

Efeito materno sobre a curva de crescimento de ovinos Santa Inês por meio de modelos de regressão aleatória

José Lindenberg Rocha Sarmiento^{1*}, Robledo de Almeida Torres²,
Wandrick Hauus de Sousa³, Raimundo Nonato Braga Lôbo⁴, José Ernandes Rufino de Sousa¹,
Aderbal Cavalcante Neto⁵, Alan Oliveira do Ó¹

¹Campus "Profa. Cinobelina Elvas", Universidade Federal do Piauí, Bom Jesus, PI, Brasil *Autor Correspondente, e-mail: sarmiento@ufpi.edu.br

²Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil

³Empresa de Pesquisa Agropecuária da Paraíba, João Pessoa, PB, Brasil

⁴Embrapa Caprinos, Sobral, CE, Brasil

⁵Departamento de Zootecnia, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP, Brasil

Resumo

Utilizaram-se 17.767 registros de pesos de 4.210 cordeiros da raça Santa Inês com o objetivo de avaliar a importância da inclusão do efeito materno nos modelos de estimação de componentes de (Co) variância e parâmetros genéticos resultantes para a curva de crescimento, por meio de modelos de regressão aleatória. As regressões fixas e aleatórias foram ajustadas por meio de polinômios de Legendre de ordem três, testando-se quatro modelos que diferiram quanto à inclusão dos efeitos genético aditivo materno e ambiente permanente materno. Observou-se considerável aumento no Log L e diminuição nos critérios AIC e BIC quando se adicionou o efeito materno (genético ou ambiente permanente), evidenciando sua importância. O efeito genético materno explicou maior proporção da variância fenotípica que o ambiente permanente materno ao longo da curva de crescimento. A variância genética aditiva direta estimada foi inflacionada pelo efeito materno, quando este não foi incluído no modelo de análise, refletindo o mesmo comportamento nas herdabilidades. O efeito de ambiente permanente materno contribuiu para a variância materna, como também, inflacionou variância genética materna, quando não foi considerado no modelo. Comportamento semelhantemente foi verificado com a herdabilidade materna. As correlações entre pesos nas diferentes idades estimadas pelos quatro modelos praticamente não diferiram em função da modelagem do efeito materno. O efeito materno deve ser considerado nos estudos genéticos da curva de crescimento da população em estudo.

Palavras-chave: herdabilidade, modelo animal, ovinos deslançados, polinômios de Legendre

Maternal effect or growth curve of Santa Inês sheep by random regression models

Abstract

Data set of 17.767 weight records of 4.210 Santa Inês lambs were used aiming to evaluate the importance of the inclusion of the maternal effect in the model to estimate components of (Co) variance and resulting genetic parameters for the growth curve through random regression models. The fixed and random regressions were fitted using Legendre Polynomials of order three, being fit four models that differed in relation to the inclusion of the additive genetic and permanent environmental maternal effects. Considerable increase was observed in Log L and decrease in the criteria AIC and BIC when the maternal effect was included (genetic or permanent environmental), evidencing its importance. The maternal genetic effect explained larger proportion of the phenotypic variance than the maternal permanent environmental along the growth curve. The direct additive genetic variance was inflated by maternal effect, when this last one was not considered in the analysis model, reflecting the same behavior in the heritabilities. The maternal permanent environmental effect contributed to maternal variance, as well as, it inflated maternal genetic variance, when it was not considered in the model. Similar behavior was verified with maternal heritability. The correlation estimated for the four models hardly differed in function of maternal effect. The maternal effect should be considered in the genetic studies of the growth curve of Santa Inês sheep.

Keywords: heritability, animal model, hair sheep, Legendre polynomial

Rcebido: 22 Julho 2010 **Aceito:** 25 Maio 2011

Introdução

A avaliação genética animal para características de crescimento depende das estimativas de parâmetros genéticos (herdabilidades e correlações genéticas), as quais podem ser influenciadas pelo modelo estatístico e o método de estimação dos componentes de (co)variância usados, razão pela qual a procura por procedimentos, métodos e modelos que possam aumentar a acurácia das avaliações genéticas de animais constitui permanente desafio dos pesquisadores. Todavia, o aumento da capacidade e velocidade dos recursos computacionais já disponíveis, aliados ao desenvolvimento e/ou adaptação de algoritmos disponíveis tem ditado a forma e a evolução da aplicação destes na avaliação genética em todo mundo (Martinez et al., 2004).

De modo geral, para características de desempenho em ovinos deslanados de corte, a literatura ainda é escassa no Brasil no que diz respeito a estimativas de componentes de (co) variância e os parâmetros genéticos resultantes para características de desempenho em ovinos deslanados de corte. Nos últimos anos, tem-se empregado, para estimação de componentes de (co)variância, a metodologia da máxima verossimilhança restrita, sob modelo animal, em análises uni ou multicaracterística (Sousa et al., 1999; Naser et al., 2001; Quesada et al., 2002; Boujenane & Kansari, 2002; e Sarmento et al., 2006b) e, mais recentemente, em análises de regressão aleatória (Lewis & Brotherstone, 2002; Fischer et al., 2004; Sarmento et al., 2006a; Sarmento et al., 2010; e Sarmento et al., 2011).

As análises em regressão aleatória têm se tornado a metodologia padrão para análises de características longitudinais (características com medidas repetidas representando pontos em uma trajetória) no melhoramento animal. Modelando curvas de crescimento como uma regressão em função de uma variável contínua, os modelos de regressão aleatória são facilmente implementados em análises de modelos lineares mistos (Meyer, 2005a). Aplicações desses modelos em ovinos de corte são ainda mais escassas e os poucos trabalhos encontrados na literatura têm diferido quanto à inclusão do efeito materno (genético e/ou ambiente permanente) nos modelos de análises (Lewis & Brotherstone, 2002; Fischer et al., 2004; Sarmento et al., 2006a).

Em muitas espécies mamíferas, como é o caso de ovinos, as características relacionadas com o crescimento, normalmente até a desmama, não são influenciadas apenas pelos genes do próprio indivíduo para crescimento e pelo ambiente que o mesmo foi criado, mas também pela composição genética materna e o ambiente proporcionado pela mãe (Ekiz, 2005). O genótipo da ovelha afeta o fenótipo do cordeiro por meio de uma amostra de metade de seus genes aditivos para crescimento como também através de seu genótipo para efeito materno

sobre o crescimento (Meyer, 1992). A produção de leite da ovelha, o ambiente intra-uterino e a habilidade materna são os componentes determinantes do efeito materno e que podem ser determinados genética e ambientalmente. Todavia, a capacidade genética da ovelha para produção de leite é, normalmente, considerada o fator mais importante (Meyer, 1994). Além disso, no caso de ovinos, influências de ambiente materno podem ser originadas a partir de fatores entre partos de uma ovelha, mas não de origem genética (efeito de ambiente permanente materno).

Desta forma, o objetivo do trabalho foi investigar a importância da inclusão do efeito materno (genético e ambiente permanente) nos modelos de estimação dos componentes de (co) variância e nos parâmetros genéticos resultantes de modo a determinar o modelo genético mais apropriado para estudar a curva de crescimento de ovinos Santa Inês, utilizando modelos de regressão aleatória.

Material e Métodos

Os dados utilizados neste estudo são provenientes de três rebanhos experimentais de ovinos da raça Santa Inês, pertencentes à Empresa Estadual de Pesquisa Agropecuária da Paraíba (EMEPA) e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA Caprinos e EMBRAPA Tabuleiros Costeiros), relativos ao período de 1983 a 2005.

O arquivo inicial constava de 23.198 registros de pesos em diferentes idades, mensurados, em média, com intervalo de 28 dias de idade a partir do nascimento. Na edição dos dados, foram consideradas para análise informações de cordeiros machos e fêmeas pesados até 196 dias de idade; nascidos de parto simples e duplo; com o peso médio diário dentro da média de todos os animais de mesmo grupo de contemporâneo \pm três desvios padrão; e cordeiros que pertenciam a grupos de contemporâneos com no mínimo cinco animais.

A definição de grupo contemporâneo incluiu: rebanho, ano e estação da pesagem, sexo do cordeiro, tipo de nascimento (simples e duplo) e classes de idade do animal (sugerido por Meyer (2005b), para diminuir a amplitude de idades dos animais comparados diretamente dentro de cada grupo de contemporâneos, o que refletiu diretamente na elevação da variância fenotípica). Após a edição dos dados, restaram-se para análise 17.767 pesos em diferentes idades mensurados em 4.210 cordeiros filhos de 130 reprodutores e 1.552 matrizes.

Na análise estatística, os pesos foram analisados por meio de modelos animal, unicaracterística, de regressão aleatória, comparando-se quatro modelos diferentes. As regressões fixas e aleatórias foram representadas por funções contínuas, cujas idades foram descritas em termos de polinômios ortogonais de

Legendre de ordem três (quadrático), ajustando-se quatro modelos, os quais variaram quanto à inclusão dos efeitos aleatórios genético aditivo materno e de ambiente permanente materno, como segue:

Modelo 1:

$$y_{ij} = F + \sum_{m=0}^{k_a=3} \beta_m \phi_m + \sum_{m=0}^{k_m=3} \alpha_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_c=3} \rho_{im} \phi_m + \varepsilon_{ij}$$

Modelo 2:

$$y_{ij} = F + \sum_{m=0}^{k_a=3} \beta_m \phi_m + \sum_{m=0}^{k_m=3} \alpha_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_c=3} \rho_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_j=3} \delta_{im} \phi_m + \varepsilon_{ij}$$

Modelo 3:

$$y_{ij} = F + \sum_{m=0}^{k_a=3} \beta_m \phi_m + \sum_{m=0}^{k_m=3} \alpha_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_c=3} \rho_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_j=3} \gamma_{im} \phi_m + \varepsilon_{ij}$$

Modelo 4:

$$y_{ij} = F + \sum_{m=0}^{k_a=3} \beta_m \phi_m + \sum_{m=0}^{k_m=3} \alpha_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_c=3} \rho_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_j=3} \gamma_{im} \phi_m + \sum_{m=0}^{k_e=3} \delta_{im} \phi_m + \varepsilon_{ij}$$

em que y_{ij} é o peso no j ésimo dia do i ésimo cordeiro; Prefere-se a um conjunto de efeitos fixos, constituído pelo grupo de contemporâneo (1.112 subclasses) e pela covariável idade da ovelha

ao parto, efeitos linear e quadrático; m ésimo é o m ésimo coeficientes de regressão fixos do peso sobre o polinômio de Legendre para modelar a curva média de crescimento da população;

$$\alpha_{im}, \gamma_{im}, \delta_{im} \text{ e } \rho_{im}$$

são os coeficientes de regressão genético aditivo direto, genético aditivo materno, ambiente permanente materno e de ambiente permanente do animal, respectivamente, para

o i ésimo cordeiro; $k_a = 3$, $k_m = 3$, $k_c = 3$, $k_j = 3$ e $k_e = 3$ são as ordens de ajustes dos polinômios

de Legendre correspondentes; m ésimo é a m ésima função polinomial de Legendre da ε_{ij} idade padronizada (-1 < idade < 1); e denota o efeito aleatório residual.

A variância residual foi considerada homogênea durante toda curva de crescimento e a covariância entre os efeitos genéticos aditivos direto e materno foi assumida como sendo igual a zero.

As (co)variâncias entre os coeficientes de regressão aleatória genéticos aditivos direto e materno, de ambiente permanente de animal e materno, conforme o modelo ajustado foram estimadas pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML), usando o programa DXMRR do software DFREML (Meyer, 1998).

Os efeitos aleatórios como proporção da variância fenotípica (considerando o modelo completo, modelo 4) para cada peso no dia t da pesagem, foram obtidos como segue:

$$\hat{h}_{t_i}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2}{\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2}$$

$$\hat{m}_{t_i}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2}{\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2}$$

$$\hat{m}_{t_i}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2}{\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2}$$

$$\hat{q}_{t_i}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2}{\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2}$$

; as correlações entre os pesos nos diferentes dias de pesagem, t_j e t_j , foram estimadas por:

$$r_{at,t_j} = \frac{\hat{\sigma}_{at,t_j}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 * \hat{\sigma}_{a_{t_j}}^2)}}, \quad r_{ct,t_j} = \frac{\hat{\sigma}_{ct,t_j}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 * \hat{\sigma}_{c_{t_j}}^2)}}$$

$$r_{mt,t_j} = \frac{\hat{\sigma}_{mt,t_j}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 * \hat{\sigma}_{m_{t_j}}^2)}} \text{ e } r_{qt,t_j} = \frac{\hat{\sigma}_{qt,t_j}}{\sqrt{(\hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 * \hat{\sigma}_{q_{t_j}}^2)}}$$

As estimativas de (co)variância para os efeitos genéticos aditivos direto e materno, de ambiente permanente de animal e materno para o peso no dia t foram obtidas por:

$$\hat{\sigma}_{a_{t_i}}^2 = Z'_{t_i} \hat{K}_a Z_{t_i}, \quad \hat{\sigma}_{m_{t_i}}^2 = Z'_{t_i} \hat{K}_m Z_{t_i}, \quad \hat{\sigma}_{c_{t_i}}^2 = Z'_{t_i} \hat{K}_c Z_{t_i},$$

$$\hat{\sigma}_{q_{t_i}}^2 = Z'_{t_i} \hat{K}_q Z_{t_i}, \quad \hat{\sigma}_{at,t_j} = Z'_{t_i} \hat{K}_a Z_{t_j}, \quad \hat{\sigma}_{mt,t_j} = Z'_{t_i} \hat{K}_m Z_{t_j},$$

$$\hat{\sigma}_{ct,t_j} = Z'_{t_i} \hat{K}_c Z_{t_j} \text{ e } \hat{\sigma}_{qt,t_j} = Z'_{t_i} \hat{K}_q Z_{t_j} \text{ com}$$

$i=1, \dots, 196$ e $j=1, \dots, 196$. Para os demais modelos, as herdabilidades e correlações foram obtidas de forma semelhante, porém suprimindo o efeito não considerado no modelo.

Os modelos foram comparados utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (AIC), Critério de Informação Bayesiano de Schwarz (BIC), logaritmo da função de verossimilhança (Log L) e teste da razão de verossimilhança (TRV), ao nível de 1% de probabilidade, para averiguar a importância da inclusão dos efeitos maternos (genético e ambiental) na modelagem da trajetória de crescimento dos animais.

Os critérios AIC e BIC foram obtidos como segue: $BIC = -2h L + ph(N-r)$ e

$BIC = -2h L + ph(N-r)$ em que p refere-se ao número de parâmetros do modelo, N é o número total de observações e r é o posto da matriz de incidência dos efeitos fixos. Menores valores de AIC e BIC e maiores para o Log L indicam modelos mais adequados. A estatística TRV foi obtida pela seguinte expressão: $TRV_j = 2 \log L_i - 2 \log L_j$, em que $\log L_i$ é o máximo da função de verossimilhança para o modelo completo i e $\log L_j$ o máximo da função de verossimilhança para o modelo reduzido j .

Para averiguar se a variância fenotípica foi influenciada pela adição dos efeitos

aleatórios em estudo, ajustou-se um modelo regressão aleatória fenotípico de mesma ordem dos modelos anteriores, considerando-se somente o efeito global de animal, ou seja, não foi feita a partição da variância fenotípica em seus componentes genéticos e de ambiente permanente, desconsiderando o parentesco entre os animais. Além disso, a variância fenotípica foi comparada a estimada utilizando-se modelo animal, em análises unicaracterística, com o peso em diferentes idades do nascimento aos 196 dias de idade, assumido como características diferentes.

Avaliaram-se, também, o comportamento das estimativas das variâncias fenotípica, genética aditiva direta e materna, ambiente permanente de animal e materno, herdabilidades e correlações entre pesos em diferentes idades quando da inclusão ou não dos efeitos maternos.

Resultados e Discussão

Os resultados apresentados na Tabela 1 indicam que a inclusão do efeito genético materno, do efeito de ambiente permanente materno ou ambos, proporcionou melhoria significativa ($P < 0,01$) no ajuste do modelo aos dados. Na comparação dos modelos 1 e 2 (Tabela 1), observa-se que a inclusão do efeito de ambiente permanente materno (modelo 2) proporcionou aumento no Log L (significativo, $P < 0,01$, pelo TRV) e diminuição nos valores de AIC e BIC, indicando que houve melhoria na qualidade de ajuste do modelo aos dados. Resultado semelhante foi verificado por Lewis & Brotherstone (2002), ao incluírem o efeito materno, porém, sem particioná-lo em genético e ambiente permanente.

Comparando os modelos 1 e 3 (Tabela 1), constatou-se considerável aumento no Log L quando se adicionou o efeito genético materno. Aplicando-se o teste de razão de verossimilhança verificou-se diferença significativa entre os mesmos ($P < 0,01$). Semelhantemente, os critérios de informações AIC e BIC diminuíram, evidenciando a importância desse efeito nos modelos para estudar a curva de crescimento de ovinos Santa Inês em relação ao efeito de ambiente permanente materno, corroborando os achados de Sarmento et al. (2006b) ao utilizarem um modelo animal em análises unicaracterística.

Confrontando os modelos 2 e 3 em relação ao 1 (Tabela 1), observou-se que o modelo 3 apresentou maior valor de Log L e menores de AIC e BIC que o modelo 2, ou seja, a inclusão do efeito genético materno explicou maior proporção da variância fenotípica que o ambiente permanente materno ao longo da curva de crescimento, semelhante ao verificado por Maniatis & Pollott (2002) em ovinos Suffolk, utilizando modelo animal tradicional em análises unicaracterística.

No modelo 4, os dois efeitos foram incluídos ao mesmo tempo (Tabela 1) e, segundo o Log L, este modelo foi o que melhor se ajustou aos dados, apesar deste não diferir do modelo 3 ($P > 0,05$) pelo TRV. Com base nos valores do AIC e BIC, este modelo não foi o melhor (Tabela 1), os quais indicaram que o modelo 3 permitiu um melhor ajuste. Uma explicação para a discordância desses dois critérios quanto a identificar o modelo mais adequado, é que estes dois últimos critérios penalizam modelos mais parametrizados, sendo a penalização do BIC mais rigorosa.

A inclusão do efeito de ambiente permanente materno quando o efeito genético materno estava incluso (comparação entre os modelos 3 e 4), não proporcionou melhoria no ajuste, segundo o AIC e o BIC. Já ao comparar os modelos 2 e 4, ou seja, incluir o efeito genético materno quando o ambiente permanente materno estava presente, houve, com base no AIC, melhoria de ajuste, fato não constatado pelo BIC. Ao observar os valores calculados do TRV, observa-se que o valor calculado entre os modelos 2 e 4 ($P < 0,01$) foi maior que o valor calculado entre os modelos 3 e 4 ($P > 0,05$), sugerindo, também, que o efeito de ambiente permanente materno, para o conjunto de dados utilizado, não supera em importância o efeito genético materno.

Assim, o modelo 3, que incluiu três conjuntos de regressão aleatória – o genético aditivo direto, o de ambiente permanente de animal e o genético aditivo materno, foi suficiente para ajustar a variância dos dados.

Para complementar a verificação da importância do efeito materno, também se optou por analisar os componentes de variância estimados e os parâmetros genéticos resultantes em função dos modelos ajustados, de modo a

Tabela 1. Número de parâmetros, logaritmo da função de verossimilhança (Log L), AIC, BIC, variância residual (VR) e teste da razão de verossimilhança (TRV) de acordo com o modelo ajustado

Modelo	NP	Log L ¹	AIC ¹	BIC ¹	VR	TRV
1	12	-63	106	60	0,9823	(2-1) 102*
2	18	-12	16	16	0,9800	(3-1) 118*
3	18	-4	0	0	0,9776	(4-2) 24*
4	24	0	4,2	51	0,9774	(4-3) 8 ^{ns}

¹ Valores expressos como desvio do melhor valor, * Significativo a 1% de probabilidade, ^{ns} Não significativo.

subsidiar os resultados apresentados na Tabela 1. A esse respeito, verificou-se em relação ao comportamento das estimativas de variância fenotípica sob os diferentes modelos ajustados, quando da inclusão dos efeitos aleatórios estudados, que os quatro modelos ajustaram de forma semelhante à variância fenotípica, estando compatíveis com as obtidas com o modelo de regressão aleatória fenotípica e com as análises unicaracterística no modelo animal tradicional (resultados não apresentados).

As variâncias genéticas aditivas diretas estimadas utilizando-se os quatro modelos apresentaram-se com comportamento semelhante ao longo do período de crescimento estudado (Figura 1), porém de magnitudes diferentes. Observou-se que as maiores variâncias genéticas aditivas direta foram estimadas pelo modelo 1, que desconsiderava o efeito materno (genético e ambiente permanente). Já as estimadas pelo modelo 2 foram de menores magnitudes, que por sua vez foram ligeiramente superiores às obtidas pelo modelo 3. As estimadas pelo modelo 4 foram próximas às estimadas pelo modelo 3, ou seja, a inclusão do efeito de ambiente permanente materno, quando o efeito genético aditivo materno já estava presente no modelo, não provocou alteração na variância genética aditiva direta.

Esses resultados sugerem que a variância genética aditiva direta pode ser inflacionada pelo efeito materno, quando este não for incluído no modelo de análise, corroborando os achados de Lewis & Brotherstone (2002). Todavia, a inclusão do efeito genético aditivo materno proporcionou diminuição ligeiramente maior na variância genética aditiva direta que o efeito de ambiente permanente materno, indicando que apenas a inclusão deste último efeito no modelo pode não ser suficiente para separar toda variância devido ao efeito materno (genética e ambiente permanente) da variância genética aditiva direta. Com isso, fica evidente a necessidade da inclusão do efeito materno nos modelos genéticos para estudar a curva de crescimento de ovinos Santa Inês. Utilizando

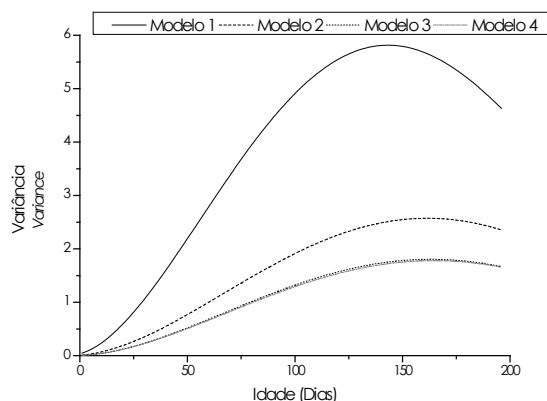


Figura 1. Variâncias genéticas aditivas diretas estimadas pelos os modelos de regressão aleatória.

modelos animais em análises tradicionais (uni e multicaracterísticas) Snyman et al. (1995), Maniatis & Pollott (2002) e Sarmiento et al. (2006b) reportaram resultados semelhantes.

As variâncias de ambiente permanente de animal estimada pelos quatro modelos estudados foram de magnitudes semelhantes e crescentes do nascimento aos 196 dias de idade (Figura 2), não sendo afetada pela modelagem do efeito materno (genético ou de ambiente permanente).

As estimativas de variâncias genéticas aditivas maternas obtidas com os modelos 3 e 4 (Figura 3) apresentaram comportamento similar, porém as estimadas com o modelo 3 foram superiores e crescentes até próximo aos 130 dias de idade, declinando em seguida. Observa-se na Figura 3 que a variância genética materna estimada pelo modelo 3 apresentou comportamento semelhante à variância de ambiente permanente materno estimada pelo modelo 2, o que sugere confundimento entre os dois efeitos. Apesar de comportamento parecido, a variância genética materna estimada pelo modelo 4 foi inferior à estimada pelo modelo 3, com comportamento crescente até próximo aos 140 dias e com ligeiro decréscimo a partir deste ponto, embora o decréscimo tenha sido

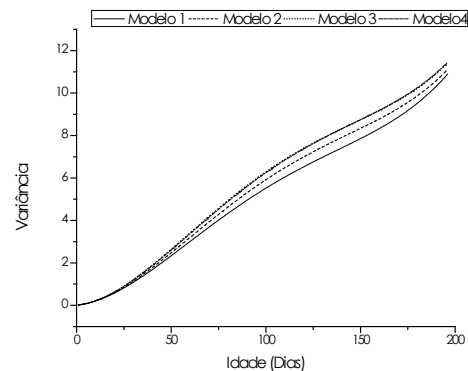


Figura 2. Variâncias de ambiente permanente de animal estimadas pelos os modelos de regressão aleatória.

mais suave que o verificado no modelo 3. Estes resultados sugerem que o efeito de ambiente permanente materno contribuiu para a variância materna, como também, que a variância genética materna pode ser inflacionada pela variância de ambiente permanente materno, quando este efeito não for incluído no modelo de análise.

Semelhantemente, a variância de ambiente permanente materno estimada pelo modelo 2 foi superior a estimada pelo modelo 4 (Figura 3), o que sugere de forma clara uma forte indicação que a variância devido a este efeito foi aumentada pela presença do efeito genético aditivo materno, quando este não foi incluído no modelo de análise. O comportamento das variâncias de ambiente permanente materno estimadas pelo modelo 2 foi crescente até

próximo dos 120 dias de idade, mantendo-se constante até os 140 e decrescendo em seguida. Já as variâncias estimadas pelo modelo 4 cresceram até os 90 dias, mantiveram-se constantes até os 120 e decresceram posteriormente.

As herdabilidades estimadas para o efeito genético aditivo direto foram de baixa a média magnitude (Figura 4). As estimativas obtidas pelo modelo 1 foram superiores às estimadas pelos demais modelos, variando de 0,04, no nascimento, a aproximadamente 0,43, dos 90 aos 115 dias de idade; decrescendo em seguida até aos 196 dias, chegando a uma herdabilidade de 0,28. Semelhantemente ao que aconteceu com as variâncias genéticas aditivas diretas, as herdabilidades estimadas por meio do modelo 2 (Figura 4) foram consistentemente menores, dado a presença da variância do efeito de ambiente permanente materno na variância genética aditiva direta estimada pelo modelo 1. Estas foram crescentes do nascimento

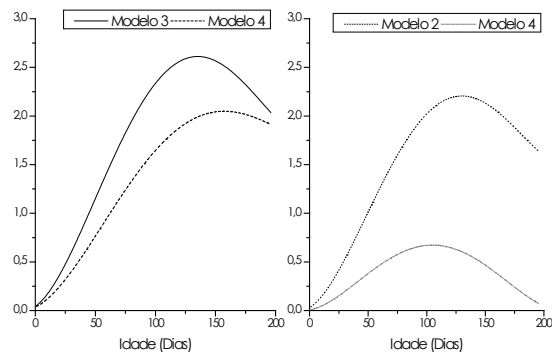


Figura 3. Variâncias genética aditiva materna (à esquerda) e de ambiente permanente materno (à direita) estimadas pelos os modelos de regressão aleatória.

(herdabilidade próxima de zero) aos 120 dias de idade (0,18), mantiveram-se constantes até os 150 dias e decresceram posteriormente até os 196 dias (0,14). Observa-se, ainda, na Figura 4 que as herdabilidades estimadas pelos modelos 3 e 4 foram muito próximas e inferiores as estimadas pelo modelo 2, porém de comportamento semelhante, ou seja, crescentes do nascimento (também próxima de zero) aos 130 dias (0,12), aproximadamente, com uma suave tendência de declínio ao final do período estudado (0,10). Herdabilidades crescentes ao longo da curva de crescimento foram descritas, em modelos de regressão aleatória, por Lewis & Brotherstone (2002), Fischer et al. (2004), Sarmiento et al. (2006a) e Sarmiento et al. (2011).

As herdabilidades diretas estimadas no início da curva de crescimento foram próximas de zero, sendo a estimada pelo modelo 1 ligeiramente maior, devido à presença do efeito materno (genético e permanente materno). Pode-se observar, também, na Figura 4 que a herdabilidade direta apresentou tendência de queda no final da curva, sendo esta mais intensa nas estimadas pelo modelo 1, o que faz sentido

devido à presença do efeito materno, que normalmente tende a diminuir após a desmama. Todavia, as estimadas pelo modelo 4, deveriam, pelo menos, manterem-se constantes ou elevar-se ao final da curva, como reportado pela literatura. Comportamentos inexplicáveis nas extremidades das curvas têm sido relatados por alguns autores e podem ser mais devido à falta de

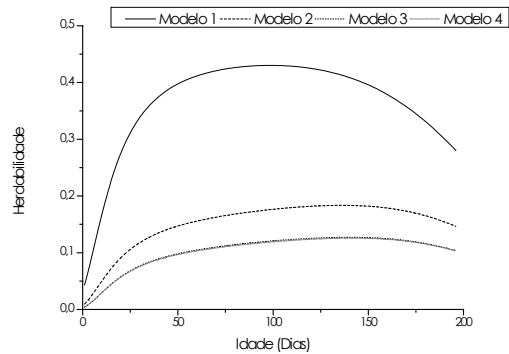


Figura 4. Estimativas de herdabilidade direta obtidas pelos modelos de regressão aleatória.

um modelo apropriado para ajustar cada efeito aleatório (Van Der Werf et al., 1998) e/ou devido modelagem inadequada da variância residual (Sarmiento et al., 2005) do que a uma causa biológica. Além disso, de acordo com Strabel & Mísztal (1999), esse comportamento pode ser devido ao menor número de observações no final da curva.

As herdabilidades maternas estimadas pelos modelos 3 e 4 diferiram ao longo da curva, todavia no início e final da curva as estimativas foram mais próximas (Figura 5). As estimadas pelo 3 foram sempre superiores, as quais cresceram até próximo aos 50 dias de idade (0,22) e diminuindo até os 196 dias (0,12). Ao incluir o efeito de ambiente permanente materno (modelo 4), observou-se redução na herdabilidade materna, mostrando que, apesar da menor influência na estimação da variância genética aditiva, a variância de ambiente permanente materno pode aumentar a estimativa da variância genética materna refletindo o mesmo comportamento na herdabilidade materna, quando não considerado no modelo de análise. As estimativas aumentaram do nascimento até os 70 dias (0,15), diminuindo em seguida, chegando a uma herdabilidade materna de 0,11 aos 196 dias.

Desta forma, mesmo que os critérios de comparação de modelos utilizados não indicarem a importância do ambiente permanente materno para a curva de crescimento, verificou-se que o mesmo provocou viés na herdabilidade materna. Este resultado pode ter ocorrido devido à estrutura dos dados não ter proporcionado diferenças capazes de serem detectados pelos critérios utilizados. Assim, dependendo da estrutura dos dados e do objetivo do estudo, como por exemplo, estimar apenas herdabilidade direta e considerar o efeito materno apenas para

ajustar a variância existente nos dados, o efeito de ambiente permanente materno poderia ser desprezado, dado que o genético materno explicou maior proporção da variância materna. Entretanto, se o objetivo for adotar um modelo de análise em um programa de avaliação genética

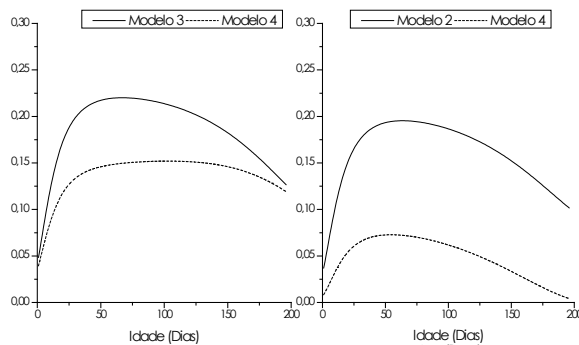


Figura 5. Estimativas de herdabilidade materna (à direita) e proporção da variância fenotípica devido ao ambiente permanente materno (à esquerda) obtidas pelos modelos de regressão aleatória.

para raça em estudo e o efeito materno fizer parte dos objetivos de seleção, recomenda-se ter cautela quanto a inclusão ou não do efeito de ambiente permanente materno no modelo de análise, como foi constatado na análise gráfica das variâncias estimadas (Figuras 1, 2, 3, 4 e 5).

Ao comparar as trajetórias dos efeitos direto e materno, constatou-se uma tendência que parece ser biologicamente correta. A herdabilidade materna atingiu o máximo no período que antecedeu a desmama (Figura 5), entre 50 e 70 dias de idade, dependendo do modelo ajustado. Após este período a contribuição do efeito materno tendeu a decrescer. Por outro lado, a herdabilidade direta atingiu o máximo próximo aos 130 dias, exceto as estimadas pelo modelo 1, pois a herdabilidade estimada por este modelo estava contaminada pelo efeito materno.

Com a desmama acontecendo por volta dos 112 dias de idade, esperava-se que aos 196 dias de idade a influência materna fosse de menor magnitude. O resultado observado pode ser devido às condições de criação, em que os cordeiros são criados ao pé da ovelha, favorecendo uma maior dependência destes aos cuidados maternos; ou ainda pelo fato das variâncias terem sido particionadas erroneamente entre os efeitos genéticos devido à falta de uma função de covariância apropriada para cada efeito aleatório ou mesmo devido à modelagem da variância residual utilizada. Dessa forma, mesmo os cordeiros sendo totalmente desmamados aos 112 dias de idade, os resultados obtidos indicam que uma influência residual do efeito materno pode ter se estendido até os 196 dias. Herdabilidades maternas decrescentes dos 50 aos 150 dias de idade foram obtidas por Fischer et al. (2004), sendo as estimativas inferiores

a 0,1. Já Sarmiento et al. (2006a) estimaram herdabilidades de 0,15 aos 56 dias e de 0,07 aos 196 dias de idade, descrevendo decrescimento ao longo da trajetória de crescimento.

As proporções das variâncias fenotípicas devido ao ambiente permanente de animal foram crescentes ao longo da curva, ocorrendo aumento mais acentuado até os 50 dias de idade (Resultados não apresentados). Os modelos estudados estimaram as variâncias de ambiente permanente de animal de forma semelhante.

As estimativas de ambiente permanente materno como proporções da variância fenotípica diferiram quanto ao modelo ajustado. As estimadas pelo modelo 2 foram superiores às do modelo 4 ao longo de toda trajetória. Ao incluir apenas o efeito de ambiente permanente materno no modelo, a variância genética materna foi direcionada na sua maioria para a variância de ambiente permanente materno, inflacionando-a (Figura 5). Desta forma, ao permitir a partição da variância materna em genética e ambiente permanente, com o ajuste do modelo 4, observou-se que a contribuição do efeito de ambiente permanente materno diminuiu significativamente, chegando a praticamente zero no final do período estudado, o que pode justificar os resultados sugeridos pelos critérios TRV, AIC e BIC.

As correlações estimadas pelos quatro modelos pouco diferiram, motivo pelo qual se apresentou apenas as estimadas pelo modelo 3 (Figura 6). Observa-se que as correlações genéticas direta foram altas, muito próximas a unidade. As correlações genéticas materna também foram altas, porém tenderam a diminuir com o aumento da distância entre as pesagens, atingindo um valor mínimo de 0,71 entre peso ao nascimento e aos 195 dias de idade. Correlações genéticas diretas entre os pesos em diferentes idades de menor magnitude foram relatadas na literatura. Fischer et al. (2004) estimaram correlações de moderadas a alta dos 50 aos 200 dias de idade, sendo as de maior magnitude obtidas entre os pesos adjacentes e diminuindo com o aumento de tempo entre as pesagens.

As estimativas de correlação de ambiente permanente de animal foram altas entre pesagens adjacentes (próximas a 1), decrescendo com o aumento do tempo entre as pesagens, sendo a mínima obtida entre pesos próximos aos 15 e 196 dias de idade.

De modelo geral, todas as correlações estimadas foram altas e praticamente não sofreram alteração devido à inclusão dos efeitos maternos. Vale ressaltar que as altas correlações obtidas pode ser função da ordem de ajuste das funções de covariância para cada efeito aleatório empregado e para a modelagem da variância residual, que foi assumida ser homogênea durante o período de crescimento estudado. Sarmiento et al. (2006a) verificou comportamento semelhante ao dos autores

anteriores, todavia os mesmos empregaram uma função de ordem quatro (cúbica) e a variância residual foi considerada homogênea ao longo da trajetória. Ao considerar variância residual em classes heterogêneas, Sarmento et al. (2005) verificaram mudanças nas correlações estimadas.

Conclusões

O efeito genético materno deve ser considerado nos modelos de estimação de componentes de variância e parâmetros genéticos, mesmo após à desmama.

A modelagem da herdabilidade direta ao longo da curva de crescimento foi afetada em maior proporção pelo efeito genético materno que pelo efeito de ambiente permanente materno.

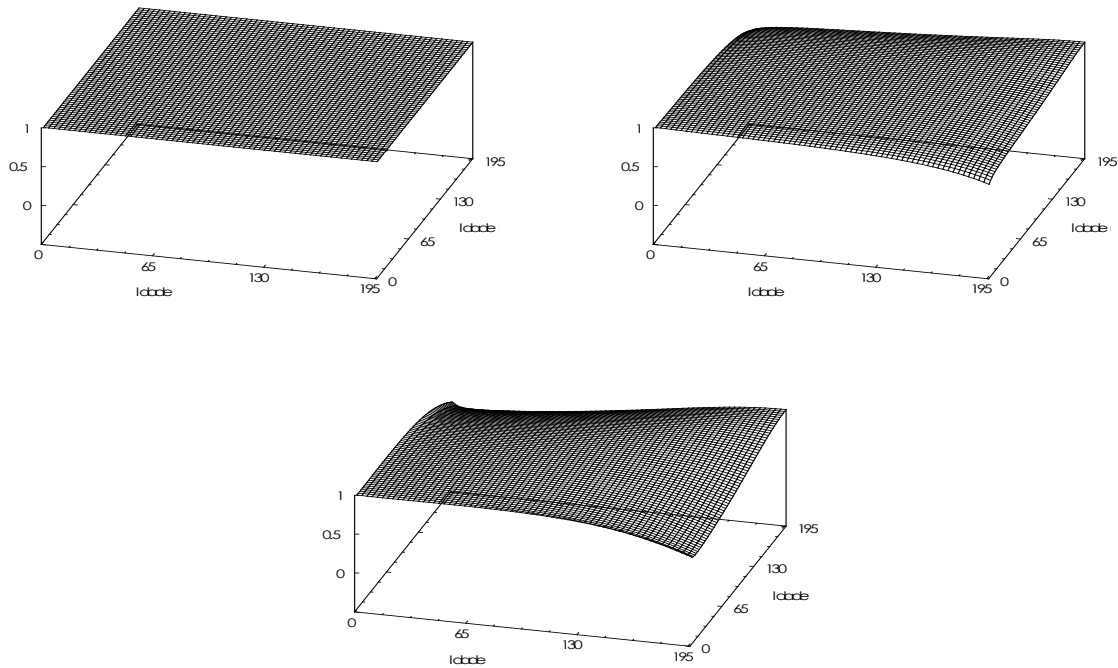


Figura 6. Estimativas de correlações genética direta (acima à esquerda), genética materna (acima à direita) e de ambiente permanente de animal (abaixo) obtidas com o modelo 3 de regressão aleatória.

A herdabilidade materna foi afetada pelo efeito de ambiente permanente materno, devendo ser considerado nos modelos de avaliações genéticas, caso o efeito materno seja objeto de seleção.

Referências

Boujenane, I., Kansari, J. 2002. Estimates of (co) variances due to direct and maternal effects for body weights in Timahdite sheep. *Animal Science* 28: 409-414.

Ekiz, B. 2005. Estimates of maternal effects for pre- and post-Weaning daily gain in Turkish Merino lambs. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 29: 399-407.

Fischer, T.M., Van der werf, J.H.J., Banks, R.G. BALL, A.J. 2004. Description of lamb growth using random regression on field data. *Livestock Production Science* 89: 175-185.

Lewis, R.M., Brotherstone, S. 2002. A genetic evaluation of growth in sheep using random regression techniques. *Animal Science* 74: 63-70.

Martinez, M.L, Machado, M.A., Silva, M.V.G.B., Verneque, R.S. Perspectivas para o melhoramento genético em bovinos de leite . In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 41, 2004, Campo Grande, MS, *Anais...* Campo Grande:Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2004, (CD-ROM).

Martinz, E.N. 2002. Avaliação genética e heterogeneidade de variância. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. *Anais...* Recife, Brasil. CD-Rom

Meyer, K. 2005a. Advances in methodology for random regression analyses. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45: 847-858.

Meyer, K. 1994. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 38: 91-105.

Meyer, K. 2005b. Estimates of genetic covariance functions for growth of Angus cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetic* 122: 73-85.

Meyer, K. 1998. A program to estimate covariance

- functions for longitudinal data by REML. In: 6th. World congress of genetics applied to livestock production. *Proceedings...* Armidale, Australia.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 31: 179-204.
- Neser, F.W.C., Erasmus, G.J., Van Wyk, J.B. 2001. Genetic parameter estimates for pre-weaning weight traits in Dorper sheep. *Small Ruminant Research* 40: 197-202.
- Quesada, M., Mcmanus, C., Couto, F.A.A. 2002. Efeitos genéticos e fenotípicos sobre características de produção e reprodução de ovinos deslançados no Distrito Federal. *Revista Brasileira de Zootecnia* 31: 342-349.
- Sarmiento, J.L.R., Torres, R.A., Sousa, W.H., Reis Filho, J.C., Menezes, G.R.O., Barbosa, L. Parâmetros genéticos de características de crescimento de ovinos Santa Inês utilizando modelos de regressão aleatória com diferentes estruturas de variâncias residuais. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 42, 2005, Goiânia, GO, *Anais...* Goiânia: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2005, (CD-ROM).
- Sarmiento, J.L.R., Torres, R.A., Pereira, C.S., Sousa, W.H., Lopes, P.S., Araújo, C.V., Euclides, R.F. Avaliação genética de características de crescimento de ovinos Santa Inês utilizando modelos de regressão aleatória. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.58, n.1, p.68-77, 2006a.
- Sarmiento, J.L.R., Torres, R.A., Sousa, W.H. Pereira, C.S., Lopes, P.S., Breda, F.C. Estimacão de parâmetros genéticos para características de crescimento de ovinos Santa Inês utilizando modelos uni e multicaracterísticas. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.58, n.4, p.581-589, 2006b.
- Sarmiento, J.L.R., Torres, R.A., Lôbo, R.N.B. 2010. Modelos de regressão aleatória na avaliação genética do crescimento de ovinos da raça Santa Inês. *Revista Brasileira de Zootecnia* 39: 1723-1732.
- Sarmiento, J.L.R., Torres, R.A., Sousa, W.H. 2011. Modeling of average growth curve in Santa Inês sheep using random regression models. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40: 314-322.
- Snyman, M.A, Erasmus, G.J., Van Wyk, J.B. 1995. Direct and maternal (co)variance components and heritability estimates for body weight different ages and fleece traits in Afrino sheep. *Livestock Production Science* 44:229-235.
- Sousa, W.H., Pereira, C.S., Bergmann, J.A.G., Silva, F.L.R. 1999. Estimativas de componentes de (co) variância e herdabilidade direta e materna de pesos corporais em ovinos da raça Santa Inês. *Revista Brasileira de Zootecnia* 28: 1252-1262.
- Van der werf, J.H.J., Goddard, M.E., Meyer, K. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *Journal of Dairy Science* 81: 3300-3308.
- Maniatis, N., Pollott, G.E. 2002. Maternal effects on weight and ultrasonically measured traits of lambs in a small closed Suffolk flock. *Small Ruminant Research* 45: 235-246.
- Strabel, T., Misztal, I. 1999. Genetic parameters for first and second lactation milk yields of Polish Black and White cattle with random regression test-day models. *Journal of Dairy Science* 82: 2805-2810.