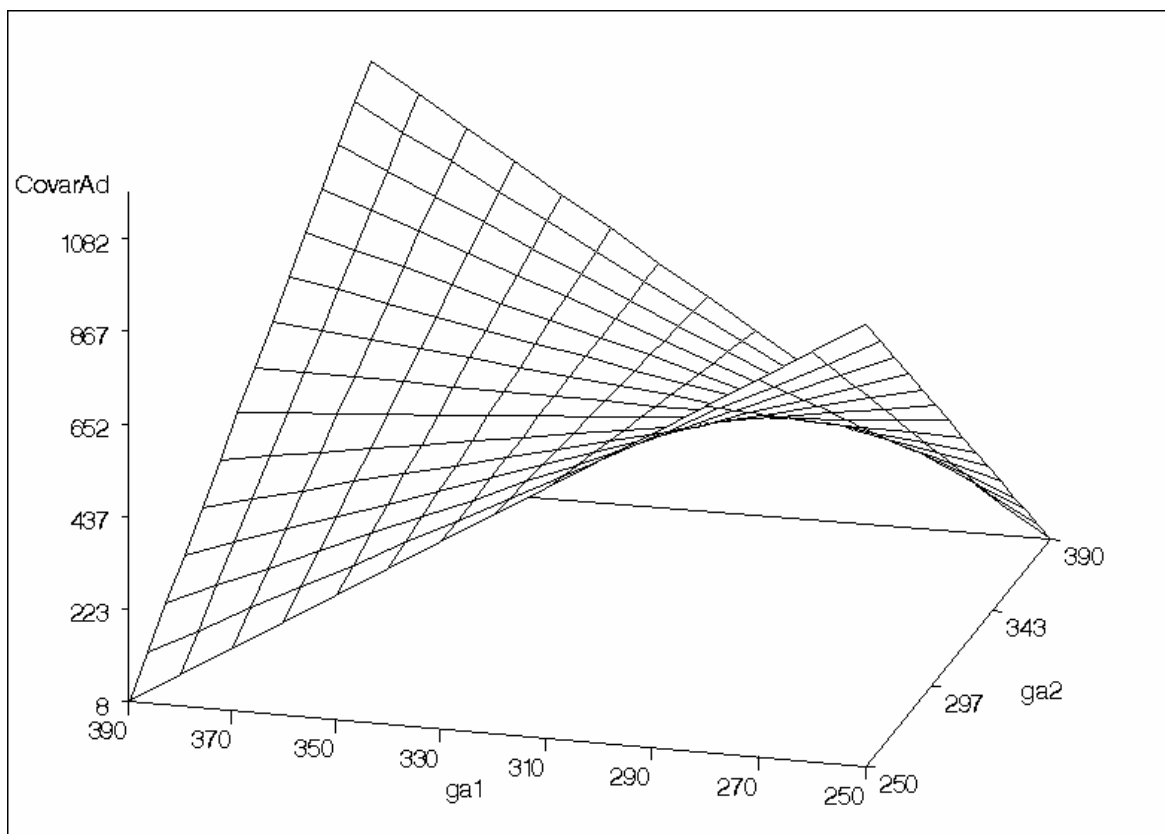


Figura 3. Superfície tridimensional representando as covariâncias genéticas aditivas estimadas (eixo CovarAd, em kg^2) entre os grupos ambientais (eixos GA1 e GA2, em kg) para o peso aos 550 dias (função de covariância genética aditiva).

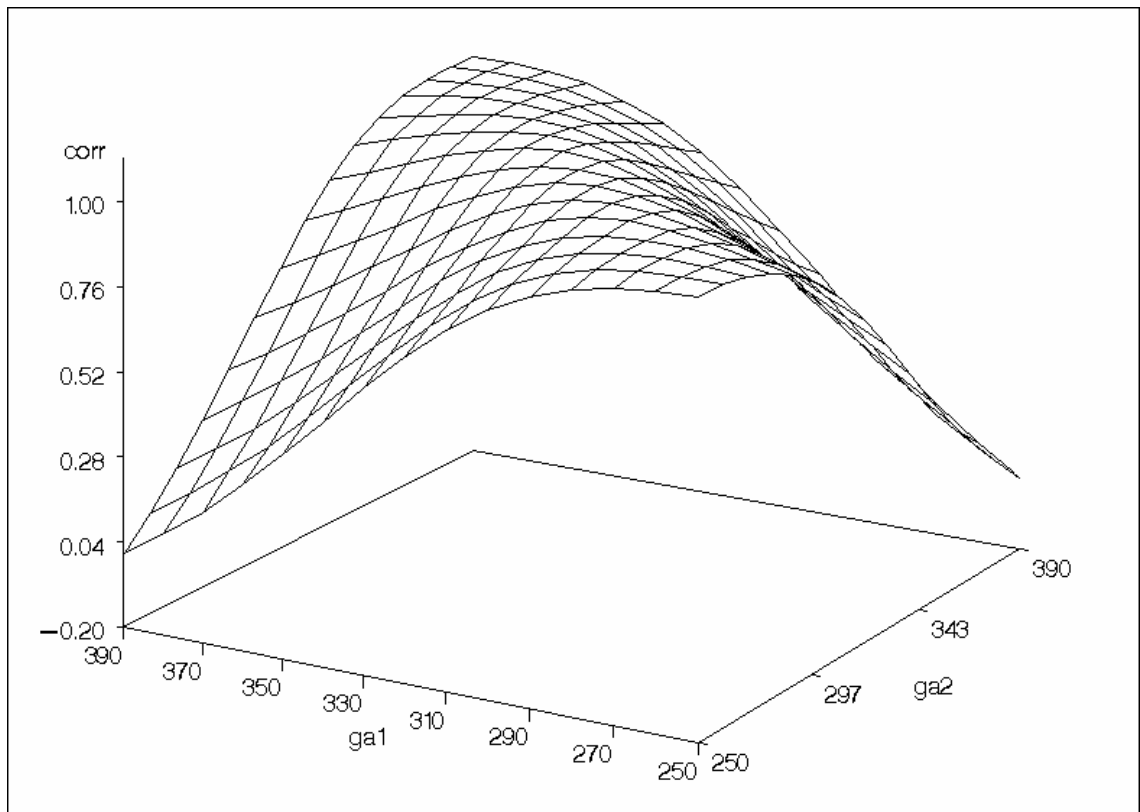


Figura 4. Superfície tridimensional representando as correlações genéticas estimadas (eixo corr) entre os grupos ambientais (eixos GA1 e GA2, em kg) para o peso aos 550 dias (função de correlações genéticas).

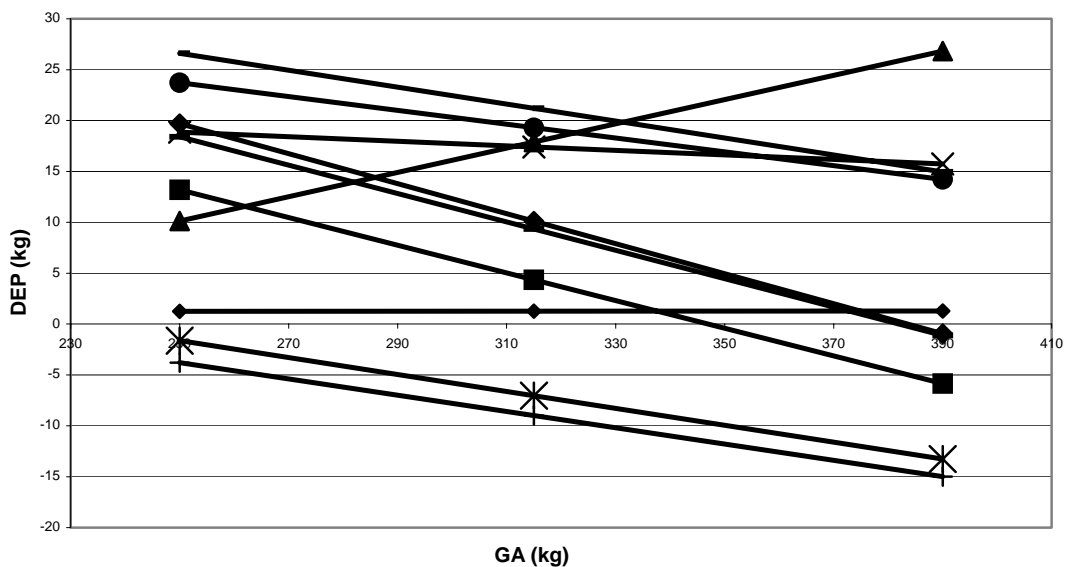


Figura 5. Normas de reação adaptativas de amostras aleatórias de 10 touros analisados em relação ao peso aos 550 dias (P550).

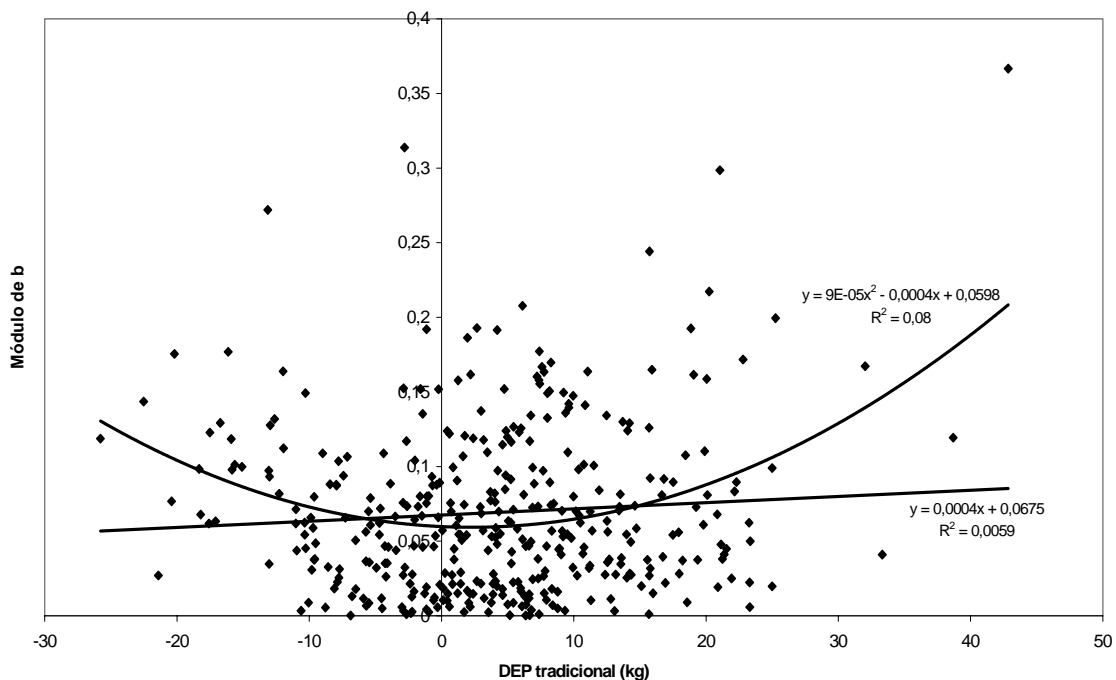


Figura 6. Gráfico do módulo dos coeficientes angulares b das normas de reação adaptativas para o P550 em função da diferença esperada na progênie (DEP) predita pelo modelo tradicional, com as equações de regressão de primeiro e segundo graus e os respectivos coeficientes de determinação.

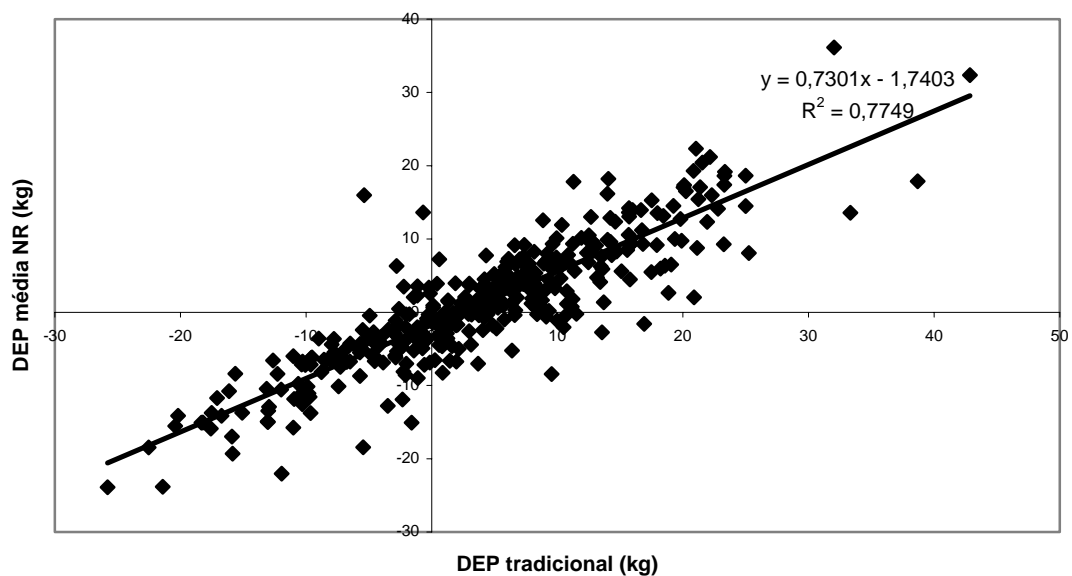


Figura 7. Gráfico do valor médio da norma de reação adaptativa predito pela regressão aleatória em função do valor genético predito pelo MTDFREML, com a equação de regressão de primeiro grau e seu coeficiente de determinação para o P550.

Implicações

A presença de interação genótipo-ambiente significativa deve ser uma preocupação constante na estimativa dos parâmetros e na predição dos valores genéticos visando maximizar o ganho na seleção tradicional. Verifica-se que mesmo em locais de pequena variação geográfica o fator temporal pode criar diferenças ambientais suficientes para que os locos gênicos se diferenciem ao definir uma característica de crescimento.

Mas a existência da IGA de forma generalizada também favorece a seleção para uma outra característica de possível interesse econômico denominada sensibilidade ambiental. As normas de reação determinadas através de modelos de regressão aleatória são úteis ao definir um índice para esta seleção.

A determinação dos efeitos da seleção para a robustez de uma característica de crescimento na variação e na variabilidade desse caráter poderá indicar novas tendências no melhoramento genético animal. A restrição da variação em populações bovinas em confinamento pode ser de grande valor econômico, apesar de aparentemente restringir o diferencial de seleção. Novos estudos devem ser realizados visando se determinar os limites para a variabilidade. As questões relativas à adaptação e à adaptabilidade de animais a diferentes ambientes podem ser solucionadas quando estes termos estiverem suficientemente diferenciados em índices de seleção específicos.

Serão de importante valia trabalhos direcionados a determinar a herdabilidade da sensibilidade ambiental de forma direta. Além de estudos que analisem as questões relativas à competência das normas de reação nos diversos estágios de crescimento (normas de reação adaptativas desenvolvimentais).