

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**FERRAMENTAS DE SELEÇÃO PARA UNIFORMIDADE DE  
PRODUÇÃO EM TILÁPIAS DO NILO (*Oreochromis  
niloticus*)**

**Ángel de Jesús Lázaro Velasco**

Bacharel em Biologia

2017

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**FERRAMENTAS DE SELEÇÃO PARA UNIFORMIDADE DE  
PRODUÇÃO EM TILÁPIAS DO NILO (*Oreochromis  
niloticus*)**

**Ángel De Jesús Lázaro Velasco**

**Orientador: Pesq. Dr. Roberto Carneiro**

**Coorientador: Prof. Dr. Danisio Prado Munari**

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

**2017**

L431f Lázaro Velasco, Ángel de Jesús  
Ferramentas de seleção para uniformidade de produção em  
tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) / Angel de Jesús Lázaro  
Velasco. -- Jaboticabal, 2017  
v, 23 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,  
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2017

Orientador: Roberto Carvalheiro

Coorientador: Danisio Prado Munari

Banca examinadora: Carlos Antonio López de Oliveira, Lúcia  
Galvão de Albuquerque

Bibliografia

1. Herdabilidade. 2. Heterogeneidade genética. 3. Modelo linear  
generalizado hierárquico duplo. 4. Produção homogênea 5. Variância  
residual. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e  
Veterinárias.

CDU 636.082:639.3

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação –  
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: FERRAMENTAS DE SELEÇÃO PARA UNIFORMIDADE DE PRODUÇÃO EM TILÁPIAS DO NILO ( *Oreochromis niloticus* )

**AUTOR: ANGEL DE JESUS LAZARO VELASCO**

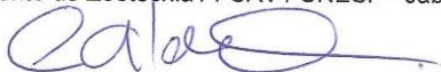
**ORIENTADOR: ROBERTO CARVALHEIRO**

**COORIENTADOR: DANISIO PRADO MUNARI**

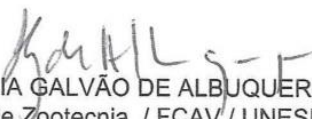
Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em GENÉTICA E MELHORAMENTO ANIMAL, pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. ROBERTO CARVALHEIRO  
Departamento de Zootecnia / FCAV / UNESP - Jaboticabal



Prof. Dr. CARLOS ANTONIO LOPES DE OLIVEIRA  
Departamento de Zootecnia / Universidade Estadual de Maringá/PR



Profa. Dra. LUCIA GALVÃO DE ALBUQUERQUE  
Departamento de Zootecnia / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 26 de setembro de 2017

## **DADOS CURRICULARES DO AUTOR**

**Ángel de Jesús Lázaro Velasco** – Nascido em 26 de julho de 1990, na cidade de Tuxtepec, Oaxaca – México, filho de Pío Lázaro Ortiz e Juana Velasco Salas. Iniciou o curso de Biologia no Tecnológico Nacional de México (TNM) em agosto de 2009, localizada na cidade de Tuxtepec, Oaxaca – México. Em agosto do ano de 2015, ingressou no curso de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento Animal, da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de Jaboticabal. Durante o curso de mestrado foi orientado pelo Pesq. Dr. Roberto Carneiro, sendo bolsista do CONACyT (México) no período de agosto de 2015 a julho de 2017.

## **DEDICATÓRIA**

Este trabalho está dedicado para a minha família, especialmente a meus pais Pío e Juana, e todos meus irmãos por todo amor, carinho e apoio. A minha melhor amiga, companheira e namorada Helsi María, quem é meu sustento em tudo. Também está dedicada para todas as pessoas que acreditaram em mim e que sempre estiveram apoiando meu andamento no Brasil.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a Deus, por ter me dado a oportunidade de chegar até aqui, e por toda a força de seguir adiante na realização desse sonho. Também agradeço a Ele por colocar pessoas muito boas em meu caminho.

À Universidade Estadual Paulista “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”, especialmente à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal e ao Programa de Pós-Graduação em Melhoramento Genético Animal, pela oportunidade da realização do curso de Mestrado.

Ao Pesq. Dr. Roberto Carneiro, pelos conselhos, paciência, confiança, compreensão e pela orientação na elaboração deste trabalho. Obrigado por acreditar no meu potencial e me aceitar como seu orientado.

Ao Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CONACyT) - México, pela concessão da bolsa de estudo e ao grupo COIMBRA das Universidades Brasileiras.

Agradeço ao Grupo PeixeGen da Universidade Estadual de Maringá, e aos Pesquisadores Dr. Carlos Antônio Lopes de Oliveira e Dr. Ricardo Pereira Ribeiro por terem cedido o banco de dados para realização deste trabalho.

Aos companheiros e amigos de estudo, especialmente para a Laiza e Grazyella, pela contribuição e ajuda na realização deste trabalho. A Daiane, Henrique, Giovana e Baltazar, agradeço pelas orientações, conselhos, conversa, risos e convivências.

Ao Prof. Dr. Danisio Prado Munari pela orientação e por toda ajuda fornecida

Aos Professores Dra. Lúcia Galvão de Albuquerque, Dr. Diogo Teruo Hashimoto e Dr. Carlos Antônio Lopes de Oliveira, pelas contribuições e participação nas bancas de qualificação ou defesa.

**Muito obrigado a todos!**

**SUMÁRIO**

	Página
LISTA DE FIGURAS.....	ii
LISTA DE TABELAS.....	iii
RESUMO.....	iv
ABSTRACT.....	v
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	6
3.1. Dados fenotípicos e locais de estudo.....	6
3.2. Experimento de campo.....	6
3.3. Registro e edição dos dados.....	9
3.4. Análises estatísticas.....	10
3.5. Parâmetros genéticos.....	13
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	14
5. CONCLUSÕES.....	19
6. REFERÊNCIAS.....	20



## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Hapas de reprodução e alevinagem de 1m <sup>3</sup> distribuídas em viveiros.....	7
Figura 2. Leitor e microchips <i>PIT tags</i> .....	8
Figura 3. Tanques-rede e disposição dos mesmos no Rio do Corvo.....	8
Figura 4. Comprimento total coletado individualmente em tilápia do Nilo.....	9
Figura 5. Gráfico de dispersão dos dados de peso e comprimento à despesca de tilápias do Nilo, antes (esquerda) e após (direita) a edição dos dados.....	10
Figura 6. Distribuição dos dados de peso (kg) e comprimento (cm) à despesca de tilápias do Nilo, após edição dos dados.....	10
Figura 7. Relação entre a média e a variância, da progênie de cada pai, do peso á despesca de tilápias do Nilo, antes (esquerda) e após (direita) a transformação de Box-Cox dos dados.....	12
Figura 8. Acurácias dos valores genéticos preditos (EBV) para o peso em função do número de progênies por pai, em análises assumindo correlações genéticas entre a média e a variância residual diferente de zero (acima à esquerda), nula (acima à direita) e utilizando dados após à transformação de Box-Cox (abaixo).....	18
Figura 9. Acurácias dos valores genéticos preditos (EBV) para o comprimento em função do número de progênies por pai, em análises assumindo correlações genéticas entre a média e a variância residual diferente de zero (esquerda) e nula (direita).....	18

**LISTA DE TABELAS**

	Página
Tabela 1. Estatísticas descritivas do peso e comprimento à despesca de tilápias do Nilo, após edição dos dados.....	10
Tabela 2. Estimativas dos componentes de variância e dos parâmetros genéticos para o peso e comprimento à despesca de tilápia do Nilo, sob diferentes análises.....	14

## FERRAMENTAS DE SELEÇÃO PARA UNIFORMIDADE DE PRODUÇÃO EM TILÁPIAS DO NILO (*Oreochromis niloticus*)

**RESUMO** – Há evidências na literatura que a uniformidade das características fenotípicas dos peixes, entre outros animais, pode ser afetada por componentes genéticos, além de fatores ambientais. Maior uniformidade na despesca é desejada, a fim de reduzir a competição entre os animais e, assim, ter uma produção mais homogênea, visando maior retorno financeiro da atividade. O objetivo deste estudo foi estimar se as variâncias residuais do peso e comprimento à despesca de tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) são afetadas por componentes genéticos, para avaliar a possibilidade de seleção para uniformidade de produção. Empregou-se o modelo hierárquico linear generalizado duplo (DHGLM) para calcular os componentes de variância, os parâmetros de herdabilidade, coeficientes de variação e correlações genéticas para peso (não transformado e com transformação Box-Cox) e comprimento à despesca. Foi utilizado um total de 8.725 informações fenotípicas de tilápias provenientes de 271 famílias da linhagem GIFT (Malásia), criados na estação experimental de piscicultura da Universidade Estadual de Maringá. Os resultados apoiaram a hipótese de heterogeneidade genética da variância residual para peso e comprimento à despesca, e a oportunidade de seleção medida através do coeficiente genético de variação da variância residual. Além disso, observou-se a necessidade de um grande número de filhos para a obtenção de estimativas precisas do mérito genético para variação residual, conforme indicado pelas estimativas de baixa herdabilidade. A transformação de Box-Cox foi capaz de diminuir a dependência entre a variância e a média do peso à despesca. A transformação reduziu, mas não eliminou toda a heterogeneidade genética da variância residual, destacando sua presença além do efeito da escala.

**Palavras chaves:** herdabilidade, heterogeneidade genética, modelo linear generalizado hierárquico duplo, produção homogênea, variância residual

## SELECTION TOOLS FOR UNIFORMITY OF PRODUCTION IN NILE TILAPIA (*Oreochromis niloticus*)

**ABSTRACT** – There is evidence in the literature that the uniformity of phenotypic traits of fish, among other animals, can be affected by genetic components, as well as environmental factors. Greater uniformity is desired in order to reduce competition among animals and thus have a more uniform production, aiming a greater financial return of the activity. The objective of this study was to assess if the residual variance of the weight and harvest length of the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) is affected by a genetic component, to evaluate the possibility of selection for uniformity of production. The double hierarchical generalized linear model was used to estimate the components of variance, heritability, coefficients of variation and genetic correlation for weight (untransformed and with Box-Cox transformation) and harvest length. Phenotypic records of 8,725 individuals from 271 families were analyzed. The results supported the existence of genetic heterogeneity of residual variance on harvest weight and length, and the opportunity to select for increasing uniformity. Moreover, the low heritability estimates showed the necessity of high number of progeny for an accurate estimate of the genetic merit for the residual variance. The Box-Cox transformation of harvest weight reduced the dependency among its mean and variance. The transformation reduced but did not eliminate the genetic heterogeneity of residual variance, highlighting its presence beyond the scale effect.

**Key words:** heritability, genetic heterogeneity, double hierarchical generalized linear model, uniformity of production, residual variance

## 1. INTRODUÇÃO

A aquicultura é um dos sistemas de produção de alimentos que fornece grandes quantidades de produtos de origem animal, de alto valor nutricional, em espaço curto de tempo. Além disso, é uma atividade de amplo e contínuo crescimento com registros de produção mundial estimada de 70,3 e 73,8 milhões de toneladas nos anos de 2013 e 2014, respectivamente. Atualmente, o Brasil é o segundo maior produtor de produtos aquícolas na América Latina, com mais de 562 mil toneladas de peixes em 2014, estando atrás apenas do Chile que tem uma produção estimada de 1,2 milhões de toneladas no mesmo ano (FAO, 2016).

Na aquicultura mundial, a tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*) responde por cerca de 5% da produção total, com valor econômico próximo aos 6 bilhões USD, ficando dentro das cinco espécies mais produzidas (FAO, 2016). A tilápia segue como a espécie mais produzida no Brasil, com 219 mil toneladas coletadas em 2015, representando 45,4% do total da produção aquícola nacional (IBGE, 2015).

*Oreochromis niloticus* é uma espécie importante em muitos países por possuir características desejáveis (rusticidade, tolera águas turvas e rasas; razoável resistência a doenças e a parasitas; crescimento rápido, grande adaptação alimentar; boa conversão alimentar e ganho em peso; carne de bom paladar, textura e facilidade na filetagem), e por ser adaptável a uma larga extensão de sistemas de cultivo intensivos. Esta adaptabilidade e tolerância das tilápias tem resultado em uma rápida expansão de seu cultivo na América Latina, principalmente, nos últimos quarenta anos (SANTOS, 2009).

Diversos fatores ajudam ao desenvolvimento desta espécie no Brasil: aumento da demanda de alimentos pelo incremento populacional; maior conhecimento dos benefícios nutricionais dos peixes; preocupações relativas à super-exploração das reservas naturais de peixes, degradação e poluição desses habitats; para mencionar alguns (SANTOS, 2009).

Apesar de todo o destaque pelas inúmeras qualidades zootécnicas, a cultura comercial da tilápia também apresenta desafios que diminuem a produtividade. A maturidade reprodutiva precoce, elevada taxa de reprodução e competição pelo

território e alimento, resultam em falta de uniformidade de produção. Uma alternativa para reduzir este problema seria a seleção por aumento da uniformidade de produção.

Para investigar a possibilidade de seleção para a uniformidade em tilápias, é necessário quantificar a variância genética da uniformidade de produção de características de interesse. Com isso, o objetivo do presente estudo foi estimar os componentes de variância e predição dos valores genéticos para a heterogeneidade genética da variância residual do peso à despesca e comprimento do corpo de tilápias do Nilo.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

A aquicultura é uma área de desenvolvimento contínuo que oferece grandes oportunidades para o melhoramento genético das espécies que, por enquanto, permanecem na maior parte inexplorado. A tilápia é uma das principais espécies na indústria aquícola, apresentando o maior número de programas de melhoramento dentre as espécies aquícolas melhoradas (GJEDREM et al., 2012; KHAW et al., 2015). Um dos programas de melhoramento genético de tilápia mais conhecido é o programa “Genetically Improved Farmed Tilapia” (GIFT) mantidos pelo WorldFish Center na Malásia (KHAW et al., 2015).

O programa de seleção da linhagem GIFT teve seu início nas Filipinas em 1988 (BENTSEN et al., 1998). Após seis gerações de seleção, a população de melhoramento foi transferida para a Malásia, sendo dividida em duas linhas. Desde então, quatro gerações de seleção transcorreram, com uma das linhas sendo selecionada para valores genéticos elevados (GIFT) e a outra selecionada apenas pelos valores genéticos médios (nomeada de Controle). O programa WordFish tem como objetivo fortalecer os meios de subsistência e melhorar a segurança alimentar e nutricional, melhorando a pesca e a aquicultura. Todos os procedimentos de seleção, manejo reprodutivo e de acasalamentos dessas linhagens são descritos por Ponzoni et al. (2005).

No melhoramento genético de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), é relevante identificar animais com rápido crescimento (RUTTEN et al., 2005) e com valor genético superior para características de importância econômica, a fim de alcançar ganhos genéticos em programas de seleção. No entanto, os programas de melhoramento na aquicultura são, muitas vezes, conduzidos dentro de um número muito limitado de tanques.

Geralmente, a seleção tradicional tem sido bem-sucedida na melhoria das médias das características, mas pouco progresso tem sido obtido na redução da variabilidade das características entre os indivíduos (MARJANOVIC et al., 2014). As diferenças de tamanho entre os indivíduos são geralmente afetadas pela competição dentro de um grupo e à hierarquia de alimentação resultante (HART; SALVANES, 2000; MARJANOVIC et al., 2016). Uma grande variabilidade pode ser observada nos

valores de peso à despesca em tilápias. Khaw et al. (2010) encontraram um coeficiente de variação de 40-60 % para peso a despesca em tilápias GIFT, que é considerado um valor elevado. Segundo Marjanovic et al. (2014), ainda é desconhecido se esta variabilidade pode ser (parcialmente) explicada por um componente genético.

Quando existe uma base genética para a uniformidade, o processo de seleção pode ser utilizado para aumentar esta característica (SANCRISTOBAL-GAUDY et al., 1998; SORENSEN; WAAGEPETERSEN, 2003). Há evidência da existência de variação genética na variância residual em características de diferentes espécies como, por exemplo, tamanho da ninhada em ovinos, tamanho de leitegada em suínos e peso corporal em frangos de corte (HILL; MULDER 2010; MARJANOVIC et al., 2014).

Na aquicultura, parece que também há variação genética considerável na variância residual. Sonesson, Ødegård e Rønnegård (2013), encontraram grande variação genética na variância residual ao estudar variação dentro da família do peso corporal em salmão do Atlântico. Explorar a heterogeneidade de variância pode ser um caminho promissor para produzir estoques mais homogêneos na piscicultura comercial (SONESSON; ØDEGÅRD; RÖNNEGÅRD, 2013; MARJANOVIC et al., 2014).

Uma alternativa para avaliar o componente genético da uniformidade de produção é a de conduzir análises considerando a variância residual como um fenótipo. Porém, a utilização de metodologias tradicionais de análise em genética quantitativa pode ser inadequada, fazendo-se necessário o desenvolvimento e utilização de metodologias que sejam capazes de estimar a heterogeneidade sobre a variância residual de forma apropriada (MULDER; BIJMA; HILL, 2007; HILL; ZHANG, 2004; HILL; MULDER, 2010).

Com esta finalidade, Rowe et al. (2006) propuseram um método em dois passos usando máxima verossimilhança restrita ou quadrados mínimos. No primeiro passo, um modelo é usado para estimar a variância genética da característica estudada, e os quadrados dos resíduos deste primeiro passo são utilizados no segundo passo como observações fenotípicas, visando estimar a variância genética sobre a variância residual. Uma deficiência desta proposta é que os quadrados dos



resíduos apresentam uma distribuição assimétrica, podendo afetar a qualidade das estimativas dos componentes de variância no segundo passo, o que poderia ser contornado pela aplicação de alguma transformação sobre os quadrados dos resíduos (MULDER et al., 2009).

A proposta de Rowe et al. (2006) foi estendida por outros autores que usaram o logaritmo natural do quadrado do resíduo no segundo passo como variável resposta (GUTIERREZ et al., 2006; BOLET et al., 2007; GARREAU et al., 2008; MULDER et al., 2009; NEVES et al., 2011, 2012; JANHUNEN et al., 2012). Entretanto, este método pode levar a estimativa dos componentes de variância viesada por desconsiderar a incerteza dos resíduos estimados (RÖNNEGÅRD et al., 2013). Para contornar as deficiências dos métodos descritos anteriormente, Rönnegård et al. (2010) propôs a utilização de modelos lineares generalizados hierárquicos duplos (DHGLM, double hierarchical generalized linear model), uma abordagem iterativa entre um modelo para o fenótipo e outro para a variância residual, que assume uma distribuição gama para os quadrados dos resíduos. Este método vem sendo amplamente utilizado nos estudos de heterogeneidade genética (RÖNNEGÅRD et al., 2013; RÖNNEGÅRD; VALDAR, 2011; MULDER et al., 2013).

A viabilidade de aumentar a uniformidade de produção via seleção tem sido avaliada por meio de parâmetros como a herdabilidade ( $h^2_v$ ) e o coeficiente de variação genético ( $GCV_E$ ) da variância residual. De forma geral, há um certo padrão dos resultados observados para estes parâmetros, sendo que baixas estimativas de  $h^2_v$  e maiores estimativas do  $GCV_E$  tem sido reportado na literatura (HILL; MULDER, 2010; WOLC et al., 2011; NEVES; CARVALHEIRO; QUEIROZ, 2012; SELL-KUBIAK et al., 2014). A  $h^2_v$  está relacionada à acurácia de predição do valor genético da variância residual, sendo que baixos valores indicam a necessidade de um grande número de registros fenotípicos por família para obter alta acurácia de predição (MULDER; BIJMA; HILL, 2007). Por sua vez, o  $GCV_E$ , também conhecido como “*evolvability*” (HOULE, 1992), é o parâmetro mais associado com a oportunidade de seleção para a uniformidade de produção que indica a redução esperada da variância residual.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Dados fenotípicos e locais de estudo

Foram utilizadas informações fenotípicas referentes ao comprimento total e peso à despesca de 8.698 tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) da linhagem GIFT (*Genetically Improved Farmed Tilapia*), provenientes de 5 gerações, compreendendo 271 famílias compostas por 184 machos e 255 fêmeas, do Programa de Melhoramento PeixeGen da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

O experimento foi desenvolvido entre os anos 2005 e 2010 e dividido em duas etapas em cada ano. A primeira etapa, que consistiu em reprodução e alevinagem, foi realizada na estação experimental de piscicultura da Universidade Estadual de Maringá, no estado de Paraná, Brasil (coordenadas 23° 31' S e 52° 2' W). Neste local, foram utilizados sistemas de hapas individuais de acasalamento de 1m<sup>3</sup>, instaladas em viveiros com temperatura anual média de 21,9°C. A segunda etapa (crescimento e despesca), foi conduzida no reservatório da Usina Hidrelétrica de Rosana (baixo Paranapanema), onde os peixes foram cultivados em tanques-rede. Este local é situado na região dos municípios de Diamante do Norte – Paraná e Porto Primavera – São Paulo, Brasil (coordenadas 22°36'S e 52°50'W). Foram utilizadas tanques-rede de 3m<sup>2</sup> onde as temperaturas mínimas e máximas variaram entre 17°C a 28°C. Durante este experimento se produziram 5 gerações de peixes (uma geração por ano).

#### 3.2. Experimento de campo

As duas primeiras gerações do programa foram produzidas somente para construir as famílias, e, a partir da terceira geração, deu-se início ao processo de seleção. Para obtenção dos genitores, os acasalamentos foram realizados na proporção 1 macho para 1 fêmea. Na reprodução, as fêmeas (matrizes) utilizadas foram condicionadas, individualmente, em hapas de acasalamentos de 1m<sup>3</sup> (Figura 1), avaliadas quanto à condição de maturidade para a desova. A estação de reprodução ocorreu entre os meses de novembro a fevereiro. Por meio das avaliações genéticas e seleção dos animais foi possível a substituição total do grupo de reprodutores anualmente, o que caracteriza a formação de gerações discretas.



Figura 1. Hapas de reprodução e alevinagem de 1m<sup>3</sup> distribuídas em viveiros.

Para formar as famílias em cada geração, a partir de 2008, foram selecionados os melhores dois a três machos e três a quatro fêmeas de cada família. Apenas o melhor macho e as duas melhores fêmeas fizeram parte do grupo de reprodutores; os demais foram utilizados somente em caso de necessidade de substituição. Para evitar o aumento da consanguinidade e os seus efeitos adversos, impediu-se o acasalamento entre indivíduos com mais de um bisavô comum.

Para produzir os peixes experimentais, os machos foram acasalados em média com 1,5 fêmeas, sendo no máximo acasalados com 4 fêmeas. O método de incubação foi o natural, sendo registrada a data da desova. As larvas foram mantidas com as mães até o final do período de reprodução quando os grupos de irmãos completos foram divididos em dois subgrupos de 50 animais e transferidos para a estufa de alevinagem. As hapas foram dispostas em lugares distintos no mesmo viveiro, sendo fornecida ração de 28% e 32% de PB (proteína bruta).

Aproximadamente 50 representantes de cada família, ao atingirem, no mínimo, 4 gramas de peso vivo, foram identificados individualmente por meio de microchips (PIT tags - *Passive Integrated Transponder*) implantados na cavidade visceral (Figura 2). Os peixes identificados de cada grupo distribuíram-se em três tanques-rede (Figura 3) e um viveiro de terra. Durante a fase de crescimento, a principal dieta utilizada

possuía 28% de PB. Os períodos de cultivo coincidiram com o final do outono, inverno e início da primavera, totalizando aproximadamente cinco meses.



Figura 2. Leitor e microchips *PIT tags*.



Figura 3. Tanques-rede e disposição dos mesmos no Rio do Corvo.

### 3.3. Registro e edição dos dados

A característica peso à despesca foi mensurada no final do período de cultivo, onde também foram coletadas informações referentes à biometria, desempenho e sexo dos animais. O comprimento total está ilustrado por meio da Figura 4.

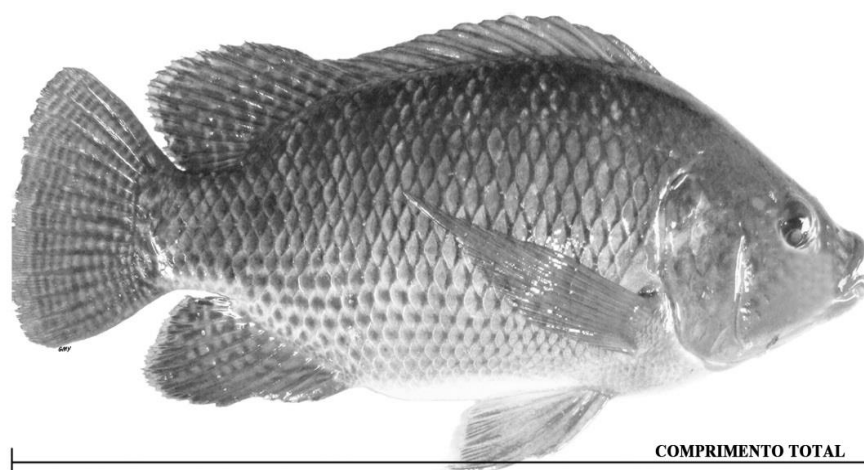


Figura 4. Comprimento total coletado individualmente em tilápias do Nilo.

No processo de edição dos dados, foram descartados os dados da progênie de machos e fêmeas com menos de 25 filhos (913 animais). Além disso, foram descartados dados de peixes com o comprimento fora do intervalo definido pela média  $\pm 3,5$  desvios padrão, dentro de classes de peso formadas a cada intervalo de 100g. Este critério de edição fez com que peixes (356 animais) com dados discrepantes de comprimento em relação ao peso fossem descartados (Figura 5). Após a edição, foram utilizados para o estudo dados de 7.429 peixes, com média de peso e comprimento à despesca de 0,54 kg e 27,96 cm, respectivamente (Tabela 1), sendo que os dados de comprimento apresentaram uma distribuição mais próxima da distribuição normal do que os dados de peso (Figura 6).

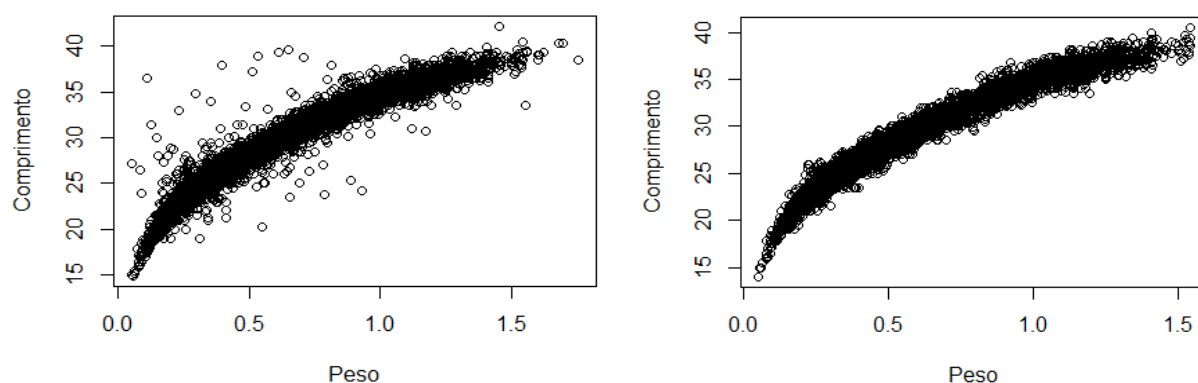


Figura 5. Gráfico de dispersão dos dados de peso (kg) e comprimento (cm) à despesca de tilápias do Nilo, antes (esquerda) e após (direita) a edição dos dados.

Tabela 1. Estatísticas descritivas do peso e comprimento à despesca de tilápias do Nilo, após edição dos dados.

Característica	N	Média	Desvio	Mínimo	Máximo
Peso (kg)	7.429	0,54	0,30	0,05	1,54
Comprimento (cm)	7.429	27,96	4,61	14,00	40,50

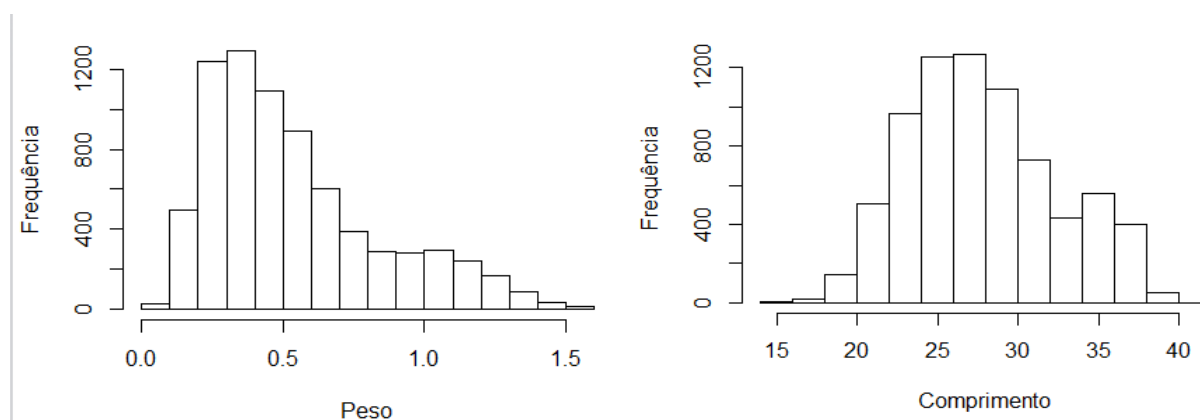


Figura 6. Distribuição dos dados de peso (kg) e comprimento (cm) à despesca de tilápias do Nilo, após edição dos dados.

### 3.4. Análises estatísticas

Os dados foram analisados com um método que vem sendo amplamente utilizado nos estudos de heterogeneidade genética da variância residual (VANDENPLAS et al., 2013; RÖNNEGÅRD et al., 2013; RÖNNEGÅRD; VALDAR,

2011; MULDER et al., 2013; IUNG et al., 2017), denominado de modelo linear generalizado hierárquico duplo (DHGLM – double hierarchical generalized linear model). O DHGLM foi implementado segundo a proposta de Rönnegård et al. (2010), com a extensão elaborada por Felleki et al. (2012), que possibilita estimar a correlação entre os efeitos genéticos obtidos com os modelos ajustados para a média e variância residual.

O seguinte modelo bi-característico foi utilizado:

$$\begin{bmatrix} y \\ \varphi \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X & 0 \\ 0 & X_v \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} b \\ b_v \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_s & 0 \\ 0 & Z_{sv} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} a_s \\ a_{sv} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_d & 0 \\ 0 & Z_{dv} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} a_d \\ a_{dv} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e \\ e_v \end{bmatrix}, [1]$$

onde  $y$  é o vetor de observações das características estudadas;  $b$  é o vetor de efeitos fixos (sexo, tanques-rede e idade);  $a_s$  e  $a_d$  são os vetores de efeito genético aditivo paterno e materno, respectivamente;  $e$  é o vetor de resíduos aleatórios;  $X$ ,  $Z_s$  e  $Z_d$  são as matrizes de incidência associadas a  $b$ ,  $a_s$  e  $a_d$ , respectivamente;  $\varphi = \log(\hat{\sigma}_{e_i}^2) + \frac{\hat{e}_i^2}{1-h_i} \frac{\hat{\sigma}_{e_i}^2}{\hat{\sigma}_{e_i}^2}$  é o vetor com as variâncias residuais estimadas linearizadas (FELLEKI et al., 2012);  $\hat{\sigma}_{e_i}^2$  é a variância residual predita para cada observação,  $\hat{e}_i^2$  é o quadrado do resíduo estimado para cada observação e  $h_i$  é o elemento da diagonal da matriz de projeção de cada observação (HOAGLIN; WELSH, 1978). Os efeitos no modelo de  $\varphi$  (matrizes e vetores com o subscrito “v”) equivalem aos efeitos correspondentes descritos para  $y$ , porém para modelagem da variância residual. Assumiu-se que:

$$\begin{bmatrix} a_s \\ a_{sv} \end{bmatrix} \sim N\left(0, \begin{bmatrix} \sigma_{a_s}^2 & \sigma_{a_s, a_{sv}} \\ \sigma_{a_s, a_{sv}} & \sigma_{a_{sv}}^2 \end{bmatrix} \otimes A\right); \begin{bmatrix} a_d \\ a_{dv} \end{bmatrix} \sim N\left(0, \begin{bmatrix} \sigma_{a_d}^2 & \sigma_{a_d, a_{dv}} \\ \sigma_{a_d, a_{dv}} & \sigma_{a_{dv}}^2 \end{bmatrix} \otimes A\right);$$

$$\begin{bmatrix} e \\ e_v \end{bmatrix} \sim N\left(0, \begin{bmatrix} R^{-1}\sigma_e^2 & 0 \\ 0 & R_v^{-1}\sigma_{e_v}^2 \end{bmatrix} \otimes I\right),$$

sendo  $\sigma_{a_s}^2$ ,  $\sigma_{a_d}^2$  e  $\sigma_e^2$  as variâncias genética aditiva paterna, materna e a variância residual, respectivamente (as variâncias dos efeitos correspondentes relacionadas com  $\varphi$  estão identificadas com o subscrito “v”);  $\sigma_{a_s, a_{sv}}$  e  $\sigma_{a_d, a_{dv}}$  são as covariâncias entre os efeitos genéticos aditivos da média e da variância residual paterna e materna, respectivamente;  $A$  é a matriz de parentesco baseada no pedigree e  $I$  é a matriz identidade;  $R = \text{diag}(\varphi)^{-1}$  e  $R_v = \text{diag}\left(\frac{1-h}{2}\right)$ . Análises foram conduzidas assumindo as

covariâncias entre os efeitos genéticos aditivos da média e da variância residual paterna e materna ( $\sigma_{a_s, a_{s_v}}$  e  $\sigma_{a_d, a_{d_v}}$ ) nulas e não nulas.

Com a implementação do DHGLM utilizada, a média e a variância residual são ajustadas simultaneamente sob modelos lineares mistos, assumindo  $\varphi$  como variável resposta no modelo da variância residual. Na prática, o modelo descrito na equação [1] foi ajustado iterativamente (de forma hierárquica), atualizando  $\varphi$ ,  $R$  e  $R_v$  a cada iteração. Este método foi proposto visando a correção dos resíduos para a imprecisão causada pela dependência entre os efeitos fixos e aleatórios, pois os resíduos do modelo da média são usados para formar a variável resposta do modelo da variância residual (RÖNNEGÅRD et al., 2010; FELLEKI et al., 2012). O módulo AI-REML do programa computacional DMU (MADSEN; JANSEN, 2013) foi utilizado para realizar as análises.

Ao conduzir a análise para o peso à despesca, observou-se existência de efeito de escala entre média e variabilidade da progênie. A transformação de Box-Cox (BOX; COX, 1964) foi utilizada para a correção deste efeito, assim como em lung et al. (2017). Os dados de peso à despesca transformados ( $y^{(\lambda)}$ ) foram obtidos pela equação:  $y^{(\lambda)} = [(y^\lambda - 1) / \lambda]$ , sendo  $y$  o peso original e  $\lambda$  o parâmetro de transformação, que faz com que os dados transformados tenham uma distribuição mais próxima da normal. O  $\lambda$  utilizado, que permitiu uma melhor aproximação da distribuição normal, foi igual a 0,23. Conforme apresentado na Figura 7, a transformação de Box-Cox corrigiu o efeito de escala apresentado pelo peso à despesca. Não houve necessidade de fazer esta transformação para os dados de comprimento à despesca.

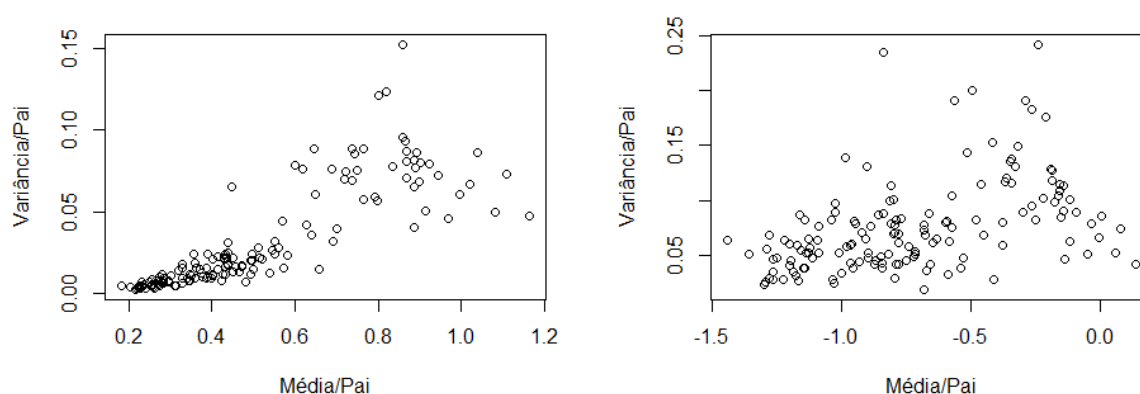


Figura 7. Relação entre a média (kg) e a variância (kg<sup>2</sup>), da progênie de cada pai, do peso à despesca de tilápias do Nilo, antes (esquerda) e após (direita) a transformação de Box-Cox dos dados.



### 3.5. Parâmetros genéticos

No presente estudo foi assumido que a variância de pai é igual à variância de mãe e representa  $\frac{1}{4}$  da variância genética aditiva por se tratar de um modelo pai-mãe, ou seja,  $\sigma_{a_s}^2 = \sigma_{a_d}^2 = \frac{1}{4} \sigma_u^2$ . Além disso, a variância residual empregada nos cálculos dos parâmetros foi ajustada para um modelo animal, portanto,  $\sigma_E^2: \sigma_{\hat{e}}^2 - 2\sigma_{a_s}^2$ .

A fim de avaliar a viabilidade de aumentar a uniformidade das características estudadas via seleção, dois parâmetros foram calculados: herdabilidade ( $h_v^2$ ) e coeficiente de variação genética ( $GCV_E$ ). A  $h_v^2$  tem sido utilizado como uma medida de acurácia do EBV para a variância residual e foi calculada como:  $h_v^2 = \sigma_{a_v,add}^2 / (2\sigma_p^4 + 3\sigma_{a_v,add}^2)$ , onde  $\sigma_{a_v,add}^2$  é a variância genética aditiva estimada para a variância residual na escala aditiva e  $\sigma_p^4$  é a variância fenotípica ao quadrado ( $\sigma_p^2 = 2\sigma_{a_s}^2 + \sigma_e^2$ ) (MULDER; BIJMA; HILL, 2007). A  $\sigma_{a_v,add}^2$  foi obtida como:  $\sigma_{a_v,add}^2 = \sigma_{e,exp}^4 \exp(2\sigma_{a_v,exp}^2) - \sigma_{e,add}^4$ , onde  $\sigma_{e,exp}^2 = [(\overline{1/R})\sigma_E^2] / (\exp(0.5\sigma_{a_v,exp}^2))$ ,  $\sigma_{a_v,exp}^2$  é a variância genética aditiva estimada para a variância residual da média das características na escala exponencial e  $\sigma_{e,add}^2 = [(\overline{1/R})\sigma_E^2]$ , no qual  $\sigma_E^2$  é a variância residual (sob modelo animal) e  $\overline{1/R}$  é a média dos ponderadores, ambos obtidos no modelo da média.

A oportunidade de alterar a variabilidade das características por meio da seleção foi medida por meio do  $GCV_E$ , que foi calculado como:  $GCV_E = \sigma_{a_v,add} / \sigma_E^2$ , onde  $\sigma_{a_v,add}$  é o desvio-padrão da variância genética aditiva para a variância residual na escala aditiva. Os erros-padrões de ambos os parâmetros foram obtidos de acordo com Mulder et al. (2016).

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Estimativas altas de herdabilidade ( $h^2$ ) foram obtidas para o peso e comprimento à despesca, sendo próximas de 0,60 para as diferentes análises realizadas (Tabela 2). A transformação dos dados, no caso do peso, e a pressuposição de correlação genética nula entre a média e a variância residual, em ambas características, ocasionou pequena variação nas estimativas de herdabilidade, que variou de 0,58 a 0,63 para o peso, e de 0,61 a 0,63 para o comprimento (Tabela 2). Estes valores de herdabilidade indicam que a média do peso e do comprimento à despesca de tilápias do Nilo podem responder rapidamente ao processo de seleção, assim como observado por Porto et al. (2015).

Tabela 2. Estimativas dos componentes de variância e dos parâmetros genéticos para o peso e comprimento à despesca de tilápias do Nilo, sob diferentes análises.

Característica	Análise*	$\sigma_A^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_{A_v,exp}^2$	$h^2$	$h_v^2$	$GCV_E$	$r_{mv}$
Peso	$r_{mv} \neq 0$	0,0129 (0,003)	0,0149 (0,248E-3)	0,0249 (0,0393)	0,59	0,002 (0,003)	0,16 (0,12)	0,56 (0,49)
	$r_{mv} = 0$	0,0127 (0,003)	0,0149 (0,248E-3)	0,0153 (0,0376)	0,58	0,001 (0,003)	0,12 (0,15)	0
	Box-Cox ( $\lambda=0,23$ )	0,0377 (0,008)	0,0385 (0,642E-3)	0,167 (0,0742)	0,63	0,009 (0,005)	0,41 (0,09)	-0,88 (0,14)
Comprimento	$r_{mv} \neq 0$	3,294 (0,755)	3,53 (0,059)	0,163 (0,0703)	0,61	0,01 (0,005)	0,41 (0,09)	-0,77 (0,15)
	$r_{mv} = 0$	3,419 (0,769)	3,53 (0,059)	0,141 (0,0675)	0,63	0,008 (0,005)	0,38 (0,09)	0

\*Análise DHGLM assumindo correlação genética entre a média e a variância residual ( $r_{mv}$ ) nula ou diferente de zero; Box-Cox: peso à despesca transformado de acordo com Box-Cox ( $\lambda=0,23$ ).

$\sigma_A^2$  = variância genética aditiva para a média;  $\sigma_e^2$  = variância residual para a média;  $\sigma_{A_v,exp}^2$  = variância genética aditiva da variância residual na escala exponencial;  $h^2$  e  $h_v^2$  = herdabilidade para a média e variância residual, respectivamente;  $GCV_E$  = coeficiente de variação genética da variância residual. Os erros padrão das estimativas se encontram entre parênteses.

Cabe ressaltar que as herdabilidades observadas podem estar superestimadas devido ao confundimento entre os efeitos genético aditivo e de ambiente permanente comum, resultante da estratégia de acasalamento, onde um macho foi acasalado

normalmente apenas com uma ou duas fêmeas. Esta estratégia de acasalamento, que é comum em programas de melhoramento de espécies aquícolas, apresenta condições limitadas para decompor as estimativas de efeito genético e de ambiente permanente (KHAW et al., 2016). Ao incluir o efeito de ambiente permanente no modelo do presente estudo, as análises DHGLM não convergiram (resultados não apresentados). Estudos que conseguiram decompor os efeitos genético aditivo e de ambiente permanente, obtiveram estimativas de herdabilidade para peso e comprimento à despesca em tilápias do Nilo ao redor de 0,30 (PORTO et al., 2015) e de 0,21 para o peso à despesca (SANTOS et al., 2011).

Para a herdabilidade da variância residual ( $h_v^2$ ), baixas estimativas foram observadas para as diferentes características e análises (Tabela 2). Para o peso à despesca, a transformação de Box-Cox resultou em maior estimativa de  $h_v^2$  em comparação com as análises dos dados não transformados. Embora semelhantes, as estimativas de  $h_v^2$  pressupondo correlação genética nula entre a média e a variância residual foram ligeiramente inferiores àquelas observadas nas análises que assumiram correlação não nula, em ambas características. Valores baixos de  $h_v^2$  indicam a necessidade de elevada quantidade de informação (ex. número elevado de progênie) para a obtenção de predições genéticas acuradas para a variabilidade residual (MULDER; BIJMA; HILL, 2007). Os resultados observados estão de acordo com outros estudos relacionados com o efeito genético na variabilidade residual que, no geral, encontram baixas estimativas de  $h_v^2$ , para diferentes características em diferentes espécies (MULDER et al., 2009; NEVES et al., 2011; IUNG et al., 2017).

Segundo lung et al. (2017), existem razões que explicam as baixas estimativas para  $h_v^2$ . Uma razão é a definição de  $h_v^2$  no nível do registro individual. A estimativa de uma variância baseada em um único fenótipo deve ser, por definição, muito imprecisa, já que a variância de amostragem de uma estimativa de variância é tipicamente maior do que a variância de amostragem de uma média. Esses efeitos de amostragem são incluídos como "efeitos ambientais" na variabilidade. Além disso, as funções dos resíduos estimados considerados como variável resposta no modelo de variância residual podem fornecer informações limitadas sobre a verdadeira variação ambiental, possivelmente resultando em  $h_v^2$  ainda menor.

Baixos valores de  $h_v^2$  não indicam necessariamente baixa possibilidade de resposta à seleção. O parâmetro genético mais associado com a oportunidade de seleção para a uniformidade de produção é o coeficiente de variação genética da variância residual ( $GCV_E$ ), também conhecido como “*evolvability*” (HOULE, 1992). Os valores de  $GCV_E$  observados indicam boa oportunidade de seleção para a uniformidade de produção do peso e do comprimento à despesca de tilápias do Nilo (Tabela 2).

Os resultados indicam que a cada mudança de 1 desvio padrão da variância genética aditiva da variância residual, ocorreria uma redução da variância residual esperada de 12% a 41% para o peso à despesca e de 38% a 41% para o comprimento corporal. Para o peso à despesca, a análise utilizando dados transformados resultou em maior  $GCV_E$ , em comparação às demais análises. Em ambas características, os valores de  $GCV_E$  foram semelhantes entre as análises que assumiram correlação genética nula e não nula entre a média e a variância residual (Tabela 2). Os valores do  $GCV_E$  obtidos neste trabalho, para o peso transformado e de comprimento, coincidiram com o intervalo observado para características de crescimento em outros estudos (0,30 a 0,60; HILL; MULDER, 2010; SONESSON; ØDEGÅRD; RÖNNEGÅRD, 2013; KHAW et al., 2016; MARJANOVIC et al., 2016).

A correlação genética entre a média e a variância residual é um importante parâmetro para auxiliar na tomada de decisões em relação a seleção para uniformidade de produção. No entanto, esta correlação pode refletir um efeito de escala; isto é, as médias mais elevadas, geralmente, estão associadas a maiores variações. A transformação de dados é uma alternativa para reduzir o impacto de tal efeito de escala na heterogeneidade genética da variância residual (Yang et al., 2011). Em nosso estudo, a transformação de Box-Cox foi capaz de diminuir a dependência da variância na média, reduzindo as estimativas de  $h_v^2$  e  $GCV_E$ , mas não eliminando a existência de heterogeneidade genética da variância residual.

A Tabela 2 mostra ainda que as estimativas de correlação genética entre a média e a variância residual ( $r_{mv}$ ) para o peso transformado e para o comprimento foram negativas e de alta magnitude, indicando que o ganho genético na média destas características resultaria em uma resposta genética correlacionada no sentido de reduzir a variabilidade ou, equivalentemente, aumentar a uniformidade de produção.

No caso do peso não transformado, a estimativa de correlação genética entre a média e a variância residual foi positiva, possivelmente devido ao efeito de escala que foi corrigido com a transformação de Box-Cox.

Estimativas de correlações genéticas entre a média e a variância residual com sinais opostos antes e após a transformação dos dados, conforme observado neste estudo, não são incomuns em estudos de heterogeneidade genética da variância residual (YANG et al., 2011; FELLEKI; LUNDEHEIM, 2015). Yang et al. (2011), utilizando um modelo Bayesiano hierárquico para analisar o tamanho da ninhada, relataram alterações em  $r_{mv}$  de -0,73 a 0,28 em coelhos e -0,64 a 0,70 em porcos, após transformação. Para peso em peixes, Sonesson, Ødegård e Rønnegård (2013) e Sae-Lim et al. (2015), usando a abordagem DHGLM, encontraram  $r_{mv}$  mudando de moderado e positivo para negativo depois de aplicar a transformação logarítmica nos dados. Estes resultados reforçam a importância de considerar possíveis efeitos de escala ao estudar a heterogeneidade genética da variância residual.

As Figuras 8 e 9 auxiliam a avaliar a implicação dos valores estimados para  $h_v^2$  e  $r_{mv}$ . Nelas são ilustradas as relações entre o tamanho da progênie e a acurácia do EBV dos reprodutores para peso e comprimento, respectivamente. Conforme esperado, há tendência de aumento da acurácia quanto maior o tamanho da progênie. No caso do peso (Figura 8), a análise com transformação de Box-Cox, que apresentou  $r_{mv}$  mais pronunciada e maior  $h_v^2$ , em comparação com as demais análises, resultou em maiores acurácias do EBV para a variabilidade ( $EBV_v$ ). Por sua vez, a análise que assumiu correlação genética nula entre a média e a variância residual apresentou  $EBV_v$  com baixas acurácias (próximas de 0,2), uma vez que informações da média não foram utilizadas para auxiliar a estimar os parâmetros genéticos relacionados com a variância residual. Para o comprimento (Figura 9), as diferenças de acurácia dos  $EBV_v$  entre as análises que assumiram correlação genética nula ou diferente de zero entre a média e a variância residual não produziram resultados tão discrepantes quanto aos observados para o peso uma vez que, para o comprimento, estas duas análises resultaram em estimativas similares de  $h_v^2$ .

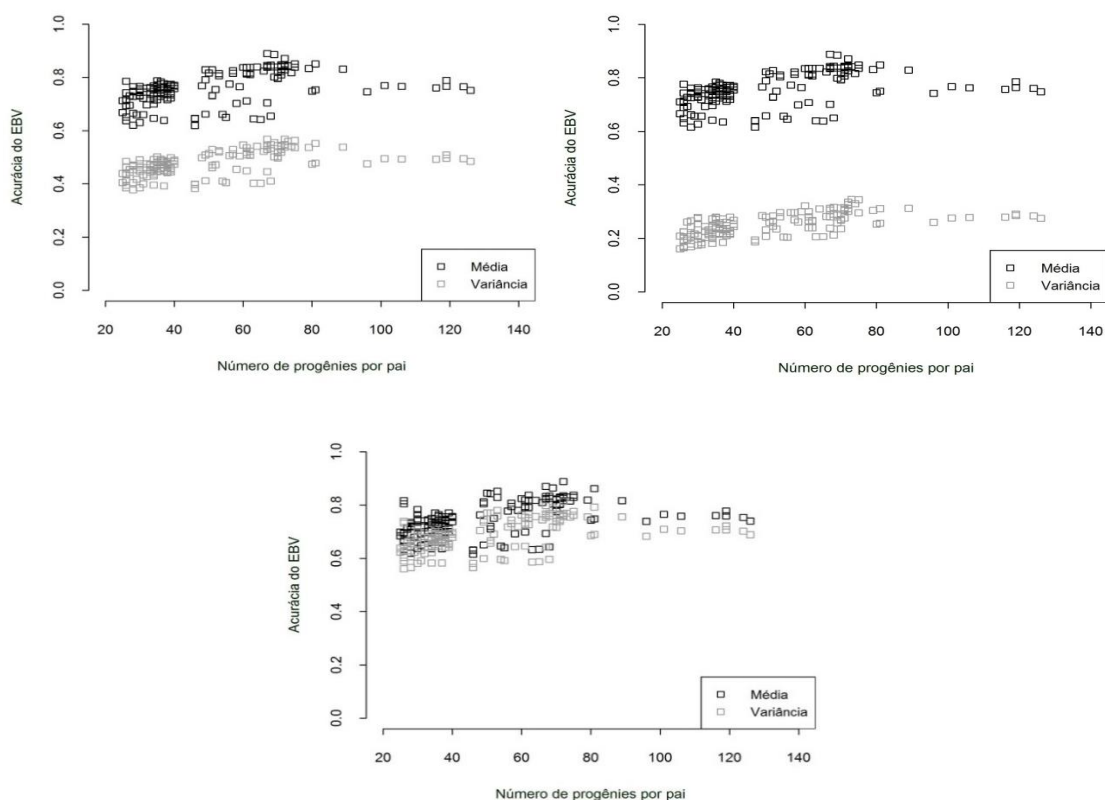


Figura 8. Acurácias dos valores genéticos preditos (EBV) para o peso, em função do número de progênes por pai, em análises assumindo correlações genéticas entre a média e a variância residual diferente de zero (acima à esquerda), nula (acima à direita) e utilizando dados após a transformação de Box-Cox (abaixo).

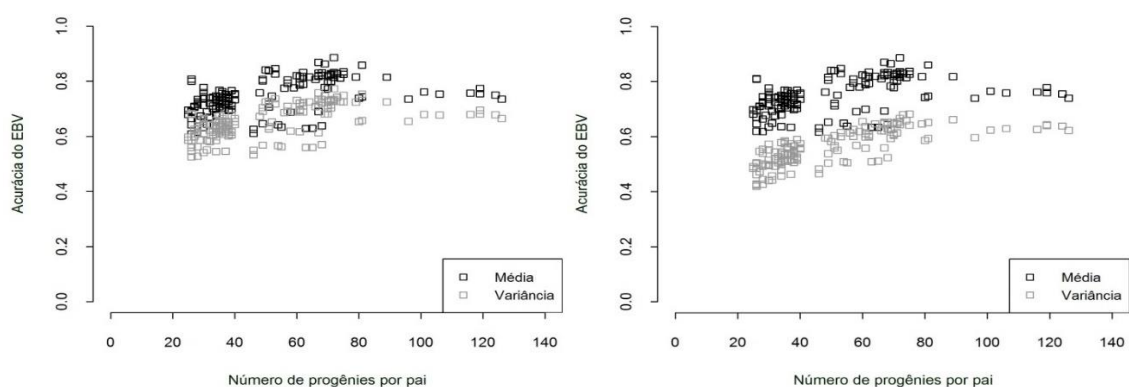


Figura 9. Acurácias dos valores genéticos preditos (EBV) para o comprimento, em análises assumindo correlações genéticas entre a média e a variância residual diferente de zero (esquerda) e nula (direita).

## 5. CONCLUSÕES

Os resultados indicaram existência de um componente genético afetando a variabilidade residual do peso à despesca e do comprimento do corpo de tilápias do Nilo. O coeficiente de variação genética da variância residual indicou boa oportunidade de seleção para a uniformidade de produção destas características. As correlações genéticas estimadas entre a média e a variância residual indicaram que a seleção para maior uniformidade de peso e comprimento à despesca deve gerar resposta correlacionada favorável para o aumento da média destas características. No caso do peso à despesca, recomenda-se realizar a transformação de Box-Cox nos dados para a obtenção de melhor resposta à seleção para a uniformidade de produção.

## 6. REFERÊNCIAS

BENTSEN, H.B.; EKNATH, A.E.; VERA, M.S.P.; DANTING, J.C.; BOLIVAR, H.; REYES, R.A.; DIONISIO, E.E.; LONGALONG, F.M.; CIRCA, A.V.; TAYAMEN, M.M.; GJERD, B. Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel cross experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus*. **Aquaculture**, v. 160, p. 145-173, 1998.

BOLET, G.; GARREAU, H.J.T.; THEAU-CLEMENT, M.; FALIERES, J.; HURTAUD, J.; BODIN, L. Genetic homogenization of birth weight in rabbits: indirect selection response for uterine horn characteristics. **Livestock science**, v.111, p.28-32, 2007.

BOX, G.E.P.; COX, D.R. Analysis of transformations. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 26, n.2, p.211-252, 1964.

FAO. **Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura** [online] (Roma, 2016. [http://www.fao.org/producción mundial de la pesca de captura y la acuicultura](http://www.fao.org/producción_mundial_de_la_pesca_de_captura_y_la_acuicultura)).

FELLEKI, M.; LEE, D.; LEE, Y.; GILMOUR, A.R.; RÖNNEGARD, L. Estimation of breeding values for mean and dispersion, their variance and correlation using double hierarchical generalized linear models. **Genetics Research Cambridge**, v. 94, n.6, p. 307-317, 2012.

FELLEKI, M.; N, LUNDEHEIM. Genetic heteroscedasticity of teat count in pigs. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v.132, n.5, p.392-398, 2015.

GARREAU, H.; BOLET, G.; LARZUL, C.; ROBERT-GRANEI, C.; SALEIL, G.; SANCRISTOBAL, M.; BODIN, L. Results of four generations of a canalizing selection for rabbit birth weight. **Livestock Science**, v.119, p.55-62, 2008.

GJEDREM, T.; ROBINSON, N.; RYE, M. The important of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein a review. **Aquaculture**, v.350-353, p.117-129, 2012.

GUTIERREZ, J.P.; NIETO, B.; PIQUERAS, P.; IBÁÑEZ, N.; SALGADO, C. Genetic parameters for canalization analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice. **Genetics Selection Evolution**, v.38, p.445-462, 2006.

HART, P.J.B.; SALVANES, A.G.V. Individual variation in competitive performance of juvenile cod and its consequences for growth. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v.80, n.3, p.569-570, 2000.

HILL, W.G.; ZHANG, X-S. Effects of phenotypic variability of directional selection arising through genetic differences in residual variability. **Genetics Research**, v.83, p.121-132, 2004.

HILL, W.G.; MULDER, H.A. Genetic analysis of environmental variation. **Genetics Research**, v.92, p.381-395, 2010.



HOAGLIN, D.C.; WELSH, R.E. The hat matrix in regression and ANOVA. **American Statistician**, Washington, v.32, n.1, p.17-22, 1978.

HOULE D. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. **Genetics Society of America**, v. 130, n. 195-204, p. 1-10, 1992.

IBGE- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Indicadores IBGE**: Estatística do Censo Agropecuário, 2015. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas.../9827-censo-agropecuario.html>

IUNG, L.H.S.; NEVES, H.H.R.; MULDER, H.A.; CARVALHEIRO, R. Genetic control of residual variance of yearling weight in Nellore beef cattle. **Journal of Animal Science**, v.95, n.4, p.1425-1433, 2017.

JANHUNEN, M.; KAUSE, A.; VEHVILÄINEN, H.; JÄRVISALO, O. Genetics of microenvironmental sensitivity of body weight in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) selected for improved growth. **Real Time Detection of Immune Cell Activation**. Agilent Seahorse XF Analyzers, 2012.

KHAW, H.L.; PONZONI, R.W.; HAMZAH, A.; NGUYEN, N.H.; ABU-BAKAR, K.R.; YEE, H.Y. Genetic analysis of the GIFT strain (Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*) in Malaysia. **Proceedings from 9<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Leipzig. Germany, 2010.

KHAW, H.L.; PONZONI, R.W.; YEE, H.Y.; AZIZ, M.A.; BIJMA, P. Genetic and non-genetic indirect effects for harvest weight in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture**, v.451, p.154-161, 2015.

KHAW, H.L.; PONZONI, R.W. YEE, H.Y.; BINAZIZ, M.A.; MULDER, H.A.; MARJANOVIC J. Genetic variance for uniformity of harvest weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture**, n.451, p.113, 2016.

MADSEN, P.; JENSEN, J. DMU USER GUIDE, ver.6, p.1-13, 2013. Disponível em: [http://dmu.agrsci.dk/DMU/Doc/Current/dmuv6\\_guide.5.2.pdf](http://dmu.agrsci.dk/DMU/Doc/Current/dmuv6_guide.5.2.pdf).

MARJANOVIC, J.; MULDER, H.A.; KHAW, H.L.; BIJMA, P. Genetic parameters within-family variance weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Proceedings 10<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, WCGALD**. Vancouver. Canada, 2014.

MARJANOVIC, J.; MULDER, H.A.; KHAW, H.L.; BIJMA, P. Genetic parameters for uniformity of harvest weight and body size traits in the GIFT strain of Nile tilapia. **Genetics Selection Evolution**, v.48-41, 2016.

MULDER, H.A.; BIJMA, P.; HILL, W.G. Prediction of breeding values and selection response with genetic heterogeneity of environmental variance. **Journal Genetics**, v.175, n.4, p.1-16, 2007.

MULDER, H.A.; HILL, W.G.; VEREIJKEN, A.; VEERKAMP, R.F. Estimation of genetic variation in residual variance in female and male broiler chickens. **Cambridge University Press**, v.3, n.12, p.1673-1680, 2009.

MULDER, H.A.; RÖNNEGÅRD, L.; FIKSE, F.W.; VEERKAMP, R.F.; STRANDBERG, E. Estimation of genetic variance for macro-and micro- environmental sensitivity using double hierarchical generalized linear models. **Genetics Selection Evolution**, v.45, 2013.

MULDER, H.A.; VISSCHER, J.; FABLET, J. Estimating the purebred crossbred genetic correlation for uniformity of eggshell color in laying hens. **Genetics Selection Evolution**, v.48, 2016.

NEVES, H.H.R.; CARVALHEIRO, R.; QUEIROZ, S.A. Genetic variability of residual variance of production traits in Nellore beef cattle. **Livestock Science**, v.142, p.164-169, 2011.

NEVES, H.H.R.; CARVALHEIRO, R.; QUEIROZ, S.A. Genetic and environmental heterogeneity of residual variance of weight traits in Nellore beef cattle. **Genetics Selections Evolution**, v.44-19, 2012.

PONZONI, R.W.; HAMZAH, A.; TAN, S.; KAMARUZZAMAN, N. Genetic parameters and response to selection for live weight in the GIFT strain on Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). **Aquaculture**, v.247, p. 203-210, 2005.

PORTO, P.E.; OLIVEIRA, L.C.A.; MARTINS, N.E.; RIBEIRO, P.R.; MÜLLER, C.A.C; KUNITA, M.N.; OLIVEIRA, N.S.; PORTO, P.P. Respostas à seleção de características de desempenho em tilápia-do-Nilo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.50, n. 9, p. 745-752, 2015.

RÖNNEGÅRD, L.; FELLEKI, M.; FIKSE, F.; MULDER, H.A.; STRANDBERG, E. Genetic heterogeneity of residual variance - estimation of variance components using double hierarchical generalized linear models. **Genetics Selection Evolution**, London, v. 42, p. 8, 2010.

RÖNNEGÅRD, L.; VALDAR, W.; Detecting major genetic loci controlling phenotypic variability in experimental crosses. **Genetics Selection Evolution**, v.188, n.2, p.435-447, 2011.

RÖNNEGÅRD, L.; FELLEKI M.; FIKSE W.F.; MULDER H.A. Strindberg E. Variance component and breeding value estimation for genetic heterogeneity of residual variance in Swedish Holstein dairy cattle. **Journal Dairy Science**, n.96, p. 2627–36, 2013.

ROWE, S.J.; WHITE, I.M.S.; AVENDAÑO, S.; HILL, W.G. Genetic heterogeneity of residual variance in broiler chickens. **Genetics Selection Evolution**, v.38, p.617-635, 2006.

RUTTEN, M.J.M.; KOMEN, K.; BOVENHUIS, H. Longitudinal genetic analysis of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) body weight using a random regression model. **Aquaculture, Amsterdam**, v.246, n.1-4, p.101-113, 2005.

SAE-LIM, P.; KAUSE, A.; JANHUNEN, M.; VEHVILÄINEN, H.; KOSKINEN, H.; GJERDE, B.; LILLEHAMMER, M.; MULDER, H.A. Genetic (co) variance of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) body weight and its uniformity across production environments. **Genetics Selection Evolution**, v.47-46, 2015. Doi:10.1186/s12711-015-0122-8.

SANCRISTOBAL-GAUDY, M.; ELSEN, J.M.; BODIN, L.; CHEVALET, C. Prediction of the response to a selection for canalization of a continuous trait in animal breeding. **Genetics Selection Evolution**, v.25, p.3–30, 1998.

SANTOS, A.L. Interação genótipo – ambiente e estimativas de parâmetros genéticos em tilápias. 2009. Dissertação (Doutor em Zootecnia) – Centro de ciências agrárias, Universidade Estadual de Maringá, Paraná, 2009.

SANTOS, A.I.; RIBEIRO, R.P.; VARGAS, L.; MORA, F.; ALEXANDRE FILHO, L.; FORNARI, D.C.; OLIVEIRA, S.N. de. Bayesian genetic parameters for body weight and survival of Nile tilapia farmed in Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, p.33-43, 2011. Doi:10.1590/S0100-204X2011000100005.

SELL-KUBIAK, E.; BIJMA, P.; KNOL, EGBERT F.; MULDER, H.A. Genetic analysis of birth weight uniformity in pigs: comparison of methods. **Proceedings, 10<sup>th</sup> World Congress of Genetics Applied to Livestock Production**. Beuningen. Netherlands, 2014.

SONESSON, A.K.; ØDEGÅRD, J.; RÖNNEGÅRD, L. Genetic heterogeneity of within-family variance of body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar*). **Genetics Selection Evolution**, v.45, p.41–48, 2013.

SORENSEN, D.; WAAGEPETERSEN, R. Normal linear models with genetically structured residual variance heterogeneity: a case study. **Genetics Research**, v.82, p.207–222, 2003.

VANDENPLAS, J.; BASTIN, C.; GENGLER, N.; MULDER, H.A. Genetic variance in micro-environmental sensitivity for milk and milk quality in Walloon Holstein cattle. **Journal of Dairy Science**, p.96, 2013.

WOLC, A.; LISOWSKI, M.; HILL, W.G. WHITE, I.M.S. Genetic heterogeneity of variance in production traits of laying hens. **Journal British Poultry Science**, v.52, p.537-540, 2011.

YANG, Y.; CHRISTENSEN, O.F.; SORENSEN, D. Analysis of a genetically structured variance heterogeneity model using the Box-Cox transformation. **Genetics Research**, v.93, n.1, p.33-46, 2011.